

# Bilan génétique de 15 ans de sélection du troupeau souche *INRA95*

A. VINET (1), F. MENISSIER (1), G. CASTE (2), S. ASTRUC (2), G. RENAND (1)

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

(2) INRA, Domaine de la Verrerie - 81400 Blaye-les-Mines

**RESUME** - *INRA95* est une lignée mâle composite cularde créée par l'INRA en partenariat avec COOPELSO-MIDATEST au Domaine de la Verrerie (Tarn) pour fournir des taureaux destinés à l'insémination animale pour la production de veaux de boucherie en croisement. Les héritabilités, les effets liés au polymorphisme du gène *mh* induisant de l'hypertrophie musculaire et les valeurs génétiques polygéniques pour la conformation en vif (pointage culard à 4 mois), le poids à la naissance et le poids à âge-type 120 jours ont été estimés à partir des données de contrôle individuel des veaux recueillies au cours des 15 dernières années. Des différences génétiques associées aux mutations du gène *mh* sont mises en évidence. Les mutations nt419, Q204X et nt821 ont un effet favorable sur la conformation des veaux alors que la mutation F94L a un effet négatif. L'évolution des valeurs génétiques polygéniques montre que : a/ la sélection pratiquée sur le troupeau souche a satisfait les objectifs fixés puisque la valeur polygénique de la conformation a fortement augmenté, celle du poids à âge-type 120 jours s'est maintenue et celle du poids à la naissance tend à diminuer et b/ la sélection polygénique a d'avantage contribué à l'amélioration des caractères d'intérêt, en particulier de la conformation, que la sélection sur le gène *mh*.

## Genetic assessment of 15 years of selection in the *INRA95* strain herd

A. VINET (1), F. MENISSIER (1), G. CASTE (2), S. ASTRUC (2), G. RENAND (1)

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

**SUMMARY** - The *INRA95* is a double muscled synthetic sire line created by INRA in partnership with COOPELSO-MIDATEST at the INRA experimental farm of la Verrerie (France, Tarn) to provide AI sires for crossbred veal calf production. Heritabilities, effects of the *mh* gene polymorphism (known for its role in muscular hypertrophy) and polygenic breeding values of conformation (muscle score at 4 months), birth weight and weight at 120 days were estimated from data collected during the last 15 years on calves in performance test. Differences in breeding values linked to mutations of the *mh* gene were shown : nt419, Q204X and nt821 mutations have a favourable effect while the F94L mutation has a negative effect on calf conformation. The polygenic breeding value evolution shows the following : a) the selection applied in the strain herd was efficient since polygenic breeding value for calf conformation strongly increased, the one for weight at 120 days remained and the one for birth weight tends to decrease, and b) polygenic selection contributed more to improvement of traits, specially conformation, than selection on the *mh* gene.

## INTRODUCTION

L'hypertrophie musculaire d'origine génétique (HM) confère aux bovins culards une nette supériorité de valorisation des carcasses (rendement, pourcentage de muscle, qualités de viande... Ménissier, 1982a). Par contre elle induit des effets défavorables sur la productivité des vaches (subfertilité, difficultés de vêlage, mortinatalité...) limitant leur élevage (Ménissier, 1982a). Dès les années 60, avec le développement de l'insémination animale (IA) et du croisement terminal sur vaches laitières, il a été montré que les croisés issus de pères culards manifestaient une supériorité de valeur bouchère tant en veaux de boucherie qu'en jeunes bovins, ce qui a incité l'INRA à créer la lignée mâle composite cularde *INRA95* (procréation et sélection de jeunes taureaux culards au Domaine de La Verrerie à partir d'un troupeau souche multiracial) en partenariat avec COOPELSO-MIDATEST (évaluation sur descendance, production et diffusion de la semence) (Legault *et al.*, 1996). Son objectif de sélection est d'améliorer chez les veaux croisés issus de ces taureaux *INRA95*, leur conformation bouchère, leurs qualités de carcasse et de leur assurer une bonne capacité de croissance précoce tout en maintenant leurs facilités de naissance.

Depuis, le déterminisme génétique de l'HM chez les bovins a été précisé (Ménissier, 1982b, Charlier *et al.*, 1995, Grobet *et al.*, 1997 et 1998). L'HM est induite par des mutations dans le gène MNST (désigné ici par *mh*) codant pour la myostatine (régulateur du développement musculaire chez l'embryon). A ce jour, 7 mutations différentes induisant de l'HM ont été identifiées dont 6 répertoriées en France

(Grobet *et al.*, 1998, Dunner *et al.*, 2003). Toutefois l'expression de l'HM, dans des races à fort développement musculaire (Limousine, Blonde d'Aquitaine), ne semble associée qu'exceptionnellement à une mutation connue de la myostatine, suggérant ainsi l'intervention d'autres gènes. L'objet de ce travail est de faire un bilan du niveau génétique du troupeau souche *INRA95* sur ses principaux objectifs de sélection et d'estimer la part de progrès génétique associée au polymorphisme du gène *mh* et celle d'origine polygénique.

## 1. MATERIEL ET METHODES

Les taureaux *INRA95* agréés pour l'IA ont été évalués sur descendance (programme : aptitudes bouchères, veaux de boucherie croisés Holstein en atelier). Afin d'obtenir des paramètres génétiques non biaisés, nous avons estimé conjointement la variabilité génétique des performances des descendants des taureaux *INRA95* dans le troupeau souche et en ateliers de contrôle des veaux de boucherie de testage.

### 1.1. LE TROUPEAU SOUCHE *INRA95*

Le troupeau a été créé au Domaine de La Verrerie (Tarn) en 1967-68 à partir de génisses et taureaux d'IA Charolais et Blonds d'Aquitaine manifestant de l'HM, puis conduit en noyau quasiment fermé jusqu'à ces dernières années. En 1971-72, le troupeau a été complété avec des reproducteurs Maine-Anjou, Limousins, Blonds d'Aquitaine, conduits en croisement avec des taureaux culards Charolais, Blanc Bleu Belge et Piémontais en noyau fermé (1972-1981) puis en noyau ouvert (1982). Les veaux sont séparés de leur mère dès la naissance et placés en allaitement artificiel jusqu'au

sevrage vers l'âge de 4 mois. Ils sont contrôlés individuellement (pesées bimensuelles, pointages du phénotype culard, consommation de lait...). Leur typage pour les mutations du gène *mh* (Miranda *et al.*, 2002) est effectué par LABOGENA (78352 Jouy-en-Josas). Ainsi les données du contrôle individuel de 1274 veaux *INRA95* nés entre 1992 et 2006 dans le troupeau souche et génotypés pour *mh* ont été utilisées. Les caractères retenus sont le poids naissance (PNc), le poids à âge type 120 jours (PAT120c) et une note synthétique de pointage culard en vif à 4 mois (SYNVc) qui est l'addition de variables corrélées entre elles et très liées au développement musculaire (Vissac *et al.*, 1973).

## 1.2. LE CONTROLE SUR DESCENDANCE DES TAUREAUX *INRA95* ET BLONDS D'AQUITAINE

Seules ont été considérées les séries comprenant les taureaux *INRA95* ou les quelques taureaux Blondes d'Aquitaine utilisés dans le troupeau souche, soit 11 953 veaux de boucherie analysés. Les caractères retenus sont le poids naissance (PNvb), le poids à âge type à 150 jours (PAT150vb), les notes synthétiques de pointage de conformation en vif (SYNVvb) et de conformation de la carcasse (SYNCvb) (Vissac *et al.*, 1973).

## 1.3. ANALYSES GENETIQUES

Les analyses préliminaires ont été réalisées avec la procédure GLM de SAS (SAS, 1999) pour déterminer les facteurs de variation à considérer dans l'analyse génétique. Pour le troupeau souche, les facteurs de variation sont la campagne de naissance, le sexe, la géoméllité, l'âge de la mère. Le typage *mh* de ces veaux a aussi été pris en compte comme effet fixe dans le modèle d'analyse. Pour les veaux croisés du contrôle de descendance, en plus du sexe, de la géoméllité et du rang de vêlage de la mère, l'origine géographique a été prise en compte et, selon la variable considérée, d'autres facteurs inclus (PAT150vb : âge d'entrée en atelier, SYNVvb : identification du pointeur, SYNCvb : identification du pointeur et âge à l'abattage). Le génotype *mh* de ces veaux n'a pu être pris en compte (absence de typages *mh*).

Les composantes de variance et covariance ont été estimées par la méthode REML (*Restricted Estimation Maximum Likelihood*) avec le logiciel VCE (Kovac et Groeneveld, 2003), selon un modèle animal. Ces estimations ont ensuite été utilisées avec le même modèle afin d'estimer les effets des mutations du gène *mh* avec le logiciel PEST (Groeneveld, 1990). La non prise en compte de la composition raciale de l'animal pourrait induire une surestimation de ces composantes de variance.

## 2. RESULTATS ET DISCUSSION

### 2.1. PERFORMANCES MOYENNES

Les performances des veaux *INRA95* du troupeau souche et celles des veaux de boucherie croisés du contrôle sur descendance des taureaux *INRA95* et Blondes d'Aquitaine sont présentées dans le tableau 1.

**Tableau 1** : performances des veaux *INRA95* (troupeau souche) et des croisés (ateliers veaux de boucherie, testage sur descendance)

	Nbre d'observations	moyenne ± écart-type
PNc (kg)	1 260	45,2 ± 8,4
PAT120c (kg)	1 183	178,5 ± 24,3
SYNVc (points)	1 136	8,49 ± 1,26
PNvb (kg)	10 633	45,6 ± 6,3
PAT150vb (kg)	11 750	195,1 ± 19,8
SYNVvb (points)	9 009	7,96 ± 1,01
SYNCvb (points)	11 750	8,68 ± 1,69

### 2.2. FREQUENCES DES MUTATIONS DU GENE *MH*

Les fréquences des mutations de *mh* rencontrées dans le troupeau souche *INRA95* sont rapportées dans le tableau 2. Elles reflètent l'origine multiraciale de cette souche composite. Il est logique que la mutation Q204X, caractéristique de la race Charolaise (Grobet *et al.*, 1998, Dunner *et al.*, 2003) y soit largement représentée.

**Tableau 2** : fréquences alléliques chez les veaux *INRA95* (naissances de 1992 à 2005).

Mutation :	Fréquence :	Origine raciale
Q204X	49,3 %	Charolaise
nt821	4,9 %	Blanc Bleu Belge
F94L	4,8 %	Limousine
nt419	3,5 %	Maine-Anjou
C313Y	0,8 %	Piémontaise
E226X	0,2 %	Maine-Anjou
+ (allèle sauvage)	36,6 %	

### 2.3. PARAMETRES GENETIQUES

Les paramètres génétiques estimés simultanément dans le troupeau souche et lors du contrôle sur descendance en croisement (ateliers veaux de boucherie) sont présentés dans le tableau 3.

Les corrélations génétiques entre caractères homologues dans le troupeau souche et en contrôle de descendance des taureaux *INRA95* sont toutes assez élevées : + 0,89 (poids naissance), + 0,60 (poids à âge-type), + 0,57 (pointage en vif), ce dernier étant corrélé au pointage en carcasse (+0,43). Ces corrélations confirment que les caractères évalués dans le troupeau souche et sur descendance en croisement ont une large part de déterminisme génétique commun.

L'héritabilité du poids de naissance pesé dans le troupeau souche est nettement plus élevée que celle estimée à partir du contrôle de descendance en croisement. Elle est plus importante que les estimations obtenues en France dans les troupeaux en race pure Charolaise, Limousine, Blonde d'Aquitaine et Maine-Anjou (0,28 à 0,38, Phocas et Laloë, 2004). Les valeurs estimées dans des races composites sont assez hétérogènes selon le troupeau : de 0,26 à 0,65 dans des lignées issues de croisements entre races anglo-saxonnes, européennes et éventuellement d'autres types raciaux (Núñez-Dominguez *et al.*, 1993, Meyer *et al.*, 1993, Grégory *et al.*, 1995).

L'héritabilité du poids au sevrage est aussi plus élevée dans le troupeau souche que dans le contrôle de descendance. Cette différence est moindre que celle observée sur le poids de naissance. En comparaison, les héritabilités estimées par Phocas et Laloë (2004) dans les troupeaux en races pures françaises sont plus faibles (0,13 à 0,32). Les valeurs rencontrées dans la littérature, obtenues dans les races composites, sont comprises entre 0,21 et 0,43 selon le troupeau considéré (Núñez-Dominguez *et al.*, 1993, Meyer *et al.*, 1993, Grégory *et al.*, 1995). La note de pointage culard au sevrage est nettement plus héritable dans le troupeau souche (0,81) que les notes de pointages sur descendance en veaux de boucherie (0,51 et 0,39 respectivement en vif et sur carcasse). Dans les troupeaux de races pures Phocas et Laloë (2004) ont montré que la note de développement musculaire au sevrage n'était que moyennement héritable (0,16 et 0,28). Dans le troupeau souche, les corrélations génétiques positives du poids de naissance avec le poids (+ 0,52) et le pointage culard (+0,30) à 120 jours indiquent qu'une sélection pour augmenter le poids ou la musculation des veaux au sevrage accroît le poids à la naissance si aucune contrainte de sélection n'est imposée sur ce dernier. Notons que le poids et le pointage culard au sevrage sont génétiquement indépendants.

**Tableau 3** : hérabilités et corrélations génétiques pour les caractères de croissance et de conformation (pointage).

		Troupeau souche <i>INRA95</i> (Carmaux)			Testage sur descendance (ateliers veaux de boucherie)			
		PNC	PAT120c	SYNVc	PNvb	PAT150vb	SYNVvb	SYNCvb
Troupeau <i>INRA95</i> (Carmaux)	PNC	<b>0,60 (0,04)</b>	+ 0,52 (0,06)	+ 0,30 (0,03)	+ 0,89 (0,04)	+ 0,19 (0,09)	- 0,06 (0,07)	- 0,22 (0,07)
	PAT120c		<b>0,39 (0,04)</b>	+ 0,00 (0,06)	+ 0,66 (0,09)	+ 0,60 (0,10)	- 0,05 (0,05)	- 0,04 (0,06)
	SYNVc			<b>0,81 (0,05)</b>	- 0,04 (0,10)	- 0,07 (0,11)	+ 0,57 (0,08)	+ 0,43 (0,09)
Testage en ateliers veaux de boucherie	PNvb				<b>0,16 (0,01)</b>	+ 0,48 (0,06)	- 0,19 (0,06)	- 0,23 (0,06)
	PAT150vb					<b>0,25 (0,02)</b>	+ 0,14 (0,06)	+ 0,22 (0,06)
	SYNVvb						<b>0,51 (0,02)</b>	+ 0,95 (0,01)
	SYNCvb							<b>0,39 (0,02)</b>

En gras sur la diagonale : hérabilités, au dessus de la diagonale : corrélations génétiques, entre parenthèses : écarts-types.

#### 2.4. EFFET DES MUTATIONS DU GENE *MH*

Pour les principaux génotypes rencontrés dans le troupeau souche *INRA95* (10 animaux au moins, tableau 4), les effets sur les caractères sont exprimés en écart au génotype sauvage +/+. Les animaux portent au maximum deux allèles mutés du gène *mh*, l'un reçu du père l'autre de la mère et dans ce cas sont considérés comme des homozygotes *mh/mh*. Notons que les allèles, spécifiques d'une ou plusieurs races, proviennent de parents fondateurs de races différentes. Une confusion entre l'effet de l'allèle et la composition raciale existe certainement. L'estimation de l'effet allélique peut ainsi être confondue avec les polygènes apportés par les fondateurs de chaque race. C'est peut-être le cas de la mutation F94L, spécifique de la race Limousine.

**Tableau 4** : effet des principaux génotypes sur la croissance et le pointage culard à 4 mois (unité d'écart type phénotypique :  $\sigma_p$ ).

Génotypes effectifs	PNC	PAT120c	SYNVc
+/+	134	0,00	0,00
+/F94L	28	+ 0,08	+ 0,43 *
+/nt419	26	- 0,07	- 0,04
+/nt821	22	- 0,02	+ 0,06
+/Q204X	337	+ 0,22 *	+ 0,04
Q204X/F94L	52	+ 0,24	+ 0,32
Q204X/C313Y	10	+ 0,11	- 0,27
Q204X/nt419	34	+ 0,31	- 0,12
Q204X/nt821	50	+ 0,49 **	+ 0,02
Q204X/Q204X	228	+ 0,51 ***	- 0,21
$\sigma_p$	7,08	19,75	1,19

\*\*\* :  $p < 0,001$ , \*\* :  $p < 0,01$ , \* :  $p < 0,05$ .

Chez les hétérozygotes (+/*mh*) le PNC est peu influencé par la présence d'une mutation (F94L, nt419 et nt821), excepté avec la mutation Q204X. L'homozygotie *mh/mh* augmente assez nettement le PNC (1/8 à 1/2  $\sigma_p$  selon les mutations considérées). Ces résultats concordent avec une analyse antérieure de ces données (Ménissier *et al.*, 2002) qui montrait dans ce troupeau des poids à la naissance plus lourds chez les individus *mh/mh* par rapport aux hétérozygotes +/*mh* et aux homozygotes +/+, avec un effet du génotype +/*mh* proche de celui du génotype +/+.

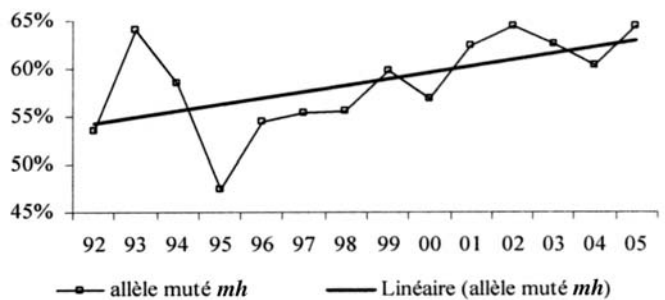
Cet effet de la mutation *mh* sur le poids naissance a été mis en évidence en croisement avec d'autres races (Piémontaise, Short *et al.*, 2002, Blanc Bleu Belge et Charolaise, Casas *et al.*, 2004). Le PAT120c est supérieur avec la présence de la mutation F94L (+0,43 et +0,32  $\sigma_p$ ), alors que la mutation est plutôt considérée comme silencieuse (Grobet *et al.*, 1998). Pour les non porteurs de F94L, les veaux hétérozygotes +/*mh* ont un PAT120c peu affecté par la présence d'un allèle muté et les homozygotes *mh/mh* ont un PAT120c légèrement diminué bien que cet effet soit faible, voire nul dans le cas des animaux porteurs des mutations Q204X et nt821. Ménissier *et al.* (2002) avaient montré dans ce troupeau *INRA95* un effet négatif plus marqué de - 0,56  $\sigma_p$  des mutations Q204X, nt821 et nt419 sur le poids à âge-type 120 jours des veaux. Ces différences peuvent provenir du fait que la mutation F94L

n'étant pas considérée, les allèles porteurs de F94L étaient donc non différenciés des allèles sauvages +. Dans des troupeaux de bovins croisés issus de races où il y a des culards, Short *et al.* (2002) n'ont pas trouvé d'effet de la mutation *mh* (Piémontaise) sur le poids au sevrage. Casas *et al.* (2004) ont observé une augmentation du poids au sevrage (Blanc Bleu Belge, Charolaise) uniquement chez les hétérozygotes +/*mh*, les homozygotes +/+ et *mh/mh* ayant le même poids au sevrage. Pour le pointage culard à 4 mois, les mutations nt419, nt821, C313Y et Q204X ont un effet positif tant chez les hétérozygotes +/*mh* (+0,2 à +0,3  $\sigma_p$ ) que chez les homozygotes *mh/mh* (+0,5 à +1,0  $\sigma_p$ ). Comme pour le PAT120c, l'allèle F94L induit un effet opposé aux autres mutations du gène *mh*. La présence de l'allèle F94L, associé à un allèle sauvage, induit une diminution du pointage culard de - 0,69  $\sigma_p$ . Cette diminution est moindre (- 0,36  $\sigma_p$ ) si l'allèle F94L est associé à un allèle porteur d'une mutation favorable pour la note de pointage culard telle que la mutation Q204X.

#### 2.5. EVOLUTION DES VALEURS GENETIQUES DU TROUPEAU SOUCHE *INRA95* DE 1992 A 2005

L'évolution entre 1992 et 2005 de la fréquence des allèles de *mh* mutés ayant un effet favorable sur l'expression de l'HM (nt419, nt821, C313Y, Q204X) est représentée sur la figure 1.

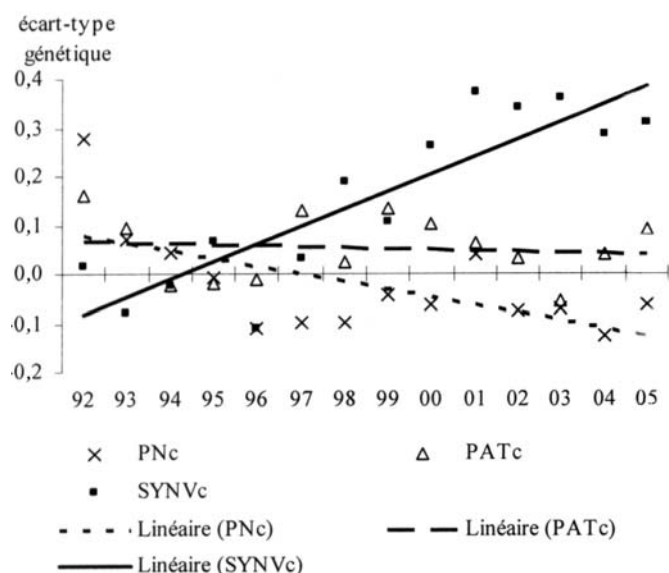
**Figure 1** : évolution des fréquences des allèles mutés de *mh*.



Bien que le génotype *mh* ne soit pas utilisé directement comme critère pour la sélection, la fréquence des allèles mutés constatée chez les veaux *INRA95* s'est accrue de +9 %. C'est essentiellement dû à la sélection phénotypique des veaux au sevrage sur l'expression de l'HM (SYNVc, tableau 4). Parallèlement, l'évolution des valeurs génétiques polygéniques (Vg) estimées pour les poids de naissance et à 120 jours et pour la note synthétique de pointage culard est représentée sur la figure 2. L'accroissement annuel de la Vg du troupeau pour l'expression de l'HM (SYNVc) est important. Il doit se répercuter sur la conformation des descendants (veaux de boucherie croisés en atelier,  $r_g = +0,57$ , tableau 3). Par contre les Vg du troupeau pour le PNC et le PATc n'ont pratiquement pas évolué alors que la sélection sur la conformation aurait dû induire un accroissement du PNC ( $r_g = + 0,30$ , tableau 3). La contrainte imposée sur le poids et les facilités de naissance lors de l'évaluation sur descendance des taureaux *INRA95* peut expliquer cette stabilité du PNC.



**Figure 2 :** évolution des valeurs génétiques polygéniques (Vg) des veaux nés entre 1992 et 2005.



Les valeurs d'écart-type génétique sont de 5,50 kg, 12,27 kg et 1,07 point respectivement pour PNc, PATc et SYNvc.

Du fait de l'absence de corrélation génétique entre la SYNvc et le PAT120c, la sélection sur la conformation n'induit pas un accroissement du poids des veaux à 4 mois (PAT120c).

Afin de quantifier la part relative de chacune des 2 voies d'amélioration génétique du caractère culard nous avons considéré les effets moyens des génotypes donnés par le tableau 4 et ainsi estimé que l'augmentation de la fréquence de la mutation *mh* de 54 % à 63 % de 1992 à 2005 induit une augmentation de SYNvc de + 0,09 point alors que durant cette même période la valeur génétique polygénique de ce caractère a été augmenté de + 0,51 point. L'augmentation de la fréquence de la mutation *mh* dans la population INRA95 ne peut donc expliquer que 15 % de l'augmentation de la valeur génétique totale (+ 0,60 point) du pointage culard à 4 mois entre 1992 et 2005. Les 85 % restants sont dus à la sélection des autres gènes.

## CONCLUSION

Les résultats de ce bilan du troupeau souche INRA95 sont conformes aux objectifs fixés lors de sa création il y a plus de 30 ans : procréer des taureaux d'IA améliorateurs, en croisement terminal, des qualités des carcasses des veaux de boucherie et de leurs facilités de naissance, en ayant une croissance suffisante en ateliers d'engraissement.

Comme espéré, à partir d'une sélection phénotypique sur l'HM dans une base multiraciale, le troupeau INRA95 possède aujourd'hui, à des fréquences variables, la plupart des mutations du gène *mh* connues pour engendrer de l'HM (5 sur 6). Par contre, ce statut du troupeau pour *mh* n'explique qu'une partie du progrès génétique constaté sur la conformation des veaux, ce qui ouvre une piste de recherche vers d'autres mutations de *mh*, d'autres gènes ou d'autres mécanismes intervenant sur l'expression de l'HM. Le cas de la conformation bouchère des animaux de race Blonde d'Aquitaine milite dans ce sens, cette race faisant partie de la fondation de INRA95.

Dans un noyau de sélection d'une souche composite, de petite taille et quasiment fermé, avec une faible productivité numérique comme c'est le cas aujourd'hui pour le troupeau INRA95 (environ 0,6 veau sevré annuellement par vache), la gestion des parentés pour maintenir un bas niveau de consanguinité et le maintien de la diversité d'origine raciale des gènes sont des enjeux cruciaux. C'est pour maintenir cette diversité d'origine des gènes que nous n'avons pas utilisé le typage *mh* pour éliminer plus rapidement les non porteurs (+/+) et surtout les hétérozygotes (*mh*/+).

Casas E., Bennett G.L., Cundiff L.V. 2004. *J. Anim. Sci.*, 82 (2), 2913-2918

Charlier C., Georges M., Leroy P., Menissier F., Michaux C. 1995. *Rech. Ruminants*, 2, 181-185

Dunner S., Miranda M.E., Amigues Y., Cañon J., George M., Hanset R., Williams J., Menissier F. 2003. *Genet. Sel. Evol.*, 35 (1), 103-118

Gregory K.E., Cundiff L.V., Koch R.M. 1995. *J. Anim. Sci.*, 73, 1920-1926, 2227-2234, 2235-2242

Grobet L., Royo Martin L.J., Poncelet D., Pirottin D., Brouwers B., Riquet J., Schoeberlin A., Dunner S., Menissier F., Massabanda J., Fries R., Hanset R., Georges M. 1997. *Nat. Genet.*, 17, 71-74

Grobet L., Poncelet D., Royo Martin L.J., Brouwers B., Pirottin D., Michaux C., Menissier F., Zanotti M., Dunner S., Georges M. 1998. *Mamm. Genome*, 9 (3), 210-213

Groeneveld E., 1990. *PEST User's Guide Manual version 3.1*

Kovac M., Groeneveld E., 2003. *VCE-5 User's Guide and Reference Manual version 5.1*

Legault C., Menissier F., Merat P., Ricordeau G., Rouvier R., 1996. *INRA Productions Animales, Hors-série*, 45-48

Menissier F., 1982. in KING J.W.B. and F. MENISSIER F. (Editors), *Muscle Hypertrophy of genetic origin and its use to improve beef production*. M. Nijhoff publishers. 23-53 (a), 385-428 (b)

Menissier F., Astruc S., Maugrion P., Legros H., Caste G. 2002. *7<sup>th</sup> World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, August 19-23, 2002, Montpellier, France. Communication, N°02-56*

Meyer K., Carrick M.J., Donnelly B.J.P. 1993. *J. Anim. Sci.*, 71, 2614-2622

Miranda M.E., Amigues Y., Boscher M. Y., Menissier F., Cortès O., Dunner S. 2002. *J. Anim. Breed. Genet.*, 119(6), 361-366

Núñez-Domínguez R., Van Vleck L.D., Boldman K.G., Cundiff L.V. 1993. *J. Anim. Sci.*, 71, 2330-2340

Phocas F., Laloë D. 2004. *Livest. Prod. Sci.*, 89: 121-128.

SAS, Institute, Inc., 1999. *SAS/STAT® User's Guide, Version 8, Cary, NC, SAS Institute Inc.*

Short R.E., MacNeil M.D., Grosz M.D., Gerrard D.E., Grings E.E. 2002. *J. Anim. Sci.*, 80, 1-11

Vissac B., Perreau B., Menissier F. 1973. *Ann. Génét. Sél. anim.*, 5, 23-38