

La sélection canalisante sur le pH ultime : conséquences sur la qualité de la viande

Catherine LARZUL (1), Pascale LE ROY (1), Thierry TRIBOUT (1), Jean GOGUE (2), Magali SANCRISTOBAL (3)

(1) INRA Station de Génétique Quantitative et Appliquée, 78352 Jouy-en-Josas Cedex ;

(2) INRA Domaine de Galle, 18520 Avord;

(3) INRA Laboratoire de Génétique Cellulaire, 31350 Castanet-Tolosan ;

catherine.larzul@jouy.inra.fr

La sélection canalisante sur le pH ultime : conséquences sur la qualité de la viande

Le projet mis en œuvre avait pour but de juger de la faisabilité d'une sélection dite canalisante pour améliorer la qualité de la viande en réduisant l'hétérogénéité d'un des facteurs essentiels dans l'établissement de cette qualité : le pH ultime, mesuré dans un muscle du jambon (le demimembraneux). Deux lignées ouvertes de porcs de race Large White ont été constituées à partir d'une sélection divergente sur les verrats des Centres d'Insémination Artificielle indexés sur les valeurs de pH mesuré sur leur descendance contrôlée en ferme pendant 4 générations. Une évolution favorable du critère de sélection avait été observée dans les 3 premières générations : la variance phénotypique du pH ultime mesuré dans le demi-membraneux était significativement moins élevée dans la lignée faible hétérogénéité par rapport à celle de la lignée forte hétérogénéité. Les résultats observés dans la dernière génération n'ont cependant pas confirmé les observations précédentes. Par ailleurs, on a pu constater une évolution de la variance de plusieurs caractères de composition corporelle et de qualité de la viande, parallèlement à celle du pH ultime. Enfin, l'adiposité de la carcasse, mesurée par l'épaisseur de lard dorsal, a augmenté dans la lignée faible hétérogénéité.

Canalizing selection on ultimate pH: consequences on meat quality

The purpose of the experiment was to judge the feasibility of a canalizing selection to improve meat quality by reducing the heterogeneity of ultimate pH. The ultimate pH measured in a muscle of the ham (the semimembranosus) is one of the main factors of meat quality. Two open lines of Large White pigs were made up starting from a divergent selection on the boars of the Centers of Artificial Insemination during 4 generations. Boars were indexed on the values of pH measured on their offspring tested on farm. A favorable evolution of the selection criterion was observed in the first 3 generations: the phenotypic variance of the ultimate pH measured in the semimembranosus was significantly lower in the line "low heterogeneity" compared to that of the line "high heterogeneity". The results observed in the last generation, however, did not confirm the previous observations. In addition, one could note an evolution of the variance of several characters of carcass composition and meat quality, in accordance with the evolution of the variance of the ultimate pH. At last, the adiposity of the carcass, measured by backfat thickness, increased in the line "low heterogeneity".

INTRODUCTION

Le pH ultime, mesuré 24 heures post mortem dans le muscle, est un des facteurs essentiels dans l'établissement des qualités de la viande chez le porc (Sellier, 1998). Les industriels utilisent ce critère en routine pour trier la matière première avant orientation vers les différentes transformations. Ainsi un pH du muscle demi-membraneux de 5,7 est considéré comme un optimum pour la fabrication du jambon saumuré-cuit. La sélection a classiquement pour but d'améliorer un caractère en augmentant ou en diminuant sa valeur. Il existe d'autres caractères pour lesquels on souhaite obtenir une valeur particulière, ce qui est réalisable en maintenant une contrainte pour que la moyenne du caractère n'évolue pas au cours du temps. Ainsi en est-il de l'Indice de Qualité de Viande qui subit une contrainte dans l'index de sélection global des schémas d'amélioration génétique porcins collectifs (Tribout et al., 1998). On peut cependant concevoir que le maintien d'une valeur moyenne n'est pas complètement satisfaisant, et qu'il serait également avantageux d'obtenir une homogénéité maximale autour de cette valeur moyenne, donc d'avoir une variance phénotypique minimale.

La sélection canalisante a pour but, comme la sélection actuelle, de diriger la moyenne de la population vers une valeur cible, mais aussi de réduire la variabilité autour de cet optimum. La littérature scientifique montre que des expériences de sélection canalisante menées sur des animaux de laboratoire (*Tribolium*, *Drosophile*) ont été fructueuses. Les expériences de sélection décrites (Waddington, 1960 ; Sheiner et Lyman, 1991), sélection familiale notamment, sont toutes efficaces : les familles sélectionnées sont moins variables que les non sélectionnées, c'est-à-dire moins sensibles aux variations de milieu. Quelques articles font même état de gènes contrôlant la sensibilité au milieu (Gibson et Hogness, 1996), et donc d'une moindre variance environnementale.

Un modèle de génétique quantitative a pu être développé à partir de ces informations et les méthodes statistiques nécessaires pour appliquer cette sélection sur des populations animales élevées en ferme ont été développées (SanCristobal-Gaudy et al., 1998a). Le principe est que non seulement la performance est déterminée par des gènes mais également la variance environnementale, et qu'on peut donc estimer une héritabilité et une valeur génétique pour ce caractère. Les premières applications pour des populations animales élevées en ferme ont été proposées pour les chèvres et les porcs (SanCristobal-Gaudy et al., 1998b), puis sur les ovins pour la taille de portée qui est un caractère discret (SanCristobal et al., 2001). La toute première application a été réalisée dans une population d'ovins sur un caractère de reproduction (taille de portée). Depuis, cette méthode a été appliquée avec succès chez le lapin pour contrôler l'homogénéité des poids de naissance (Garreau et al., 2003) et chez l'escargot pour homogénéiser le poids adulte (Ros et al., 2004).

Chez le porc, des analyses préliminaires, menées sur les données de pH enregistrées lors du contrôle national des performances en stations, ont montré un potentiel génétique

permettant d'espérer une réponse significative sur ce caractère (SanCristobal-Gaudy et al., 1998b). En ce qui concerne la race Large White et le pH ultime du muscle demi-membraneux, il a été observé des familles de père dix fois plus variables que d'autres. Une analyse statistique a permis de conclure qu'aucun facteur de variation connu, hormis le facteur père, ne pouvait être responsable de cette différence de variabilité environnementale. Cette population avait donc toutes les chances de pouvoir être canalisée autour de la valeur moyenne optimale. Ainsi, une sélection pour diminuer la variance avait toutes les chances d'aboutir : théoriquement, la sélection des 10 % verrats moins variables pouvait conduire à une réduction de 12 % de l'écart-type phénotypique.

1. CONSTITUTION DES LIGNÉES ET ÉLEVAGE DES ANIMAUX

1.1. Sélection des verrats

La population choisie pour sélectionner les verrats afin de constituer les deux lignées divergentes est celle des mâles en service dans les centres d'insémination artificielle français. Il s'agit du même principe que celui appliqué pour la constitution des lignées hyperprolifiques. Le principe était de sélectionner 3 verrats « haute variabilité » (H) et 3 verrats « faible variabilité » (B), sur leur valeur génétique estimée selon la méthode décrite par SanCristobal et al. (1998a) à partir des données du contrôle national de performances pour le pH ultime du demi-membraneux. Les mâles sélectionnés étaient également choisis avec une valeur moyenne des performances ajustées de leurs fils et filles à l'optimum (pH=5,7). A la première génération, les mâles retenus ont inséminé des truies Large White présentes sur le domaine expérimental INRA de Bourges. Dans chaque lignée, une fille était retenue au hasard pour remplacer sa mère et ces femelles ont été inséminées à leur tour avec de nouveaux mâles extrêmes retenus dans la population des CIA après une nouvelle évaluation génétique. Chaque verroat sélectionné inséminait 6 truies. L'avantage de ce type de schéma est l'accumulation rapide de gènes favorables dans une lignée. Le gain génétique est égal à $\frac{1}{2}$, $\frac{3}{4}$ et $\frac{7}{8}$ aux première, deuxième et troisième générations respectivement.

Dans un premier temps, des procédures d'évaluation génétique (évaluation BLUP modèle animal pour la moyenne et pour la variance) ont été mises au point et appliquées aux fichiers du contrôle des performances en ferme et en station. Les données utilisées pour l'évaluation avaient donc pour origine le contrôle des collatéraux dans les stations publiques et le contrôle de la qualité de la viande réalisée sur une partie (environ 2 %) des candidats contrôlés en ferme. L'évaluation était effectuée alors en deux temps. La première étape était l'estimation des paramètres génétiques et des valeurs génétiques additives. La deuxième étape était l'estimation des paramètres génétiques et des valeurs génétiques pour le logarithme des carrés des résidus, issus de la première étape. A chaque génération, environ 300 verrats ont ainsi été évalués sur la base d'environ 20 000 performances mesurées sur leurs apparentés. Par sécurité, 2 groupes de cinq verrats étaient respectivement choisis parmi ceux ayant,

Tableau 1 - Effectifs des reproducteurs et des porcelets nés à chaque génération pour les lignées forte variabilité (H) et faible variabilité (B)

| | Porcelets nés | | | | Reproducteurs | | | |
|----|---------------|-----|-------|-----|---------------|----|------------|---|
| | Femelles | | Mâles | | Truies | | Verrats IA | |
| | B | H | B | H | B | H | B | H |
| G0 | | | | | 19 | 20 | 3 | 3 |
| G1 | 102 | 115 | 121 | 129 | 19 | 22 | 3 | 4 |
| G2 | 78 | 105 | 104 | 104 | 18 | 18 | 3 | 2 |
| G3 | 94 | 78 | 92 | 134 | 25 | 35 | 4 | 4 |
| G4 | 173 | 97 | 187 | 182 | | | | |

Tableau 2 - Effectifs des porcelets engraisés et abattus à chaque génération dans les lignées forte variabilité (H) et faible variabilité (B)

| | Porcelets engraisés | | | | Porcelets abattus | | | |
|----|---------------------|-----|-------|-----|-------------------|-----|-------|----|
| | Femelles | | Mâles | | Femelles | | Mâles | |
| | B | H | B | H | B | H | B | H |
| G1 | 74 | 85 | 71 | 98 | | | 59 | 97 |
| G2 | 50 | 78 | 69 | 80 | 22 | 38 | 65 | 75 |
| G3 | 71 | 53 | 63 | 76 | 31 | 20 | 57 | 62 |
| G4 | 115 | 184 | 122 | 140 | 53 | 102 | 80 | 93 |

sur la variance, les valeurs génétiques les plus fortes (lignée H) et les valeurs génétiques les plus faibles (lignée B), et sur la moyenne des valeurs génétiques comprises entre $-1/2$ et $+1/2$ écart-type génétique du pH pour les 2 lignées (soit entre $-0,05$ et $+0,05$), l'objectif étant de garder une moyenne de pH stable. Les effectifs, à chaque génération, des reproducteurs et des porcelets nés dans chaque lignée sont donnés dans le tableau 1.

1.2. Engraissement et abattage

Des porcelets ont été engraisés et abattus à chaque génération (Tableau 2) et mesurés pour des critères de croissance, de composition corporelle et de qualité de la viande. Ces résultats permettent d'avoir une indication de la réponse à la sélection au fil des générations.

Les caractères suivants ont été enregistrés :

Pour la croissance :

- le poids en fin de post sevrage (10 semaines) ;
- le poids en fin de contrôle (à environ 100 kg).

Le GMQ (Gain Moyen Quotidien) est estimé entre la fin du post-sevrage et le départ à l'abattoir.

Pour la composition corporelle :

- La TVM (Teneur en viande maigre) estimée à partir des mesures CGM ;
- le poids de la carcasse chaude ;
- à partir de la 2^{ème} génération, les poids des morceaux de la découpe standardisée (dont longe, bardière, poitrine, hachage, jambon) ;
- la longueur de la carcasse (atlas - symphyse pubienne) ;

- la moyenne des épaisseurs de lard « rein-dos-cou » mesurées à la fente sur la demi-carcasse.

Le rendement à l'abattage a été estimé par le rapport poids de la carcasse chaude / poids en fin de contrôle, exprimé en %.

Pour la qualité de la viande :

- le pH ultime (pH24) des muscles demi-membraneux, adducteur, fessier superficiel et long dorsal ;
- le pouvoir de rétention d'eau (temps d'imbibition estimé selon la méthode du papier pH) du muscle fessier superficiel ;
- la couleur (L*, a*, b*) des muscles fessier superficiel et fessier moyen.

1.3. Analyses statistiques

Afin d'obtenir un test statistique sur l'évolution des variances, une analyse en deux étapes a été effectuée. La première étape a été d'estimer les résidus d'un modèle linéaire simple incluant les effets du poids en fin de contrôle (en covariable), du sexe, de la bande d'élevage, du père et de la mère. Dans une deuxième étape, un test de Bartlett a été réalisé pour comparer les variances (de la distribution des résidus) intra-génération entre les lignées H et B. Un autre type d'analyse a été effectuée : à la deuxième étape, au lieu de comparer les variances, nous avons estimé l'effet de la lignée sur le logarithme du carré des résidus. Cependant, quel que soit le modèle utilisé pour l'estimation des résidus, l'effet de la lignée n'apparaît jamais significatif sur la variable $\log(\text{résidus})^2$.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec la procédure GLM du logiciel SAS (SAS ; 1999).

2. RÉSULTATS

2.1. Evolution des variances

Les résultats des tests d'homogénéité de variance (Tableau 3) montrent une moindre variabilité du pH24 mesuré dans le demi-membraneux dans la lignée B, pour les générations 2 et 3, mais ce résultat ne s'est pas confirmé dans la dernière génération. Une tendance similaire a également été observée dans les 3 autres muscles mesurés, avec un résultat contradictoire en dernière génération puisque les pH24 mesurés dans le muscle long dorsal et dans le fessier superficiel apparaissent plus variables dans la lignée B que dans la lignée H.

Pour les autres mesures de qualité de la viande (Tableau 4), il n'y a pas eu d'évolution significative de la variance hormis pour b^* mesuré dans le muscle fessier moyen, ce caractère étant moins variable dans la lignée B que dans la lignée H. On observe une évolution significative des variances pour la plupart des caractères de composition corporelle (Tableau 5) hormis la teneur en viande maigre et le poids de la longe. Pour tous les autres caractères, la lignée B apparaît plus variable que la lignée H. La variabilité du GMQ est identique dans les deux lignées.

2.2. Evolution des moyennes

Nous avons réalisé l'analyse de l'évolution des moyennes des différents caractères dans les deux lignées. L'un des objectifs de l'étude était de stabiliser la valeur moyenne du pH ultime autour d'un optimum (5,7). De ce point de vue,

l'objectif a été rempli puisqu'il n'y a pas de différence significative de pH24 en dernière génération entre les animaux de la lignée B et de la lignée H dans le muscle demi-membraneux (5,69 pour les deux lignées), adducteur (6,00 vs. 5,97) et long dorsal (5,68 vs. 5,65). Il existe une différence significative ($P=0,01$) pour le pH24 mesuré dans le muscle fessier superficiel avec une valeur plus élevée dans la lignée B (5,63) comparée à la lignée haute (5,58).

Au niveau phénotypique, il y a une évolution significative de la teneur en viande maigre et de l'épaisseur de lard mesurée sur la demi-carasse. Dans la dernière génération, les animaux de la lignée H sont moins gras que les animaux de la lignée B avec une TVM de 61,3 et 60,1 et une épaisseur de lard dorsal de 20,8 et 23,5 mm, respectivement.

3. DISCUSSION

Les résultats accumulés jusqu'à la troisième génération semblaient indiquer une réponse positive à la sélection, avec des différences de variances résiduelles entre la lignée sélectionnée pour une faible hétérogénéité et la lignée sélectionnée pour une forte hétérogénéité. Conjointement, aucune différence significative de moyenne n'avait été observée pour le critère de sélection. Compte tenu du faible nombre d'animaux mesurés à chaque génération, il était cependant difficile de conclure sur la validité de ces résultats. En dernière génération, le nombre d'animaux mesurés avait été augmenté en conséquence pour confirmer ces résultats, ce qui n'a malheureusement pas été le cas. Si la valeur optimale du pH ultime a bien été maintenue dans les deux lignées, la variabilité autour de cette valeur n'a pas été significativement

Tableau 3 - Evolution des écarts-types des distributions du pH ultime dans 4 muscles et niveau de signification pour l'hétérogénéité de variance entre les 2 lignées en G4

| Génération Lignée | G1 | | G2 | | G3 | | G4 | | P-value (G4) |
|----------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----------------|
| | B | H | B | H | B | H | B | H | |
| Adducteur | 0,23 | 0,26 | 0,18 | 0,26 | 0,22 | 0,27 | 0,16 | 0,14 | 0,12 |
| Demi-membraneux | 0,18 | 0,18 | 0,13 | 0,26 | 0,17 | 0,23 | 0,23 | 0,19 | 0,06 |
| Long dorsal | 0,16 | 0,17 | 0,18 | 0,30 | 0,19 | 0,19 | 0,23 | 0,20 | 0,013 |
| Fessier superficiel | | | 0,16 | 0,26 | 0,16 | 0,24 | 0,17 | 0,12 | 0,0001 |

Tableau 4 - Evolution des écarts-types des distributions du temps d'imbibition et des caractères de couleur de la viande et niveau de signification pour l'hétérogénéité de variance entre les 2 lignées en G4

| Génération Lignée | G2 | | G3 | | G4 | | P-value (G4) |
|----------------------|------|------|------|------|------|------|-----------------|
| | B | H | B | H | B | H | |
| Fessier superficiel | | | | | | | |
| Temps d'imbibition | 39,4 | 51,7 | 56,7 | 51,4 | 55,8 | 49,0 | 0,10 |
| L* | 3,97 | 3,16 | 3,22 | 3,51 | 2,63 | 2,88 | 0,50 |
| a* | 2,28 | 2,41 | 1,44 | 1,29 | 1,45 | 1,32 | 0,23 |
| b* | 1,91 | 1,43 | 1,39 | 1,45 | 1,51 | 1,31 | 0,089 |
| Fessier moyen | | | | | | | |
| L* | 2,96 | 4,00 | 3,40 | 3,65 | 3,09 | 3,27 | 0,26 |
| a* | 2,10 | 1,99 | 1,85 | 2,49 | 1,76 | 1,95 | 0,23 |
| b* | 1,11 | 1,37 | 1,59 | 1,32 | 1,06 | 1,37 | 0,0027 |

Tableau 5 - Evolution des écarts-types des distributions des caractères de croissance et de composition corporelle et niveau de signification pour l'hétérogénéité de variance entre les 2 lignées en G4

| Génération Lignée | G1 | | G2 | | G3 | | G4 | | P-value (G4) |
|----------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----------------|
| | B | H | B | H | B | H | B | H | |
| GMQ | 0,106 | 0,106 | 0,093 | 0,157 | 0,121 | 0,123 | 0,108 | 0,107 | 0,93 |
| TVM | 1,77 | 1,96 | 1,81 | 1,87 | 1,55 | 2,34 | 2,06 | 1,90 | 0,24 |
| ELD | 2,29 | 2,47 | 1,81 | 2,24 | 2,07 | 2,95 | 3,13 | 2,25 | 0,056 |
| RDT | 1,16 | 1,58 | 1,63 | 1,94 | 1,37 | 1,78 | 1,49 | 1,18 | 0,049 |
| Longe | | | 0,30 | 0,44 | 0,42 | 0,41 | 0,37 | 0,42 | 0,26 |
| Jambon | | | 0,30 | 0,38 | 0,35 | 0,54 | 0,49 | 0,35 | 0,0049 |
| Hachage | | | 0,30 | 0,27 | 0,23 | 0,31 | 0,23 | 0,18 | 0,037 |
| Poitrine | | | 0,30 | 0,37 | 0,28 | 0,23 | 0,31 | 0,20 | 0,0001 |
| Bardière | | | 0,27 | 0,52 | 0,34 | 0,50 | 0,27 | 0,21 | 0,040 |
| Longueur | 17,4 | 17,0 | 15,6 | 20,5 | 20,8 | 23,6 | 20,8 | 16,3 | 0,038 |

réduite dans la lignée « faible hétérogénéité » par rapport à la lignée « forte hétérogénéité ». En regardant le détail des résultats, on peut attribuer plus particulièrement cette plus forte variabilité sur le pH24 à l'utilisation d'un verrat dans la lignée B, les autres verrats des lignées B et H ayant en fait des variabilités équivalentes. Cependant, la plus forte variabilité observée sur les autres caractères ne peut pas, quant à elle, être expliquée par l'utilisation de ce seul mâle.

Il faut noter que la sélection et l'utilisation des mâles présents dans les centres d'insémination artificielle se sont révélées plus ardues que prévu. En effet, le nombre de verrats ayant un nombre de descendants mesurés pour le pH ultime du muscle demi-membraneux et encore en activité dans les centres d'insémination artificielle est relativement restreint. Globalement, il y a peu de performances de pH ultime disponibles. Le nombre de collatéraux Large White contrôlés en station est d'environ 1400 par an et la part des candidats en ferme ayant des performances de pH mesurées en abattoir est de 2 % (soit environ 1300 performances par an), pour indexer 300 à 350 mâles des centres d'insémination artificielle. Par exemple, les mâles choisis pour inséminer les truies de la génération G3, pour produire les animaux de la G4, avaient entre 0 et 46 performances enregistrées dans la base de données pour estimer leurs valeurs génétiques. Les méthodes d'estimation des valeurs génétiques ont cependant permis d'estimer tous les mâles présents à une date donnée en tenant compte de toutes les relations de parenté.

Parallèlement, on a également observé que les différences de variances, lorsqu'elles sont significatives entre les deux

lignées, vont toutes dans les même sens (hormis pour la valeur b^* mesurée dans le muscle fessier moyen) : en dernière génération, la lignée est B est toujours la plus variable. On peut donc conserver l'hypothèse d'un déterminisme de la variance environnementale commun, qui pourrait intervenir sur plusieurs caractères, sans être capable de confirmer qu'il s'agit d'un déterminisme génétique de type additif.

L'augmentation de l'adiposité dans la lignée B par rapport à la lignée H a été constante tout au long de l'expérience. En G3, on pouvait poser l'hypothèse que l'augmentation de l'adiposité était associée à la diminution de la variabilité de pH, laissant le champ ouvert à des conjectures sur l'équilibre entre le métabolisme des lipides et la réactivité des animaux vis-à-vis des variations environnementales. En G4, il n'est plus possible de conserver cette hypothèse puisque l'adiposité la plus importante est associée à la variabilité de pH24 la plus élevée. On ne doit cependant pas ignorer que la sélection sur la variabilité d'un caractère peut influencer la moyenne d'un autre caractère. Ainsi, chez le lapin, une sélection canalisante sur l'homogénéité du poids de portée (le critère de sélection est une variance) a eu une incidence sur la longueur des cornes utérines (réponse corrélée sur une moyenne) (Bolet et al., 2005).

REMERCIEMENTS

Ce projet a reçu le soutien financier du Ministère de la Recherche dans le cadre d'un programme Aliment-Qualité-Sécurité intitulé « Sélection canalisante sur le pH chez le porc : conséquence sur les qualités de la viande de porc ».

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bolet G., Garreau H., Joly T., Theau-Clement M., Hurtaud J., Bodin L., 2005. Genetic homogenization of birth weight in rabbits: evolution of the characteristics of the genital tract after two generations of selection. 56th Annual Meeting of European Association for Animal Production, Uppsala, Suède.
- Garreau H., SanCristobal M., Hurteau J., Bodin L., Saleil G., Bolet G., 2003. Peut-on sélectionner sur l'homogénéité des poids à la naissance au sein d'une portée ? Résultats préliminaires. 10^{èmes} Journées de la Recherche Cunicole, Paris.
- Gibson G., Hogness D.S., 1996. Effect of polymorphism in the *Drosophila* regulatory gene *Ultrabithorax* on homeotic stability. *Science*, 271, 200-203.
- Ros M., Sorensen D., Waagepetersen R., Dupont-Nivet M., SanCristobal M., Bonnet J.C., Mallard J., 2004. Evidence for genetic control of adult weight plasticity in the snail *Helix aspersa*. *Genetics*, 168, 2089-2097.
- SanCristobal-Gaudy M., Elsen J.M., Bodin L., Chevalet C., 1998a. Prediction of the response to a selection for canalisation of a continuous trait in animal breeding. *Genet. Sel. Evol.*, 30, 423-451.
- SanCristobal-Gaudy M., Elsen J.M., Bodin L., Chevalet C., Manfredi E., Le Roy P., 1998b. Prediction of the response to a canalizing selection of a continuous trait. 6th WCGALP, 11-16 Janvier 1998, Armidale, Australie, pp. 85-88.
- SanCristobal M., Bodin L., Elsen J.M., Chevalet C., 2001. Genetic components of litter size variability in sheep. *Genet. Sel. Evol*, 33, 249-271.
- SAS, 1999. Sas Institute Inc, SAS OnlineDoc®, Version 8, Cary, NC, USA.
- Sellier P., 1998. Genetics of meat and carcass traits. In : M.F. Rothschild and A. Ruvinsky (eds), *Genetics of the pig*, 463-510. CAB International, Wallingford, UK.
- Sheiner S.M., Lyman R.F., 1991. The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *J. Evol. Biol.*, 4, 23-50.
- Tribout T., Bidanel J.P., Garreau H., Fleho J.Y., Guéblez R., Le Tiran M.H., Ligonésche B., Lorent P., Ducos A., 1998. Présentation du dispositif collectif français d'évaluation génétique porcin pour les caractères de production et de reproduction. *Journées Rech. Porcine*, 30, 95-100.
- Waddington C.H., 1960. Experiments on canalizing selection. *Genet. Res.*, 1, 140-150.