

Relation entre teneur en lipides intramusculaires et différents marqueurs du type de fibres musculaires chez des taurillons Charolais sélectionnés sur le potentiel de croissance musculaire

J.F. HOCQUETTE (1), I. BARNOLA (1), C. JURIE (1), I. CASSAR-MALEK (1), D. BAUCHART (1), B. PICARD (1), G. RENAND (2)

(1) INRA, Unité de Recherches sur les Herbivores, Theix, 63122 Saint-Genès Champanelle, France

(2) INRA, Station de Génétique Quantitative et Appliquée, 78352 Jouy-en-Josas, France

RESUME - La sélection génétique favorisant le potentiel de croissance musculaire peut modifier les caractéristiques contractiles et métaboliques des fibres musculaires qui participent au déterminisme de la qualité de la viande. Toutefois, l'effet de ce type de sélection sur la teneur en lipides intramusculaires reste à préciser. Cette étude a été réalisée avec deux groupes de six animaux à forte ou à faible croissance musculaire, abattus à l'âge de 15 ou 19 mois. Les animaux ont été choisis parmi 64 taurillons de race Charolaise classés selon leur potentiel génétique de croissance musculaire. Les teneurs en lipides intramusculaires et les caractéristiques contractiles et métaboliques des fibres musculaires ont été déterminées dans deux types de muscles différents, le *rectus abdominis* (lent oxydatif), et le *semitendinosus* (rapide glycolytique). Les teneurs en lipides, les proportions des chaînes lourdes de myosine de type I (lent), IIA (rapide oxydo-glycolytique) et certains indicateurs du métabolisme oxydatif (ICDH, COX, H-FABP) sont plus élevés dans le muscle *rectus abdominis* que dans le muscle *semitendinosus*. La sélection génétique en faveur du potentiel de croissance musculaire induit une diminution des teneurs en lipides dans les deux muscles, et de certains indicateurs du métabolisme oxydatif (CS, COX, H-FABP) dans le muscle *rectus abdominis* seulement. Cette étude a donc permis de souligner la réponse spécifique des caractéristiques métaboliques des différents types de muscles au processus de sélection génétique. Elle a également mis en évidence une relation entre adiposité de la carcasse, teneur en triglycérides intramusculaires et expression de la protéine A-FABP, marqueur du développement adipocytaire.

Relationships between intramuscular fat content and different indicators of muscle fiber types in young Charolais bulls selected for muscle growth potential

J.F. HOCQUETTE (1), I. BARNOLA (1), C. JURIE (1), I. CASSAR-MALEK (1), D. BAUCHART (1), B. PICARD (1), G. RENAND (2)

INRA, Unité de Recherches sur les Herbivores, Theix, 63122 Saint-Genès Champanelle, France

SUMMARY - The genetic selection for muscle growth potential may change contractile and metabolic characteristics of muscle fibres involved in beef quality. However, the consequences of such a selection on muscle lipid content remain to be analysed. This study was conducted with two groups of six animals with a high or a low muscle growth capacity, slaughtered at 15 or 19 months of age. These animals were chosen among 64 Charolais young bulls ranked according to their genetic potential of muscle growth. Intramuscular fat content as well as contractile and metabolic characteristics of muscle fibres were assessed in two different muscle types: *rectus abdominis* (slow oxidative), and *semitendinosus* (fast glycolytic). Intramuscular fat content and the proportion of myosin heavy chain I (slow) and IIA (fast oxido-glycolytic) and some indicators of oxidative metabolism (ICDH, COX, H-FABP) were higher in the *rectus abdominis* muscle than in the *semitendinosus* muscle. The genetic selection for muscle growth capacity induced a lower intramuscular fat content in both muscles. It reduced the activity/expression level of some oxidative metabolism indicators (CS, COX, H-FABP), in the *rectus abdominis* muscle only. This study therefore underlines the muscle-specific response of metabolic muscle characteristics to the selection process. Positive correlations between carcass fatness, muscle triglyceride content, and A-FABP mRNA level (i.e., a marker of adipocyte differentiation) were evidenced among animals.

INTRODUCTION

En France, l'objectif de la sélection génétique des bovins à viande a été d'améliorer le développement musculaire aux dépens de celui des tissus adipeux de façon à accroître la production de viande et produire des carcasses plus maigres. D'une façon générale, la sélection génétique doit modifier les caractéristiques du muscle (Renand *et al.*, 2003) et ainsi probablement la qualité de la viande (Geay *et al.*, 2002). Ce type de sélection peut également s'accompagner d'une diminution des teneurs en lipides intramusculaires, variation défavorable pour la flaveur de la viande mais peut-être bénéfique pour la santé humaine.

L'objectif de cette étude est de préciser, dans deux types de muscles différents, les relations entre la composition de la carcasse, la teneur en lipides intramusculaires et différents marqueurs du type de fibres musculaires chez des taurillons de race Charolaise sélectionnés de façon divergente sur la base de leur potentiel de croissance musculaire.

1. MATERIEL ET METHODES

1.1. ANIMAUX.

Cette étude a été conduite avec 64 taurillons de race Charolaise issus de 25 pères préalablement sélectionnés parmi 80 taureaux testés sur descendance pour leur fort ou faible potentiel de croissance musculaire. Ce contrôle sur descendance avait porté sur 793 taurillons abattus dont la composition corporelle avait été estimée à l'aide d'une équation de prédiction tenant compte du poids de la carcasse, des tissus de la 6^e côte et des gras internes (Robelin et Geay, 1975). La composition corporelle de ces 64 taurillons a été estimée de la même façon et leur valeur génétique prédite à partir de l'ensemble des informations disponibles sur eux et sur leurs pères. Un indice génétique de sélection combinant un poids de muscle élevé et une faible teneur en dépôts adipeux a été calculé pour classer ces taurillons selon leur potentiel de croissance musculaire.

Sachant que la moitié des taurillons a été abattue à l'âge de 15 mois et l'autre à l'âge de 19 mois, nous avons choisi douze animaux aux extrémités du classement : trois animaux abattus à 15 mois et trois à 19 mois avec le plus fort indice de sélection ainsi que trois animaux abattus à 15 mois et trois à 19 mois avec le plus faible indice. Un muscle oxydatif (*rectus abdominis*) et un muscle glycolytique (*semitendinosus*) ont été prélevés à l'abattage et conservés à -80°C jusqu'à la réalisation des analyses.

1.2. MESURES DES CARACTERISTIQUES DES MUSCLES.

La teneur en matière sèche (MS) a été déterminée par gravimétrie après séchage de l'échantillon à l'étuve à 80°C pendant 48 heures. Les teneurs en lipides totaux et en triglycérides intramusculaires ont été déterminées selon les méthodes décrites par Leplaix-Charlat *et al.*, (1996). Les résultats sont exprimés en mg par g de MS. Les proportions relatives des isoformes I, IIA et IIX des chaînes lourdes de myosine ont été déterminées par analyse densitométrique après séparation par électrophorèse monodimensionnelle (Picard *et al.*, 1999).

Les activités de différentes enzymes mitochondriales caractéristiques du métabolisme musculaire oxydatif, telles que la cytochrome-c oxydase (COX, chaîne respiratoire), la citrate synthase (CS, cycle de Krebs) et l'isocitrate déshydrogénase (ICDH, cycle de Krebs), et la β -hydroxyacyl-CoA déshydrogénase (HAD, oxydation des acides gras), ainsi que l'activité d'une enzyme glycolytique, la lactate déshydrogénase (LDH), ont été déterminées selon les méthodes décrites par Gondret *et al.*, (2004) et Cassar-Malek *et al.*, (2004). Les résultats sont exprimés en μ moles de substrat utilisé ou de produit formé par minute et par gramme de tissu frais.

Les teneurs en ARNm des isoformes musculaire (H-FABP) et adipocytaire (A-FABP) des protéines de liaison des acides gras ont été déterminées par RT-PCR en temps réel comme décrit par Barnola *et al.*, (2005). Brièvement, les ARN totaux ont été extraits en utilisant le TRIzol® (Invitrogen SARL, Cergy-Pontoise, France) et purifiés avec le kit Nucleospin® RNA II (Machery Nagel, France). La concentration et la pureté des ARN ont été déterminées avec le kit RNA 600 Nano Assay à l'aide d'un Bioanalyseur (Agilent Technologies, Allemagne). La rétrotranscription des ARN a été réalisée avec 2,5 μ g d'ARN totaux dans un volume de 20 μ l avec des amorces oligo-dT en utilisant l'enzyme Superscript™ II reverse transcriptase (Rnase H-) (Invitrogen Life technologies, USA). L'amplification a été réalisée dans 20 μ l avec 2 μ l d'ADNc avec le kit LightCycler-FastStart DNA Master Hybridization Probes. La PCR a consisté en 40 cycles de dénaturation à 95°C pendant 5 secondes suivie d'une phase d'hybridation/élongation de 60 secondes à 60°C. Les séquences utilisées ont été déterminées d'après les séquences présentes dans les bases de données publiques pour le bovin dans le cas de la H-FABP ou pour d'autres espèces dans le cas de la A-FABP (Barnola *et al.*, 2005). Un mélange d'échantillons à plusieurs dilutions (1, 1/2, 1/4, 1/16 et 1/32) a permis d'établir une courbe standard pour comparer les résultats d'un dosage à l'autre. L'efficacité de la PCR était de 95 % au moins. Les mesures ont été répétées cinq fois. La variabilité entre dosages était de 31 % en moyenne. Les résultats sont exprimés en unités arbitraires d'ARNm de FABP par μ g d'ARN totaux.

1.3. ANALYSES STATISTIQUES

Les moyennes des différentes variables ont été comparées entre muscles par le test t de Student pour séries appariées dans la mesure où les deux muscles proviennent du même animal. Pour chaque muscle, les moyennes des différentes variables étudiées ont été comparées entre les deux groupes d'animaux à fort ou faible développement musculaire par le test t de Student car l'effet de l'âge n'est pas significatif.

Pour chaque muscle, une analyse en composantes principales a été ensuite réalisée avec les données de composition de la carcasse (poids de muscle, proportion de tissu adipeux), les teneurs en triglycérides intramusculaires, les activités enzymatiques (COX, CS, LDH, ICDH, HAD), les proportions des différents types de chaîne lourde de myosine (I, IIA, IIX) et les teneurs en ARNm de la H-FABP et de la A-FABP. Cette analyse a permis notamment de calculer la matrice de corrélation entre ces différentes variables.

2. RESULTATS

2.1. CARACTERISTIQUES DES ANIMAUX

Comme attendu, les taurillons à fort potentiel de croissance musculaire ont une masse musculaire 27 % plus élevée et une proportion de tissu adipeux dans la carcasse 24 % plus faible que les taurillons à faible potentiel (tableau 1).

Tableau 1 : composition corporelle des animaux

	Potentiel de croissance musculaire		
	Faible	Fort	P <
Poids de muscle (kg)	249 \pm 33,8	316 \pm 37,3	0,01
Proportion de tissu adipeux (%)	17 \pm 2,1	13 \pm 2,5	0,01

2.2. EFFET DU TYPE DE MUSCLE

Le muscle RA contient 1,4 fois plus de lipides intramusculaires que le muscle ST, en relation avec une accumulation plus importante de triglycérides dans le muscle RA (P < 0,02, tableau 2).

Tableau 2 : caractéristiques des muscles *rectus abdominis* et *semitendinosus*

	Muscle		
	RA	ST	P <
(mg par g de MS)			
Lipides totaux	78 \pm 36,3	54 \pm 10,9	0,02
Triglycérides	38 \pm 31,9	18 \pm 10,9	0,02
(μ moles par min et par g de tissu frais)			
Activité ICDH	1,6 \pm 0,66	1,3 \pm 0,47	0,03
Activité HAD	1,8 \pm 0,45	1,7 \pm 0,38	0,71
Activité CS	4,7 \pm 1,34	4,4 \pm 1,09	0,50
Activité COX	14,0 \pm 4,46	8,4 \pm 2,61	0,001
Activité LDH	916 \pm 140,3	1125 \pm 193,0	0,001
(proportions en %)			
MHC I	31 \pm 9,0	11 \pm 4,0	0,0001
MHC IIA	37 \pm 7,3	23 \pm 5,7	0,0001
MHC IIX	32 \pm 13,9	65 \pm 9,3	0,0001
(unités par μ g d'ARN)			
ARNm de la H-FABP	3,9 \pm 2,72	0,5 \pm 0,22	0,002
ARNm de la A-FABP	3,4 \pm 2,43	3,1 \pm 3,68	0,80

Le muscle RA contient une proportion plus importante de chaînes lourdes de myosine MHC I (lent) et MHC IIA et une proportion plus faible de chaîne lourde de myosine MHC IIX (P < 0,0001, tableau 2).

Le métabolisme du muscle RA est également moins glycolytique (activité LDH 19 % plus faible) et plus oxydatif que celui du ST comme en témoignent les activités ICDH et COX et l'expression de la H-FABP plus élevées dans le RA que dans le ST. Toutefois, certaines activités enzymatiques mitochondriales (CS, HAD) ainsi que l'expression de la A-FABP, marqueur de la différenciation adipocytaire, ne sont pas significativement différentes entre les deux muscles (tableau 2).

2.3. EFFET DE LA SELECTION GENETIQUE EN FAVEUR DU POTENTIEL DE CROISSANCE MUSCULAIRE

Tableau 3 : caractéristiques du muscle *rectus abdominis* en fonction du potentiel de croissance musculaire (mêmes unités que dans le tableau 2).

	Potentiel de croissance musculaire		P <
	Faible	Fort	
Lipides	97 ± 42,5	58 ± 11,5	0,07
Triglycérides	56 ± 36,8	20 ± 10,6	0,06
Activité ICDH	1,9 ± 0,79	1,4 ± 0,42	0,20
Activité HAD	1,8 ± 0,55	1,8 ± 0,38	0,90
Activité CS	5,5 ± 1,20	3,8 ± 0,91	0,03
Activité COX	16,8 ± 2,93	11,3 ± 4,17	0,03
Activité LDH	900 ± 70,1	933 ± 194,3	0,70
MHC I (%)	33 ± 10,6	29 ± 7,7	0,53
MHC IIA (%)	38 ± 7,2	36 ± 8,0	0,67
MHC IIX (%)	29 ± 14,9	35 ± 13,7	0,55
ARNm de la H-FABP	5,3 ± 3,24	2,5 ± 1,05	0,10
ARNm de la A-FABP	4,4 ± 2,30	2,5 ± 2,35	0,18

Tableau 4 : caractéristiques du muscle *semitendinosus* en fonction du potentiel de croissance musculaire (mêmes unités que dans le tableau 2).

	Potentiel de croissance musculaire		P <
	Faible	Fort	
Lipides	60 ± 10,1	48 ± 8,5	0,05
Triglycérides	25 ± 9,0	11 ± 8,1	0,02
Activité ICDH	1,4 ± 0,39	1,1 ± 0,53	0,40
Activité HAD	1,8 ± 0,35	1,7 ± 0,44	0,70
Activité CS	4,8 ± 1,18	4,0 ± 0,92	0,21
Activité COX	9,7 ± 2,08	7,2 ± 2,64	0,11
Activité LDH	1076 ± 140,8	1176 ± 236,8	0,40
MHC I (%)	13 ± 1,0	9 ± 4,8	0,10
MHC IIA (%)	25 ± 2,5	22 ± 7,6	0,34
MHC IIX (%)	62 ± 2,0	69 ± 12,3	0,19
ARNm de la H-FABP	0,58 ± 0,132	0,51 ± 0,292	0,64
ARNm de la A-FABP	3,9 ± 5,02	2,3 ± 1,75	0,50

La sélection génétique en faveur du potentiel de croissance musculaire induit, dans les deux muscles étudiés, une diminution des teneurs en lipides totaux, et notamment en triglycérides (tableaux 3 et 4). Elle tend à induire une diminution de l'expression de la H-FABP dans le RA uniquement. Les propriétés contractiles des fibres musculaires (teneurs des différentes isoformes des chaînes lourdes de myosine) ne sont pas significativement modifiées. Les propriétés métaboliques des fibres musculaires ne sont modifiées que dans le RA, les animaux à fort potentiel de croissance musculaire présentant des activités CS et COX 30 % plus faibles et donc un métabolisme moins oxydatif (tableau 3). Les activités des autres enzymes, et notamment de la LDH, ne sont pas modifiées.

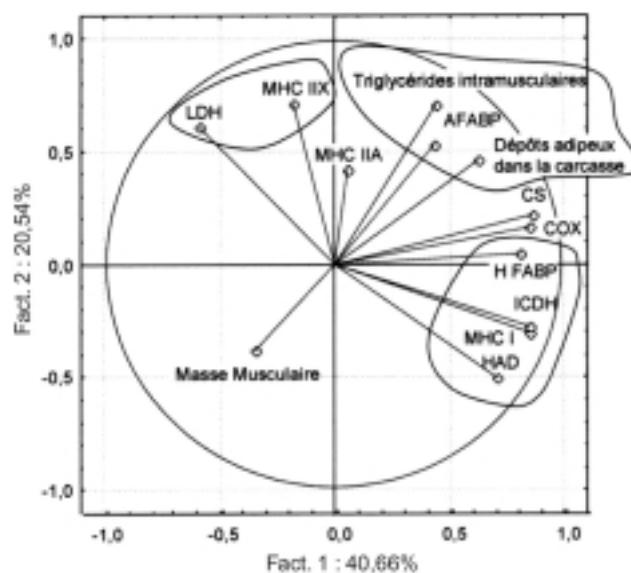
2.4. RELATION ENTRE LES DIFFERENTS PARAMETRES ETUDIES

Les teneurs en triglycérides intramusculaires sont positivement corrélées avec la proportion de tissu adipeux dans la carcasse ($r = 0,56$ [$P < 0,10$] et $0,66$ [$P < 0,02$], respectivement pour le RA et le ST) et avec l'expression dans le muscle de la A-FABP, marqueur de la différenciation adipocytaire ($r = 0,73$ [$P < 0,01$] et $0,53$ [$P < 0,10$], respectivement pour le RA et le ST).

Dans les deux muscles, l'activité LDH est négativement corrélée avec la proportion de MHC I ($r = -0,63$ à $-0,79$, $P < 0,05$). La proportion de MHC I est corrélée avec des indicateurs du métabolisme oxydatif tels que la teneur en ARNm de la H-FABP ($r = 0,62$ à $0,66$, $P < 0,05$), l'activité CS ($r = 0,58$ à $0,70$, $P < 0,05$), et surtout les activités ICDH et HAD ($r = 0,74$ à $0,85$, $P < 0,01$). Les indicateurs du métabolisme oxydatif les plus fortement corrélés entre eux sont, d'une part, les activités CS et COX et d'autre part, les activités ICDH et HAD ($r > 0,80$, $P < 0,01$).

Toutes ces relations peuvent être visualisées par une analyse en composantes principales (figure 1).

Figure 1 : analyse en composantes principales des données de composition corporelle et des caractéristiques du muscle *rectus abdominis*



Dans le RA (figure 1), comme dans le ST (données non présentées), on observe en effet une opposition entre, d'une part, la masse musculaire dans la carcasse, et, d'autre part, la proportion de tissu adipeux dans la carcasse, la teneur en triglycérides intramusculaires, la teneur en ARNm de la A-FABP et le métabolisme oxydatif (activités COX, CS). On observe également, dans les deux muscles, une opposition entre, d'une part, l'activité LDH et, d'autre part, la proportion de MHC I et les activités ICDH et HAD, ces paramètres étant peu corrélés avec la composition corporelle des animaux.

Les deux groupes de taurillons sont bien discriminés dans la mesure où la projection des animaux à fort potentiel de croissance est proche de la variable "masse musculaire".

3. DISCUSSION

Les différences observées entre les muscles RA et ST confirment d'autres observations préalables. Ainsi, le RA contient davantage de lipides que le ST comme nous l'avons déjà montré (Hocquette *et al.*, 2003). De plus, les mesures d'activités enzymatiques dans les deux muscles confirment largement les résultats de Talmant *et al.*, (1986), pour la LDH (plus faible dans le RA que dans le ST), l'ICDH (plus élevé dans le RA que dans le ST), la CS et la HAD (similaires dans les deux muscles). A l'inverse, Talmant *et al.*, (1986) observaient une activité COX plus élevée dans le ST que dans le RA, ce qui est contraire à nos résultats. Ceci s'explique probablement par des différences dans les méthodes utilisées pour doser l'activité de la COX. Selon Talmant *et al.*, (1986), le ST présente une vitesse de contraction plus rapide que le RA, ce qui est accord avec nos résultats démontrant une proportion plus élevée de MHC IIX dans le ST que dans le RA. D'une façon générale, nous concluons que les propriétés contractiles des muscles (proportions des différentes isoformes de MHC) et l'activité LDH permettent de bien discriminer le type de muscle.

La sélection génétique en faveur de l'accroissement du potentiel de croissance musculaire induit une diminution des dépôts de lipides dans la carcasse et dans les muscles. Cette sélection modifie également quelques propriétés métaboliques des fibres musculaires (diminution des activités oxydatives COX et CS) mais seulement dans le RA, les propriétés contractiles des deux muscles n'étant pas affectées. Cette observation est en accord avec les résultats de Picard *et al.*, (1994) chez des taurillons culards démontrant un métabolisme moins oxydatif des muscles des bovins à fort développement musculaire.

D'autres travaux concernant l'effet de facteurs nutritionnels avaient également montré que les caractéristiques métaboliques des fibres (notamment les activités CS et COX) étaient modifiées dans un muscle oxydatif mais pas dans le ST (glycolytique) alors que ces mêmes facteurs affectaient peu les propriétés contractiles des fibres (Cassar-Malek *et al.*, 2004). De même, Durand *et al.*, (2001) ont montré que le métabolisme du RA est plus sensible aux apports alimentaires de lipides que le métabolisme du muscle *longissimus thoracis*. Des approches de génomique fonctionnelle ont également confirmé que l'expression des isoformes des chaînes lourdes de myosine diffère davantage entre le RA et le ST qu'entre les taurillons à fort ou faible potentiel de croissance musculaire (Cassar-Malek *et al.*, 2005).

La corrélation positive observée dans chaque muscle entre la teneur en lipides intramusculaires, et l'expression du gène de la A-FABP ou des indicateurs du métabolisme oxydatif confirment les résultats de Hocquette *et al.*, (2003) et Barnola *et al.*, (2005) dans d'autres races bovines. La corrélation avec la A-FABP suggère que la teneur en lipides intramusculaires dépend entre autres de la présence d'adipocytes différenciés dans le muscle. Cependant, aucune variation de la teneur en ARNm de la A-FABP n'est observée entre muscles ou en réponse à la sélection, en dépit des variations de teneurs en triglycérides intramusculaires

avec ces mêmes facteurs. La liaison avec le métabolisme oxydatif est plus difficile à expliquer. Il a été suggéré que le dépôt de lipides dans le muscle serait davantage lié à l'importance des flux de lipides (élevé dans un muscle oxydatif) qu'à la régulation d'une seule voie métabolique (Hocquette *et al.*, 2003 ; Barnola *et al.*, 2005 ; Gondret *et al.*, 2004).

Une autre originalité de cette étude est d'avoir discriminé deux groupes de caractéristiques des fibres musculaires : le premier groupe (CS, COX, lipides) est affecté par la sélection génétique en faveur du potentiel de croissance musculaire, contrairement au second groupe (H-FABP, ICDH, HAD, MHC I opposées à MHC IIX et LDH) qui sont plutôt des indicateurs du type de muscle.

CONCLUSION

En conclusion, la sélection génétique en faveur d'un potentiel de croissance musculaire accru induit une diminution de l'adiposité de la carcasse et des teneurs en lipides intramusculaires. Ceci est associé à un métabolisme musculaire moins oxydatif dans le *rectus abdominis*. Ce muscle, qui est oxydatif, est en effet sensible aux effets de la sélection contrairement au ST, muscle rapide glycolytique. Les indicateurs qui permettent habituellement de classer les muscles en fonction de leurs propriétés contractiles et métaboliques ne sont pas affectés.

- Barnola I., Hocquette J.F., Cassar-Malek I., Jurie C., Gentès G., Cabaraux J.F., Cuvelier C., Istasse L., Dufrasne I.** 2005. In J.F. HOCQUETTE, S. GIGLI (editors), Indicators of milk and beef quality. Wageningen Pers, Pays-Bas. EAAP Publ. in press.
- Cassar-Malek I., Hocquette J.F., Jurie C., Listrat A., Jailler R., Bauchart D., Briand Y., Picard B.**, 2004. Anim. Sci., 79, 49-59.
- Cassar-Malek I., Ueda Y., Bernard C., Jurie C., Sudre K., Listrat A., Barnola I., Gentès G., Leroux C., Renand G., Martin P., Hocquette J.F.**, 2005. In J.F. HOCQUETTE, S. GIGLI (editors), Indicators of milk and beef quality. Wageningen Pers, Pays-Bas. EAAP Publ. in press.
- Durand D., Gruffat-Mouty D., Hocquette J.F., Micol D., Dubroeuq H., Jailler R., Sanjay S., Scislowski V., Bauchart D.** 2001. Renc. Rech. Ruminants, 8, 75-78.
- Gondret E., Hocquette J.F., Herpin P.** 2004., Reprod. Nutr. Dev., 44, 1-16.
- Geay Y., Bauchart D., Hocquette J.F., Culioli J.** 2002. INRA Prod. Anim. 15, 37-52.
- Hocquette J.F., Jurie C., Ueda Y., Boulesteix P., Bauchart D., Pethick D.W.** 2003. In W.B. SOUFFRANT AND C.C. METGES (editors), Progress in research on energy and protein metabolism. Wageningen Pers, Pays-Bas. EAAP Publ. 109, 513-516.
- Leplaix-Charlat L., Durand D., Bauchart D.** 1996. J. Dairy Sci. 79, 1826-1835.
- Picard B., Barboiron C., Duris M.P., Gagnière H., Jurie C., Geay Y.**, 1999. Meat Sci., 53, 1-7.
- Picard B., Hocquette J.F., Bornes F., Brazi S., Vermorel M., Geay Y.** 1994. In J.F. AGUILERA (editor), Energy metabolism of farm animals. EAAP Publ. 76, 97-100.
- Renand G., Larzul C., Le Bihan-Duval E. P. Le Roy P.**, 2003. INRA Prod. Anim., 16, 159-173.
- Robelin J., Geay Y.** 1975. Ann. Zootech., 24, 391-402.
- Talmant A., Monin G., Briand M., Dadet M., Briand Y.**, 1986. Meat Sci., 18, 23-40.