

# Détection de QTL influençant l'aptitude à la transformation fromagère des laits dans un croisement Holstein Normande

LARROQUE H. (1), GALLARD Y. (2), DELACROIX-BUCHET A. (3), BACH C. (3), OGIER J.C. (3), MAHE M.F. (4), MIRANDA G. (5), GAUTIER M. (4), GROHS C. (4), LEGROS H. (6), DRUET T. (1), COLLEAU J.J. (1), BOICHARD D. (1)

(1) INRA, UR337 Station de génétique quantitative et appliquée, F-78352 Jouy-en-Josas

(2) INRA, UE326 Unité expérimentale du Pin-Au-Haras, F-61310 Exmes

(3) INRA, UR888 Bactéries lactiques et pathogènes opportunistes, F-78352 Jouy-en-Josas

(4) INRA, UR339 Génétique biochimique et cytogénétique, F-78352 Jouy-en-Josas

(5) INRA, UR1196 Génomique et physiologie de la lactation, F-78352 Jouy-en-Josas

(6) LABOGENA, INRA Domaine de Vilvert, F-78352 Jouy-en-Josas

**RESUME** – Les différences raciales observées sur l'aptitude à la transformation des laits, chez les bovins laitiers, ont depuis de nombreuses années été mises en relation avec des fréquences particulières des variants des gènes des lactoprotéines. Cependant, ceci n'explique pas toute la variabilité génétique observée. Afin de l'explorer, des fabrications fromagères ont été analysées dans le cadre d'un programme de détection de QTL (*Quantitative Trait Loci*) conduit par l'INRA sur le domaine expérimental du Pin-Au-Haras. Ces fabrications, de type Camembert, ont été réalisées à partir du lait individuel de cinq cent soixante-cinq vaches. Neuf variables ont été retenues dans le cadre de l'étude dont trois portant sur l'aptitude à la coagulation des laits (tests au formagraph). L'ensemble des animaux du dispositif a été génotypé pour cent soixante-treize marqueurs microsatellites ainsi que pour le gène DGAT1, et les femelles avec performances ont été également génotypées pour les caséines  $\alpha_{s1}$ ,  $\beta$ ,  $\kappa$ , et la  $\beta$ -lactoglobuline. Selon les variables, de 1 à 5 QTL ont été mis en évidence. Les résultats redémontrent les effets des caséines mais révèlent également l'effet du gène DGAT1 sur les aptitudes à la coagulation des laits et sur le rendement brut. Globalement cinq autres QTL ont été détectés, mais l'existence de quatre d'entre eux n'est pas confirmée après correction pour les effets des gènes connus.

## QTL detection for cheese-making ability in Holstein-Normandy dairy cattle crossbreds

LARROQUE H. (1), GALLARD Y. (2), DELACROIX-BUCHET A. (3), BACH C. (3), OGIER J.C. (3), MAHE M.F. (4), MIRANDA G. (5), GAUTIER M. (4), GROHS C. (4), LEGROS H. (6), DRUET T. (1), COLLEAU J.J. (1), BOICHARD D. (1)

(1) INRA, UR337 Station de génétique quantitative et appliquée, F-78352 Jouy-en-Josas

**SUMMARY** – Differences between dairy cattle breeds for transforming milk into cheese have been connected for a long time with frequency differences for milk protein variants. However, the overall genetic variability has not been completely explained. Individual data on cheese making were obtained on animals involved in a QTL detection programme initiated by INRA in the Le Pin-au-Haras experimental herd. Camembert cheeses were obtained from the individual milk production of 565 cows. Nine variables were collected and included three based on Formagraph testing. Animals were DNA genotyped for 173 microsatellite markers and the DGAT1 gene. Lactating females were genotyped for  $\alpha_{s1}$ ,  $\beta$ ,  $\kappa$  caseins and for  $\beta$ -lactoglobulin. Blind QTL detection analyses confirmed the role of variants of milk proteins and unexpectedly highlighted the effect of DGAT1 on coagulation properties and crude cheese output. Five additional QTL were also found but four of them were not confirmed after accounting for genotypes at the previous genes.

## INTRODUCTION

L'aptitude à la transformation fromagère des laits est un facteur déterminant de la quantité et de la qualité du fromage produit. Cette aptitude, qui dépend de caractéristiques physico-chimiques du lait, est influencée par des facteurs spécifiques de production ainsi que par des facteurs génétiques.

Chez les bovins laitiers, des études ont montré l'effet des caractéristiques génétiques des animaux sur l'aptitude de leur lait à la transformation fromagère (Grosclaude, 1988). Des différences raciales ont été établies et très souvent mises en relation avec des fréquences particulières de variants de gènes de certaines protéines (Macheboeuf *et al.*, 1993).

Cependant, la variabilité génétique de cette aptitude n'est pas totalement expliquée par ces variants. De plus, les études génétiques restent rares car les dispositifs nécessaires sont peu compatibles avec des analyses de population.

Dans le cadre d'un programme de détection de QTL (*Quantitative Trait Loci*) conduit par l'INRA sur le domaine expérimental du Pin-Au-Haras (Larroque *et al.*, 2003), des fabrications fromagères ont été réalisées à partir du lait individuel de cinq cent soixante-cinq vaches. L'objectif de l'étude est d'explorer à partir de ce dispositif la variabilité génétique de certains critères d'aptitude à la transformation fromagère et d'évaluer notamment l'impact possible d'autres gènes que ceux déjà connus.

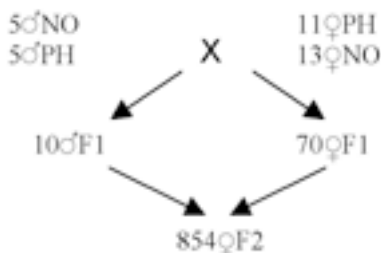
## 1. MATERIEL ET METHODES

### 1.1. POPULATION

Le dispositif expérimental retenu pour le programme de détection de QTL implique deux générations de croisement entre les races Prim'Holstein et Normande (figure 1).

L'expérimentation a débuté en 1993 avec le choix des parents F0 : dix mâles (cinq de chaque race) ont été accouplés à vingt-quatre femelles (treize Normande et onze Prim'Holstein) pour procréer dix mâles et soixante-dix femelles F1. Ces animaux F1 ont été accouplés entre eux pour procréer huit cent cinquante-quatre femelles F2 nées de 1997 à 2005, constituant soixante-douze familles de une à trente-huit pleines sœurs (douze en moyenne).

**Figure 1** : Structure familiale (PH : Prim'Holstein, NO : Normande)



### 1.2 GENOTYPAGES

Les individus du dispositif (F0, F1, F2) ont été génotypés pour cent soixante-treize marqueurs microsatellites répartis sur l'ensemble du génome. Le nombre moyen de marqueurs par chromosome est de 5,8 et varie de 2 à 25, avec en moyenne 64,4 % d'individus F1 hétérozygotes. Les animaux ont été également génotypés pour le gène DGAT1 (chromosome 14, position 0 cM) connu notamment pour son effet sur le taux butyreux (Grisart *et al.*, 2002).

Durant leur lactation, les femelles ont été typées pour leurs variants des caséines  $\alpha_{s1}$ ,  $\beta$ ,  $\kappa$  (chromosome 6, positions : 88,8 89 et 89,4 cM) et de la  $\beta$ -lactoglobuline (chromosome 11, position 117 cM).

### 1.3 MESURES PHENOTYPIQUES

Lors de la première, ou plus rarement lors de la seconde, lactation des individus F2, des fabrications fromagères de type Camembert ont été réalisées de 1999 à 2006 par la fromagerie du laboratoire UBLO (Bactéries Lactiques et pathogènes Opportunistes) de l'INRA, à partir du lait individuel de chaque vache, selon un protocole constant tout au long de l'expérimentation. Elles ont été réalisées pour chaque campagne de lactation de novembre à mars, en général deux fois par semaine, avec à chaque fois quatre lots de lait individuels constitués de quatre traites consécutives prélevées en moyenne à cent deux jours de lactation. Sur six cent neuf fabrications réalisées, cinq cent soixante-cinq ont été retenues pour l'analyse, les autres appartenant à des familles de taille trop limitée.

Les laits ont été standardisés par écrémage (rapport TB / 1,05 TP = 0,95) pour viser un rapport gras sur sec de 45 %, puis maturés en cru pendant une nuit. Ils ont été ensuite pasteurisés pour la fabrication, puis les fromages ont été affinés pendant vingt-et-un jours. En moyenne, pour chaque animal, 25 kg de lait du mélange des quatre traites ont été transformés pour produire vingt-cinq fromages moulés par bassine (dans le cas d'une production inférieure à 25 kg, 20 kg ont été transformés pour produire vingt fromages). En

tout, une quarantaine de paramètres ont été enregistrés sur les laits et les fromages. Les premières variables retenues pour l'analyse sont les caractéristiques de l'aptitude à la coagulation des laits mesurées par des tests au formagraph sur du lait totalement écrémé et après standardisation avec de l'acide lactique N/10 (valeur visée du pH= 6,50 qui équivaut à celle du lait de fin de prématuration après pasteurisation lors de l'emprésurage des bassines). Ces tests concernent : le temps de floculation du lait cru (**RS** en min), le temps de raffermissement du gel (**K20S** en min), et la fermeté du gel 30 min après l'addition de présure (**A30S** en mm). Nous avons également retenu : le temps de prise (**RCT** en min) c'est-à-dire le temps entre l'emprésurage du lait et sa coagulation dans la bassine (au jour J), l'extrait sec du fromage au démoulage à J+1 (**ESTJ1** en %), l'extrait sec du fromage dégraissé au démoulage à J+1 (**ESD1** en %), le gras sur sec du fromage au démoulage à J+1 (**GSJ1** en %), l'extrait sec du fromage après affinage à J+21 (**EST21** en %), et enfin le rendement brut en fromage (**RB** en %) qui est le rapport entre le poids de fromage et le poids de lait mis en œuvre (tableau 1).

**Tableau 1** : Caractéristiques des variables retenues pour l'analyse

Variable	Effectif	Moyenne	Min-Max	Ecart type
RS	560	7,62	3,50 – 16,25	1,82
K20S	560	4,41	2,00 – 16,75	1,86
A30S	560	48,65	17,00 – 61,00	6,45
RCT	565	24,00	7,00 – 56,00	7,58
ESTJ1	565	42,20	37,43 – 49,78	1,77
ESD1	565	27,70	18,04 – 35,20	2,02
GSJ1	565	47,50	37,75 – 67,77	3,20
EST21	487	47,77	39,84 – 57,80	2,39
RB	565	14,12	9,08 – 19,76	1,40

La grande variabilité observée ici résulte d'une part de l'analyse de laits individuels, et d'autre part de l'hétérogénéité génétique due au croisement.

### 1.4 ANALYSES STATISTIQUES

Du fait de la structuration en familles de pleines et demi-sœurs, les analyses ont été réalisées à l'aide d'un logiciel d'analyse de pedigree complexe développé par l'INRA et dérivé du logiciel de Mistral *et al.*, (2002). Le taux protéique étant un facteur de variation majeur évident, il est important de noter que les analyses visent à identifier les QTL agissant sur l'aptitude fromagère à taux protéique constant. Les parts de variance phénotypique expliquées par le TP pour les variables RS, K20S, A30S, RCT, GSJ1 et RB sont respectivement de 0,6 8 14 0,2 2 et 51 %.

Chaque variable a été analysée avec le modèle mixte polygénique suivant (modèle P) :

$$y_i = \mu + b \text{ TP} + \text{stlact} + \text{agevel} + \text{camp} + g_i + e_i$$

où :

$y_i$  : performance de l'animal i

$\mu$  : constante

b : coefficient de régression

TP : effet fixe linéaire du taux protéique mesuré le jour des fabrications au Noir Amido (g / kg). Moyenne : 32,39 (25,9 - 39,9) écart type : 2,33.

stlact : effet fixe de la classe de stade de lactation

agevel : effet fixe de la classe d'âge au vêlage

camp : effet fixe de la campagne de fabrication

$g_i$  : effet aléatoire génétique de l'animal i

$e_i$  : résiduelle du modèle

Ce premier modèle a permis d'estimer les héritabilités des caractères par la méthode d'estimation du maximum de vraisemblance restreinte (REML).

Un effet gamétique lié au QTL testé a ensuite été rajouté (modèle Q) :

$$y_i = \mu + b \text{TP} + \text{stlact} + \text{agevel} + \text{camp} + g_i + v_i + v_i + e_i$$

où :

$v_i$  et  $v_i$  sont respectivement les effets de l'allèle paternel et maternel au QTL pour l'individu  $i$ .

Ce second modèle est appliqué en supposant le QTL localisé tout les 5 cM le long de chaque chromosome. La comparaison des vraisemblances des modèles P et Q permet de tester l'existence d'un QTL à chaque position. La multiplicité des tests à l'échelle du chromosome pouvant engendrer de nombreux faux positifs, des seuils de rejet à l'échelle du génome entier sont définis avec la méthode de Bonferroni. Un niveau de signification de 10 % à l'échelle du génome exige donc un niveau de signification de 0,33 % à l'échelle du chromosome, pour un génome de 30 chromosomes.

Le modèle Q permet de confirmer l'effet de gènes déjà connus (caséines) pour influencer l'aptitude fromagère. Il révèle aussi l'effet du gène DGAT1. Aussi, les modèles P et Q ont été ensuite repris en incluant l'effet des génotypes connus pour les caséines  $\alpha_{s1}$ ,  $\beta$ ,  $\kappa$ , la  $\beta$ -lactoglobuline et DGAT1, avec l'objectif de détecter d'autres gènes. Les modèles P et Q ainsi modifiés sont notés Pc et Qc.

## 2. RESULTATS

### 2.1 EFFET DES CASEINES ET DE DGAT1

Le tableau 2 présente les estimations, avec le modèle Pc, des effets des génotypes des caséines, de la  $\beta$ -lactoglobuline et du gène DGAT1 pour les tests du formagraph et le rendement brut. Pour les autres variables (ESTJ1, ESDJ, GSJ1, EST21), les résultats sont non significatifs et ne sont pas présentés.

Le génotype de la caséine  $\alpha_{s1}$  a un effet uniquement sur le temps de floculation (RS), le variant B entraînant un temps plus long. On trouve un effet du génotype de la caséine  $\beta$  sur le temps de floculation (RS) ainsi que sur le temps de prise total (RCT), le variant B diminuant ces temps par rapport aux autres. Comme attendu, le génotype pour la caséine  $\kappa$  a un effet fort sur toutes les variables du formagraph ainsi que sur le temps de prise : on observe clairement que le variant B diminue les temps de floculation (RS), de raffermissement du gel (K20S), de prise totale (RCT), et augmente la fermeté du gel (A30S). Les effets des génotypes pour la  $\beta$ -lactoglobuline sont moins importants et ne sont globalement significatifs que pour le temps de raffermissement du gel (K20S) et la fermeté du gel (A30S). Enfin, cette analyse nous montre un effet fort du gène DGAT1 sur toutes les variables, le génotype KK induisant des temps plus courts de floculation (RS), de prise (RCT) et de raffermissement du gel (K20S), une plus grande fermeté du gel (A30S) et un rendement fromager brut (RB) plus important.

**Tableau 2 :** Estimées des effets des variants des gènes connus : caséines  $\alpha_{s1}$  ( $\alpha_{s1}$ -Cn),  $\beta$  ( $\beta$ -Cn),  $\kappa$  ( $\kappa$ -Cn),  $\beta$ -lactoglobuline ( $\beta$ -Lg) et Dgat1 (ns : estimées non significatives à 5%).

Gène	RS	K20S	A30S	RCT	RB
$\alpha_{s1}$ -Cn	P=98 10 <sup>-4</sup>	ns	ns		ns
BB	1,19				
BC	0,57 <sup>ns</sup>				
CC	0				
$\beta$ -Cn	P<10 <sup>-4</sup>	ns	ns	P<10 <sup>-4</sup>	ns
A <sub>1</sub> A <sub>1</sub>	1,69			5,17	
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	1,79			3,75	
A <sub>1</sub> B	0,34 <sup>ns</sup>			-0,39 <sup>ns</sup>	
A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>	2,50			4,68	
A <sub>2</sub> A <sub>3</sub>	2,23 <sup>ns</sup>			9,06 <sup>ns</sup>	
A <sub>2</sub> B	1,05			3,45	
A <sub>3</sub> B	0,73 <sup>ns</sup>			2,25 <sup>ns</sup>	
BB	0			0	
$\kappa$ -Cn	P=18 10 <sup>-4</sup>	P<10 <sup>-4</sup>	P<10 <sup>-4</sup>	P=29 10 <sup>-4</sup>	ns
AA	1,15	2,58	-10	3,94	
AB	0,48	0,81	-3,65	0,46 <sup>ns</sup>	
BB	0	0	0	0	
$\beta$ -Lg	ns	P=10 <sup>-2</sup>	P=11 10 <sup>-4</sup>	ns	ns
AA		0,35 <sup>ns</sup>	-1,76 <sup>ns</sup>		
AB		0,01 <sup>ns</sup>	-0,39 <sup>ns</sup>		
AC		0,67 <sup>ns</sup>	-2,18 <sup>ns</sup>		
BB		-0,21 <sup>ns</sup>	0,70 <sup>ns</sup>		
BC		0	0		
Dgat1	P<10 <sup>-4</sup>	P<10 <sup>-4</sup>	P<10 <sup>-4</sup>	P<10 <sup>-4</sup>	P=36 10 <sup>-4</sup>
KK	-1,06	-0,78	4,31	-3,34	0,56
KA	-0,68	-0,57	2,85	-2,56	0,23
AA	0	0	0	0	0

### 2.2. PARAMETRES GENETIQUES

Les résultats du modèle P permettent d'estimer les héritabilités des caractères analysés. Bien que le dispositif soit particulier pour ce genre d'estimation (animaux croisés et milieu expérimental contrôlé), il était intéressant de les rapporter ici (tableau 3). Ces héritabilités reflètent la variabilité génétique moyenne intra races de départ.

Les héritabilités des caractères d'aptitude à la coagulation des laits (test du formagraph) sont modérées à fortes. Ces estimées pour la fermeté du gel 30 min après l'addition de présure (A30S) sont proches de celles rapportées par Ikonen *et al.*, (1999) mais sont plus fortes pour le temps de floculation du lait cru (RS), 0,52 contre 0,22 pour ces auteurs. On observe une baisse importante de la variance génétique additive de ces caractères lorsque le modèle prend en compte les génotypes pour les gènes connus (modèle Pc), ce qui entraîne une forte diminution des héritabilités. Le temps de prise (RCT) a une héritabilité proche de celle du temps de raffermissement du gel (K20S) mais son héritabilité ne change pas avec le modèle Pc. Les autres variables, qui elles caractérisent les fromages, ont des héritabilités très faibles qui n'évoluent pratiquement pas avec le modèle Pc.

**Tableau 3 :** Héritabilités des variables retenues selon les modèles P (sans correction pour les génotypes aux gènes connus), et Pc (avec correction).

Variante	h <sup>2</sup> selon le modèle P	h <sup>2</sup> selon le modèle Pc
RS	0,52	0,18
K20S	0,35	0,17
A30S	0,48	0,26
RCT	0,37	0,35
ESTJ1	0,05	0,08
ESDJ1	0,003	0,01
GSJ1	0,02	0,07
EST21	0,01	0
RB	0,02	0,05

### 2.3. DETECTION DE QTL

Le tableau 4 présente les résultats de détection de QTL selon les modèles Q (sans correction pour les génotypes connus) et Qc (avec correction pour les génotypes connus), les QTL rapportés sont significatifs au seuil de 10 % au niveau du génome (0,33 % à l'échelle du chromosome).

L'analyse de la variable EST21 a rencontré de nombreux problèmes de calcul numérique sans doute liés à la faible héritabilité de ce caractère, aussi aucun résultat n'est présenté ici pour cette variable. Pour la variable ESDJ1 aucun résultat n'est significatif au seuil retenu.

**Tableau 4 :** QTL détectés significatifs au moins au seuil de 10 % à l'échelle du génome.

Variable	Chromosome (BTA)	Modèle Q	Modèle Qc
		Localisation	Localisation
RS	3	60*	
	6 <sup>a</sup>	89***	
	14 <sup>b</sup>	5*	
	23	53	
K20S	3	70*	
	6 <sup>a</sup>	89***	
	18	80**	
	23	58	
A30S	3	70*	
	6 <sup>a</sup>	89***	
	14 <sup>b</sup>	0**	
	18	80*	
	23	58*	
RCT	6 <sup>a</sup>	84***	
	28	11	
ESTJ1	15	13	13*
	28	6	
RB	14 <sup>b</sup>	15*	

\* P<0,05, \*\*P<0,01, \*\*\*P<0,001

<sup>a</sup>: positions des gènes des caséines sur le chromosome 6 :  $\alpha_{s1}$  à 88,8 cM,  $\beta$  à 89 cM et  $\kappa$  à 89,4 cM

<sup>b</sup>: position du gène DGAT1 sur le chromosome 14 : 0 cM

L'analyse selon le modèle Q met en évidence d'importants QTL sur le chromosome 6 vers la position 89 pour les variables du formagraph et le temps de prise total. Ceci correspond bien aux caséines (tableau 2) présentes sur le chromosome 6 à cette position. De même, le gène DGAT1 en position 0 du chromosome 14 est bien identifié comme ayant un effet sur RS, A30S et RB. Par contre, il n'est pas significatif à ce seuil pour K20S, il n'est pas mis en évidence pour RCT et sa position est légèrement différente pour RB (15 cM). Pour les autres variables, on ne retrouve pas de gène connu, ceci confirme les résultats du tableau 2. Cette analyse met également en évidence un QTL sur le chromosome 3 en position 60 ou 70 pour RS, K20S et A30S. De même, et pour les variables K20S et A30S, on observe deux QTL significatifs sur les chromosomes 18 et 23. Ces QTL existent également pour RS, mais celui du chromosome 18 a un niveau de significativité moins élevé. Pour les variables RCT et ESTJ1, on note des QTL au début du chromosome 28 à des positions proches. Pour ESTJ1, on observe également la présence d'un QTL sur le chromosome 15.

Lorsqu'on ajoute dans le modèle d'analyse les effets des génotypes aux gènes connus (modèle Qc), on observe logiquement une disparition des QTL sur les chromosomes 6 (caséines) et 14 (DGAT1).

De même, et ce résultat n'était pas attendu, la prise en compte des gènes connus dans le modèle tend à faire disparaître ou rendre moins significatifs les autres QTL. Seul le QTL pour ESTJ1 sur le chromosome 15 reste significatif au niveau du génome.

### 3. DISCUSSION ET CONCLUSION

L'analyse des données redémontre clairement les effets des variants des caséines sur les propriétés de coagulation des laits rapportés notamment dans la revue de Grosclaude (1988). Elle met aussi pour la première fois en évidence l'effet du gène DGAT1 (ou éventuellement d'un QTL très proche) sur ces aptitudes ainsi que sur le rendement brut. Différentes études ont montré l'effet favorable du variant K de ce gène sur le TB et sur le TP (Grisart *et al.*, 2002). Dans notre cas, les variables du test au formagraph, réalisé sur du lait totalement écrémé, sont affranchies d'un effet du TB. De plus, en ce qui concerne les autres variables, notre modèle prend en compte un possible effet du TP, qui doit également corriger pour le TB du fait de la standardisation des laits. Dans ces conditions, l'effet de DGAT1 observé ici sur la variable RB n'est pas un effet indirect du TB ou du TP.

D'autres QTL ont été mis en évidence pour ces variables sur les chromosomes 3, 18 et 23, et pour RCT et ESTJ1 sur le chromosome 28. Pour le chromosome 23 on peut noter, à proximité du QTL détecté, la présence du gène de la prolactine et d'un QTL détecté pour l'INEL par Fritz *et al.*, 2007. Le QTL sur le chromosome 3 semble proche d'un QTL affectant la composition du lait. Cependant, l'existence de ces QTL semble moins significative après correction pour les génotypes connus. Ce résultat n'était pas attendu car une correction pour les gènes les plus importants devait plutôt faciliter la mise en évidence des autres composantes. Il existe plusieurs raisons possibles à ce résultat et de nouvelles investigations seront nécessaires pour les tester.

En revanche, pour ESTJ1, le QTL détecté sur le chromosome 15 est hautement significatif dans tous les cas, Gautier *et al.*, (2006) avaient rapporté l'existence d'un QTL sur la production de lait sur ce chromosome.

En conclusion, il conviendra par la suite d'affiner la mesure de l'effet de DGAT1 en faisant varier les modèles d'analyse (par exemple le mode de correction du TP), et de rechercher ses modes d'action possibles.

**Gautier M., Druet T., Fritz S. et al., 2006.** 8<sup>th</sup> WCGALP, N°21-10  
**Grisart B., Coppieters W., Farnir F. et al., 2002.** *Genome Res.* 12, 222-231

**Grosclaude F., 1988.** INRA Prod. Anim., 1 (1), 5-17

**Ikonen T., Ahlfors K., Kempe M. et al., 1999.** *J. Dairy Sci.*, 82, 205-214

**Larroque H., Gallard Y., Boichard D., Colleau J.-J., 2003.** Renc. Rech. Ruminants, 10, 61

**Macheboeuf D., Coulon J.-B., D'Hour P., 1993.** INRA Prod. Anim., 6 (5), 333-344

**Fritz S., Druet T., Guillaume F. et al., 2007.** Renc. Rech. Ruminants

**Misztal I., Tsuruta T., Strabel T. et al., 2002.** 7<sup>th</sup> WCGALP, N°28-07