

Qualités des carcasses et des viandes de jeunes bovins hétérozygotes pour les mutations Q204x et nt821 du gène de la myostatine dans trois races allaitantes françaises

ALLAIS S. (1), LEVEZIEL H. (2), HOCQUETTE J.F. (3), LEPETIT J. (4), DENOYELLE C. (5), BERNARD C. (5), BONNOT A. (5), JOURNAUX L. (1), RENAND G. (6)

(1) Union nationale des coopératives agricoles d'élevage et d'insémination animale - 149 rue de Bercy - 75595 Paris Cedex 12

(2) INRA / Université de Limoges - UMR 1061 Unité de génétique moléculaire animale - Facultés des sciences et techniques - 87060 Limoges

(3) INRA - UR 1213 Unité de recherche sur les herbivores - 63122 Saint-Genès-Champanelle

(4) INRA - UR370 Unité qualités des produits animaux - 63122 Saint-Genès-Champanelle

(5) Institut de l'élevage - 149 rue de Bercy - 75595 Paris Cedex 12

(6) INRA - UR 337 Station de génétique quantitative appliquée - 78352 Jouy en Josas Cedex

RESUME - Un test génétique détectant les différentes mutations du gène de la myostatine est disponible et permet de repérer les animaux hétérozygotes. Il permettrait de valoriser leur supériorité génétique pour les performances d'abattage si celle-ci est confirmée. Ainsi, deux mutations, Q204x et nt821, de ce gène ont été étudiées dans trois races allaitantes françaises, dans le cadre du programme Qualvigène. Ce travail a porté sur 1114 taurillons Charolais, 1254 taurillons Limousins et 981 taurillons Blonds d'Aquitaine issus respectivement de 48, 36 et 30 pères et abattus de 2004 à 2006. En plus des performances habituellement enregistrées lors de l'abattage (pesée et pointage des carcasses), la composition des carcasses a été estimée à partir de la pesée du gras interne et de la dissection de la sixième côte. Des caractéristiques musculaires (taux de lipides et de collagène, surface des fibres...) et la force de cisaillement ont également été mesurées. Les qualités organoleptiques des échantillons de viande ont été évaluées par un jury de dégustation. Un prélèvement sanguin a été effectué chez tous les veaux, leurs pères et la majorité des mères. Les analyses ont été menées par race. La supériorité de conformation et de rendement de carcasse des taurillons porteurs d'une mutation (Q204x ou nt821) est de l'ordre de +1 écart type en races Charolaise et Limousine mais n'est pas significative en Blonde d'Aquitaine. En race Charolaise où la fréquence de l'allèle muté est la plus élevée (7 %), les jeunes bovins porteurs de la mutation Q204x présentent une carcasse moins grasse, des taux de lipides intramusculaires et de collagène plus faibles ainsi qu'une viande plus claire et plus tendre que les jeunes bovins non porteurs. Au seuil de significativité de 2 %, la viande de ces bovins a une saveur légèrement plus faible. Toujours en race Charolaise, 13 des 48 pères sont hétérozygotes. L'effet de substitution intra père de l'allèle sauvage par l'allèle muté est de l'ordre de +1 écart type concernant la conformation et le rendement de carcasse, ce qui montre que l'estimation de l'effet de substitution est indépendante de la structure familiale comme il se doit pour un marqueur correspondant à une mutation causale. Ces résultats illustrent tout l'enjeu de l'utilisation des tests génétiques pour détecter les animaux ayant un potentiel génétique supérieur pour les qualités des carcasses et des viandes.

Carcass and meat quality of heterozygous young bulls for two mutations Q204x and nt821 of the myostatin gene in three French beef breeds

ALLAIS S. (1), LEVEZIEL H. (2), HOCQUETTE J.F. (3), LEPETIT J. (4), DENOYELLE C. (5), BERNARD C. (5), BONNOT A. (5), JOURNAUX L. (1), RENAND G. (6)

(1) Union Nationale des Coopératives agricoles d'Elevage et d'Insémination Animale - 149 rue de Bercy - 75595 Paris Cedex 12 - France

SUMMARY - The availability of genetic tests to detect different mutations in the myostatin gene allows the identification of heterozygous animals and would warrant their superiority for slaughter performances if it is confirmed. Thus, two mutations, Q204x and nt821 of this gene have been studied in three French beef breeds in the Qualvigène programme. This work was done with 1114 Charolais, 1254 Limousins and 981 Aquitaine Blond young bulls from respectively 48, 36 and 30 sires and slaughtered from 2004 to 2006. In addition to usual performances recorded at slaughter (carcass yield and conformation), carcass composition was estimated by internal fat weighting and 6th rib dissection. Muscle characteristics (lipids and collagen contents, muscle fibre area...) and shear force were measured too and organoleptic qualities of meat samples were evaluated by a taste panel. DNA was extracted from the blood of all calves, all sires and a majority of dams. Analyses were conducted by breed. The superiority of carcass traits of calves carrying a mutation (Q204x or nt821) is about +1 standard deviation in Charolais and Limousin breeds but is not significant in the Aquitaine Blond breed. In the Charolais breed where the frequency is the highest (7%), young bulls carrying the Q204x mutation present a carcass with less fat, less intramuscular fat and collagen contents as well as a clearer and a more tender meat than homozygous cattle. At a significance threshold of 2%, the meat of these animals has a slightly lower flavour. Also in the Charolais breed, 13 of 48 sires are heterozygous. For each sire, the substitution effect of the wild allele by the mutant allele is about +1 standard deviation for the carcass conformation and yield showing that the estimate of the substitution effect is independent of family structure as it ought to be for a causal mutation. These results illustrate the challenge of using genetic tests to detect animals with a genetic potential for higher grades of carcasses and meat quality.

INTRODUCTION

Le fort développement musculaire des animaux culards a pour origine la présence de deux copies mutées du gène de la myostatine (GDF8). Ce gène se comporte comme un gène récessif concernant les performances en vif, car il est très difficile de distinguer les animaux hétérozygotes, c'est-à-dire porteurs d'une seule copie mutée, des animaux homozygotes non porteurs (Ménissier, 1982a). Toutefois, plusieurs études, réalisées sur des populations croisées dans lesquelles les mutations C313Y et nt821 de la myostatine sont en ségrégation, montrent que la présence d'une copie mutée s'accompagne d'une amélioration des performances d'abattage (Ménissier, 1982b ; Short *et al.*, 2002 ; Casas *et al.*, 2004). Grâce aux tests génétiques commercialisés par LABOGENA, il est désormais possible de repérer ces animaux hétérozygotes, ce qui pourrait permettre de valoriser leur supériorité génétique pour les performances d'abattage si celle-ci était confirmée. Dans les trois principales races allaitantes françaises Charolaise, Limousine et Blonde d'Aquitaine, deux mutations du gène de la myostatine ont été mises en évidence : Q204x et nt821. L'objectif de la présente étude est d'estimer la fréquence de ces mutations dans les trois races et surtout d'estimer l'effet de la présence d'une copie de ces mutations sur les performances d'abattage, et également sur les caractéristiques musculaires et les qualités de la viande.

1. MATERIEL ET METHODES

Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme Qualvigène, qui a pour but la détection et la validation de marqueurs génétiques impliqués dans les qualités de la viande bovine.

1.1. LES ANIMAUX

L'étude porte sur 1 114 taurillons Charolais, 1 254 taurillons Limousins et 981 taurillons Blonds d'Aquitaine issus respectivement de 48, 36 et 30 taureaux en contrôle sur descendance et abattus entre les années 2004 et 2006. Les jeunes bovins Charolais ont été engraisés en partie à la station de Pont Saint Marie (Aube) par l'UCEF et en partie à la station de Marmilhat (Puy de Dôme) par l'UCATRC. Les abattages ont eu lieu à un poids moyen de 730 kg, dans les locaux de la SICAVYL à Migennes (Yonne) pour les premiers et à l'abattoir de la SOCOPA à Villefranche d'Alliers (Alliers) pour les seconds. Les jeunes bovins Limousins ont été engraisés à la station de Pépieu (Gers) par MIDATEST et abattus à 16 mois environ, à l'abattoir de Limoges (Haute Vienne). Les jeunes bovins Blonds d'Aquitaine ont été engraisés à la station de Denguin (Pyrénées-Atlantique) par MIDATEST et abattus à 14 mois environ, à l'abattoir de Pau (Pyrénées-Atlantique).

1.2. LES PERFORMANCES

Des performances habituellement enregistrées lors du programme de sélection ont été étudiées : poids de naissance (**pnai**) (kg), gain moyen quotidien pendant l'engraissement (**gmq**) (kg / j), âge à l'abattage (**ageabat**) (j), poids à l'abattage (**poidab**) (kg), poids de carcasse chaud (**poidca**) (kg), rendement de carcasse (**rendca**) (%), conformation de la carcasse (**confca**) (/18), longueur jarret-symphise (**longjs**) (cm), épaisseur de la cuisse (**epaicu**) (cm) et note de gras interne (**grasin**) (/15). Des performances spécifiques au programme Qualvigène ont également été relevées. La quantité de gras interne (**poidgi**) (kg) a été pesée. La sixième côte a été disséquée afin de mesurer la surface (**surfld**) (cm²)

du muscle *longissimus thoracis* (LT) et de calculer le pourcentage de dépôt adipeux (**dap6c**) par le rapport du poids de dépôts adipeux sur la somme des poids des muscles et des dépôts adipeux. Des caractéristiques musculaires ont également été mesurées sur le muscle LT de la septième côte. Des coupes de 10 μm d'épaisseur ont été analysées afin de déterminer la surface moyenne des fibres (**mtafibr**) (μm^2) sur un total de 200 fibres environ. D'autres échantillons de ce muscle ont été utilisés pour doser la matière sèche, les lipides intramusculaires et le collagène insoluble. La teneur moyenne en lipides (**mtxlipi**) (deux répétitions) a été déterminée par l'extraction à l'éther de pétrole, à partir de l'échantillon séché par la méthode Soxhlet. Le taux d'humidité (**mtxhumi**) (deux répétitions) a été calculé en effectuant la différence de poids de l'échantillon avant et après séchage. La teneur en collagène insoluble (**mtxcoli**) (trois répétitions) a été obtenue suite à un traitement de l'échantillon libérant la fraction thermolabile du collagène. Des mesures de qualité de la viande ont aussi été effectuées. La mesure de la couleur (clarté, **micoull**) (cinq répétitions minimum) a été réalisée à l'aide d'un spectrophotomètre. Deux steaks de 6 cm d'épaisseur, tranchés à 24 h dans le muscle LT au niveau des huitième et neuvième côtes ont été maturés pendant quatorze jours puis congelés. Ces steaks ont été cuits sur grill à 55°C à cœur. Le premier steak a été utilisé pour effectuer des mesures de la force de cisaillement (**mcocisa**) (N / m²) de la viande par la méthode de Warner-Bratzler (douze répétitions). Le second steak a été dégusté par un jury de douze membres entraînés spécifique de chaque race. Celui-ci a attribué des notes de tendreté (**mnnotend**), jutosité (**mnojuto**) et flaveur (**mnoflav**), comprises entre 0 et 100 à chaque échantillon.

1.3. LES TYPAGES

Un prélèvement sanguin a été réalisé sur tous les veaux, leurs pères et la majorité des mères pour en extraire l'ADN. Tous les animaux furent génotypés pour deux mutations causales du gène de la myostatine (GDF8) situé sur le chromosome 2. La première est un changement d'une base (polymorphisme Q204x/+). La deuxième est une délétion de onze paires de bases (polymorphisme nt821/+). Les typages et le pedigree ont été intégrés dans un logiciel de détection d'incompatibilités et de reconstitution de typages.

1.4. LES MODELES STATISTIQUES

Les analyses ont été réalisées par race. Les modèles d'analyse incluent les effets du groupe de contemporains (GC) qui est le lot d'abattage pour les performances de croissance et d'abattage ou la date de l'analyse sensorielle pour les qualités de la viande, ainsi que les effets aléatoires du père des veaux. Pour l'étude du poids de naissance, aucun GC n'a été intégré.

Un premier modèle n'intègre pas l'origine des allèles. Il compare les performances des hétérozygotes porteurs d'une mutation à celle des homozygotes non porteurs. Il permet dans un premier temps de comparer les effets de la présence de l'une ou l'autre des mutations (Q204x ou nt821) sur la qualité des carcasses dans les trois races. Ce même modèle est utilisé pour estimer les effets de la mutation Q204x dans la race Charolaise sur la totalité des caractères mesurés.

Dans un deuxième modèle, une analyse intra-famille de pères est effectuée. Il s'agit de comparer, pour chacun des pères Charolais hétérozygotes pour la mutation Q204x, les performances de ses descendants ayant reçu son allèle muté à celles de ses descendants homozygotes non porteurs de cet allèle.

2. RESULTATS

2.1. LES FREQUENCES DES TYPAGES

Aucun animal (père, mère ou jeune bovin) homozygote pour les mutations Q204x et nt821 n'a été intégré au programme Qualvigène et aucun animal ne porte les deux mutations.

2.1.1. Fréquences des génotypes

La mutation Q204x est présente essentiellement en race Charolaise. Les mères étant de façon générale non apparentées, elles sont représentatives de la population des bovins charolais et comptent 13 % d'hétérozygotes (tableau 1). Dans les deux autres races, moins de 2 % des mères sont porteuses de cette mutation. La mutation nt821 est, quant à elle, peu présente dans les trois races (tableau 2). Toutefois, elle est un peu plus fréquente en race Limousine puisque 4,4 % des mères sont hétérozygotes.

Tableau 1 : nombres et fréquences des mères, pères et jeunes bovins porteurs de la mutation Q204x des trois races

	mères	pères	taurillons
Charolais	115 (13 %)	13 (27 %)	191 (17 %)
Limousins	14 (1,4 %)	0 (0 %)	8 (0,6 %)
Blonds d'Aquitaine	8 (1,3 %)	0 (0 %)	5 (0,5 %)

Tableau 2 : nombres et fréquences des mères, pères et jeunes bovins porteurs de la mutation nt821 des trois races

	mères	pères	taurillons
Charolais	1 (0,1 %)	0 (0 %)	1 (0,1 %)
Limousins	43 (4,4 %)	1 (2,8 %)	34 (2,7 %)
Blonds d'Aquitaine	8 (1,2 %)	0 (0 %)	5 (0,5 %)

2.1.2. Fréquences alléliques

La fréquence de l'allèle muté Q204x est de 7 % en race Charolaise, contre 1 % dans les deux autres races. L'allèle muté nt821 est présent à moins de 1 % en races Charolaise et Blonde d'Aquitaine et à 2 % en race Limousine.

2.2. EFFET DES MUTATIONS

2.2.1. Effet de la présence d'une mutation du gène de la myostatine dans les trois races

Les génotypes aux deux loci ont été associés afin d'obtenir des effectifs d'hétérozygotes plus conséquents en races Limousine et Blonde d'Aquitaine et de permettre une comparaison de l'effet de la mutation entre les trois races. En races Charolaise et Limousine, bien que les fréquences alléliques soient très différentes, les taurillons hétérozygotes présentent une supériorité de rendement et de conformation de carcasse du même ordre, soit un écart type phénotypique (tableau 3). En race Blonde d'Aquitaine, les jeunes bovins hétérozygotes n'ont pas un rendement et une conformation de carcasse significativement différents de ceux des jeunes bovins homozygotes. Mais la fréquence des taurillons porteurs de la mutation est particulièrement faible dans cette race.

Tableau 3 : écart type phénotypique (σ) du rendement et de la conformation de la carcasse, effet de substitution de l'allèle sauvage + par l'allèle muté (Q204x ou nt821) rapporté à cet écart type (a/σ) et probabilité du test t dans les trois races (P)

	Charolais			Limousins			Blonds d'Aquitaine		
	σ	a/σ	P	σ	a/σ	P	σ	a/σ	P
rendca	1,7	1,17	<0,0001	1,3	1,31	<0,0001	1,4	0,51	0,11
confca	1,5	1,01	<0,0001	1,5	0,93	<0,0001	1,4	0,60	0,06

2.2.2. Effet de la mutation Q204x en race Charolaise

Les taurillons hétérozygotes ont un poids de naissance significativement plus élevé d'1/6 d'écart type par rapport à celui des homozygotes. Par contre, la présence d'une copie de l'allèle muté n'a pas d'effet ni sur le GMQ, ni sur le poids et l'âge à l'abattage (tableau 4).

De même que pour le rendement et la conformation de carcasse, les animaux porteurs d'un allèle muté présentent un poids de carcasse chaud, une épaisseur de cuisse et une surface du muscle LT supérieurs (+0,98, +0,84 et +0,65 point d'écart type respectivement). Ils ont également une longueur jarret-symphyse plus courte (-1/3 d'écart type). Ces animaux ont une carcasse moins grasse bien que le résultat concernant la note de gras interne de la carcasse ne soit pas significatif. Les taux de lipides intramusculaires et de collagène insoluble du muscle LT sont plus faibles chez ces animaux (respectivement -0,56 et -0,48 point d'écart type).

Tableau 4 : effectif (N), moyenne (moy), écart type phénotypique (σ), effet de substitution de l'allèle sauvage par l'allèle muté Q204x rapporté à cet écart type (a/σ) et probabilité du test t (P) pour les mesures de caractéristiques de carcasse, musculaires et de qualités de la viande.

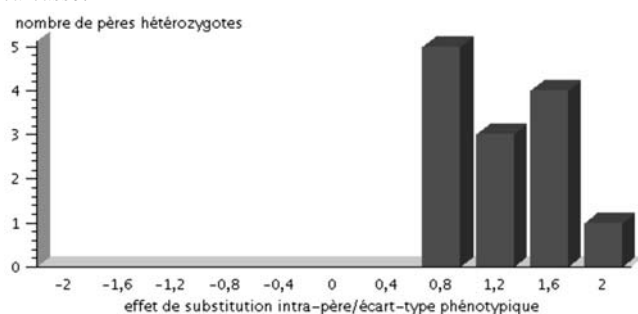
caractères	unité	N	moy	σ	a/σ	P
Croissance						
pnai	kg	1111	48,7	5,5	0,17	0,04
gmq	kg/j	1113	1,7	0,17	0,07	0,41
ageabat	j	1114	501	24	0,10	0,23
poidab	kg	1113	730	13	-0,06	0,46
Caractéristiques de la carcasse						
poidca	kg	1114	421	13	0,98	<0,0001
longjs	cm	1114	87,3	1,9	-0,32	0,0003
epaicu	cm	1114	32,9	1,0	0,84	<0,0001
surfld	cm ²	1114	53,4	8,5	0,65	<0,0001
grasin	/15	1114	8,6	1,4	-0,14	0,11
poidgi	kg	1107	8,7	2,1	-0,57	<0,0001
dap6c	%	1113	20,4	3,6	-0,84	<0,0001
Caractéristiques musculaires						
mtxlipi	%	1114	1,5	0,84	-0,56	<0,0001
mtxcoli	%	1114	0,30	0,05	-0,48	<0,0001
mtxhumi	%	1114	74,8	0,87	0,35	<0,0001
pta fibr	μ m ²	1101	2921	772	-0,24	0,0062
pH		1114	5,6	0,07	-0,05	0,5200
Qualités de la viande						
micoull		1114	34,7	3,6	0,57	<0,0001
mcocisa	N/m ²	1114	38,1	7,3	-0,10	0,25
mnotend	/100	1113	62,4	7,9	0,27	0,002
mnojuto	/100	1113	60,0	5,2	0,09	0,28
mnoflav	/100	1113	55,3	4,5	-0,21	0,02

Concernant les qualités de la viande, la viande des animaux porteurs de la mutation est plus claire (>1/2 écart type) et le jury l'a notée plus tendre (1/4 d'écart type). Cependant, ce résultat n'est pas confirmé par les mesures de force de cisaillement. Elle apparaît aussi avoir moins de flaveur (-1/5 d'écart type). Les résultats de pH et de note de jutosité ne sont pas significatifs.

2.2.3. Effet intra famille de pères de la mutation Q204x en race Charolaise

Pour chacun des pères hétérozygotes, les jeunes bovins ayant reçu l'allèle muté de leur père ont un rendement de carcasse supérieur à celui des jeunes bovins homozygotes sauvages (figure 1). Ceci montre que l'estimation de l'effet de substitution est indépendante de la structure familiale.

Figure 1 : effectif de pères hétérozygotes en fonction de la valeur de l'effet de substitution de l'allèle sauvage par l'allèle muté, exprimé en unité d'écart type phénotypique pour le rendement de carcasse.



3. DISCUSSION

Plusieurs mutations du gène de la myostatine ont été identifiées dans des troupeaux de races européennes (Grobet *et al.*, 1998 ; Dunner *et al.*, 2003). Parmi ces mutations, Q204x apparaît spécifique à la race Charolaise. La mutation nt821 est responsable du génotype culard en race Blanc Bleu Belge ainsi que chez les animaux *Asturiana*. Sa présence a été mise en évidence dans plusieurs autres races. Il existe aussi la mutation F94L identifiée comme spécifique de la race Limousine (Grobet *et al.*, 1998). Toutefois, son effet apparaît moindre par rapport aux autres mutations et n'a donc pas été étudié dans le projet Qualvigène.

La présente étude met en évidence que les mutations Q204x et nt821 sont très peu présentes dans les deux races Limousine et Blonde d'Aquitaine. Toutefois, malgré le faible nombre d'animaux porteurs d'une des deux mutations, il a tout de même été démontré que la présence de l'allèle muté de la myostatine s'accompagnait d'un meilleur rendement et d'une meilleure conformation de la carcasse, en race Limousine (+1 écart type phénotypique). Le faible nombre d'animaux hétérozygotes en race Blonde d'Aquitaine et les niveaux élevés de conformation et de rendement de carcasse ne permettent pas de conclure sur la présence ou non d'un tel effet dans cette race. En race Charolaise, où le nombre d'animaux porteurs de la mutation est beaucoup plus conséquent (17 %), les jeunes bovins ayant l'allèle muté Q204x se distinguent essentiellement par une meilleure conformation de carcasse, un meilleur rendement de carcasse, une carcasse moins grasse et un muscle *longissimus thoracis* plus large et moins gras. Ces effets sont du même ordre que ceux de la mutation nt821 issue de la race Blanc Bleu Belge en croisement, rapportés par Casas *et al.* (2004).

Concernant les qualités de la viande, Bailey *et al.* (1982) ont mis en évidence une viande plus claire et plus tendre chez les culards Charolais alors que Uytterhaegen *et al.* (1994) ont trouvé en race Blanc Bleu Belge que la viande de jeunes bovins culards était plus dure que celle de jeunes bovins normaux. Par ailleurs, Ménessier (1982b) n'a pas mis en évidence de différences de tendreté de la viande entre les descendants de taureaux culards et les descendants de taureaux non-culards. De même, Casas *et al.* (1998) ont rapporté qu'une seule copie de l'allèle muté du gène de la myostatine n'avait pas d'effet sur la tendreté de la viande. Dans la présente étude, les animaux charolais hétérozygotes présentent une viande nettement plus claire et plus tendre (note de dégustation) et une tendance à une moindre flaveur. Par contre, les mesures de force de cisaillement de la viande ne sont pas différentes de celles des autres animaux. Les résultats divergents entre études peuvent ainsi dépendre de la méthode pour estimer la tendreté ou du type d'animal et du nombre d'animaux étudiés.

CONCLUSION

Cette étude a mis en évidence des performances d'abattage et musculaires supérieures chez les jeunes bovins porteurs d'un allèle muté du gène de la myostatine en races Charolaise et Limousine, alors que ces animaux ne se distinguent pas des autres en vif. En race Charolaise, cette supériorité bouchère s'accompagne d'une viande plus tendre. Ainsi, ces résultats illustrent l'intérêt des tests génétiques qui permettraient de détecter des animaux ayant un potentiel génétique supérieur pour les qualités des carcasses et de la viande. Pour cela, il est nécessaire de disposer de marqueurs génétiques très proches des mutations causales. Ceci a été confirmé quant au marqueur du gène de la myostatine en race Charolaise, où la supériorité de rendement de carcasse est avérée quel que soit le père hétérozygote concerné.

Ce travail a bénéficié de l'appui financier de l'ANR, d'APIS-GENE, de l'Office de l'Elevage et du FNE.

Bailey A.J., Enser M.B., Dransfield E., Restall D.J. et Avery N.C., 1982. In Martinus Nijhoff Publishers (Editor), *Muscle hypertrophy of genetic origin and its use to improve beef production*. The Hague, Pays-Bas. 178-203

Casas E., Keele J.W., Shackelford S.D., Koohmaraie M., Sonstegard T.S., Smith T.P.L., Kappes S.M. et Stone R.T., 1998. *J. Anim. Sci.*, 76, 468-473

Casas E., Bennett G.L., Smith T.P.L. et Cundiff L.V., 2004. *J. Anim. Sci.*, 82, 2913-2918

Dunner S., Miranda M.E., Amigues Y., Canon J., Georges M., Hanset R., Williams J. et Ménessier F., 2003. *Genet. Sel. Evol.*, 35, 103-118

Grobet L., Poncelet D., Royo L.J., Brouwers B., Pirottin D., Michaux C., Ménessier F., Zanotti M., Dunner S. et Georges M., 1998. *Mamm. Genome*, 9, 210-213

Ménessier F., 1982a. *Current Topics in Veterinary Medicine and Anim. Sci.*, 16, 23-53

Ménessier F., 1982b. In Martinus Nijhoff Publishers (Editor), *Muscle hypertrophy of genetic origin and its use to improve beef production*. The Hague, Pays-Bas. 480-536

Miranda M.E., Amigues Y., Boscher M.Y., Ménessier F., Cortes O. et Dunner S., 2002. *J. Anim. Breed. and Genet.*, 119, 361-366

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

Uytterhaegen L., Claeys E., Demeyer D., Lippens M., Fiems L.O., Boucqué C.Y., Van de Voorde G. et Bastiaens A., 1994. *Meat Sci.*, 38, 255-267