

Identification de QTL pour la réactivité comportementale chez les ovins allaitants : une nouvelle piste pour faciliter la conduite des troupeaux.

HAZARD D. (1), FOULQUIE D. (2), DELVAL E. (3), FRANÇOIS D. (1), BOUIX J. (1), SALLE G. (1), MORENO C. (1), BOISSY A. (3)

(1) INRA UR631 SAGA, 31326 Castanet-Tolosan, France

(2) INRA UE321 La Fage, Saint-Jean et Saint-Paul, 12250 Roquefort-sur-soulzon, France

(3) INRA UMR1213 Herbivores, 63122 Saint-Gènes Champanelle, France

RESUME - L'évolution des systèmes d'élevage ovin allaitant conduit à une plus grande autonomie des animaux. Le comportement de l'animal devient alors un levier d'action pour faciliter l'adaptation des animaux et faciliter leur conduite. Nos travaux antérieurs sur ovins ont permis d'étudier la variabilité génétique de la réactivité sociale et à l'homme et montrent que ces caractères comportementaux sont moyennement à fortement héritables ($h^2=0,2$ à $0,5$). La poursuite de l'étude du déterminisme génétique de ces caractères comportementaux impliquait la recherche de locus à effet quantitatif (QTL). Un protocole de recherche de QTL basé sur un dispositif animal de 9 familles de pères et impliquant 931 agneaux génotypés avec la puce ovine 60kSNP a été conduit sur des ovins de race Romane. Des agneaux sevrés étaient soumis individuellement à des tests comportementaux basés sur la présence ou le retrait de congénères et/ou le contact avec l'homme pour évaluer leur réactivité sociale et à l'homme. Par la suite, la détection de QTL en lien avec la réactivité comportementale des agneaux était basée sur deux méthodes complémentaires d'analyse mises en œuvre avec le logiciel QTLMap : l'analyse de liaison multi-marqueurs et l'analyse d'association.

Parmi les résultats, deux QTL très significatifs (seuil génomique 0.1%) associés à une réactivité active à l'isolement social ont été identifiés sur les chromosomes 16 et 19 (vocalisations hautes et locomotion respectivement). D'autres QTL associés à cette réactivité active ont été localisés sur les chromosomes 2, 3, 5, 6, 8, 10, 12, 13, 17, 20, 21, 23, 24, 25 et 26 aux seuils chromosomiques 1 ou 5%. Deux QTL très significatifs (seuil génomique 0.1%) associés à une réactivité passive à l'isolement social (vocalisations basses) ont été identifiés sur les chromosomes 12 et 21. D'autres QTL associés à cette réactivité passive (vocalisation basse ou vigilance) ont été localisés sur le chromosome 26 au seuil chromosomique 0.1% et sur les chromosomes 3, 5, 7, 12, 13, 17, 20, 21, 22, 23 et 25 au seuil chromosomique 5%. Enfin, six QTL associés à la réactivité à l'homme ont été mis en évidence sur les chromosomes 23 au seuil génomique 5%, et sur les chromosomes 2, 4, 12, 16 et 18 au seuil chromosomique 5%. Ces premiers QTL identifiés chez les ovins pour des caractères comportementaux contribuent à améliorer la connaissance du déterminisme génétique des caractères comportementaux chez les ovins. Ils permettent également d'envisager de renforcer l'adaptation des ovins à leur milieu d'élevage à partir de la prise en compte de caractères comportementaux sous réserve de leur intégration dans les objectifs de sélection.

Identification of QTL for behavioural reactivity in sheep: a new way to improve ease of work.

HAZARD D. (1), FOULQUIE D. (2), DELVAL E. (3), FRANÇOIS D. (1), BOUIX J. (1), SALLE G. (1), MORENO C. (1), BOISSY A. (3)

(1) INRA UR631 SAGA, 31326 Castanet-Tolosan, France

SUMMARY - The evolution of sheep extensive farming systems including increased sizes of flocks, reduced support provided by humans and use of harsh environments implies that animals are required to have a greater level of behavioural autonomy in order to contribute to a sustainable production. Social reactivity and reactivity to humans are becoming particularly relevant traits, which have previously been reported with medium to high heritabilities (0.2 to 0.5). A genome wide association study of behavioural traits was carried on. Male and female Romane lambs ($n=933$) reared outside were individually phenotyped just after weaning in two tests based on the presence or absence of flock-mates and/or humans. The reactivity to isolation and humans was assessed by measuring bleats, locomotion, vigilance, flight distance towards humans. QTL detection was carried out on 9 half-sib families (103 lambs per family): lambs were genotyped using the Illumina ovineSNP50 beadchip. Data were analysed using linkage analysis and association analysis implemented with the QTLmap software. Among the main results, a region of the chromosomes OAR16 and OAR19 showed highly significant association at the 0.1% genome wide threshold with traits (high bleat and locomotion respectively) involved in the active social reactivity. Additional SNP associated with active social reactivity were found on chromosomes OAR2, 3, 5, 6, 8, 10, 12, 13, 17, 20, 21, 23, 24, 25 and 26 at the 1% or 5% chromosome wide threshold. Two QTL on chromosomes OAR12 and 21 showed highly significant association at the 0.1% genome wide threshold with traits (low bleat) involved in passive social reactivity. Additional SNP associated with the passive social reactivity (low bleat or vigilance) were found on chromosomes OAR26 at the 0.1% chromosome wide threshold, OAR3, 5, 7, 12, 13, 17, 20, 21, 22, 23 and 25 at the 5% chromosome wide threshold. Lastly, six QTL were also found to be associated with reactivity to humans on chromosome OAR23 at the 5% genome wide threshold, OAR2, 4, 12, 16 and 18 at the 5% chromosome wide threshold.

These results will lead to better knowledge of genetic variability of behavioural traits in sheep. SNP polymorphisms found in this study may offer opportunities for improving behavioural adaptation in sheep.

INTRODUCTION

L'évolution des systèmes d'élevage ovin allaitant, marquée entre autres par l'accroissement de la taille des troupeaux, la réduction de la main d'œuvre et la volonté de valoriser des milieux difficiles à fortes contraintes pédoclimatiques, conduit à une plus grande autonomie des animaux. Disposer d'animaux à la fois adaptés et productifs conditionne la viabilité économique et la pérennisation de ces systèmes d'élevage. Le comportement de l'animal constitue un levier d'action pour accroître l'autonomie des animaux et faciliter leur conduite notamment en renforçant leur sociabilité et en réduisant leur réactivité envers l'éleveur. L'étude des interactions homme-animal a par exemple mis en évidence l'impact négatif d'une réactivité excessive des animaux à l'homme sur leur productivité (Rushen et al., 1999; Hemsworth, 2003). Par ailleurs, une forte sociabilité des animaux facilite la cohésion du groupe et les apprentissages sociaux qui conditionnent l'adaptation de l'animal à son milieu (Boissy et al., 2001).

La sélection génétique sur des caractères comportementaux est une des stratégies pour améliorer l'adaptation des animaux aux nouvelles conditions d'élevage (Mignon-Grasteau et al., 2005). Des travaux antérieurs sur les ovins ont permis d'étudier la variabilité génétique de la réactivité au groupe social et à l'homme, et montrent que ces caractères comportementaux sont moyennement à fortement héritables ($h^2=0,2$ à $0,5$; Boissy et al., 2005). L'analyse du déterminisme génétique de ces caractères comportementaux implique la recherche de locus à effets quantitatifs (QTL).

1. MATERIEL ET METHODES

1.1. ANIMAUX

Le protocole a été conduit sur 931 agneaux de race Romane élevés en plein air intégral à l'unité expérimentale de La Fage (Roquefort-sur-Soulzon, Aveyron). Il s'est échelonné sur 5 années consécutives à raison de 186 agneaux en moyenne par an. Les agneaux naissaient au cours de la période fin mars - début avril et étaient maintenus sous la mère jusqu'au sevrage à 75 ± 4 jours d'âge. Après le sevrage les agneaux recevaient le minimum de contact avec l'homme jusqu'à la période des tests comportementaux.

1.2. TESTS COMPORTEMENTAUX

Les agneaux étaient soumis individuellement à l'âge de 85 ± 6 jours à deux tests comportementaux basés sur la présence ou le retrait de congénères et/ou le contact avec l'homme : le test du « couloir » et le test du « manège » (Ligout et al., 2011).

Le test du couloir consiste en un couloir (2m x 7m) clos par des panneaux pleins de 2m de hauteur, et divisé en 7 zones virtuelles. Un groupe de congénères est placé derrière une grille à une extrémité du couloir et l'animal testé est introduit par l'autre extrémité. Un délai de 15 secondes permet à l'animal testé de se rapprocher des congénères. Le test commençait dès que l'animal atteignait ses congénères et se déroulait en 2 phases. La phase 1 consiste à isoler l'agneau testé en obturant la grille et à mesurer la réactivité comportementale durant une minute. La phase 2 consiste à restaurer le contact visuel et un homme se positionne immobile devant la grille. Le conflit entre l'attraction pour les congénères présents derrière la grille et l'évitement de l'homme est alors mesuré durant une minute.

Le test du manège consiste en un circuit fermé rectangulaire (4.5m x 7.5m) divisé en 6 zones virtuelles. Une première

phase consiste à laisser l'animal se déplacer librement dans le circuit et à mesurer la réactivité durant 30 secondes. Dans une seconde phase, un homme entre et se déplace à vitesse constante (1m/s) dans le dispositif. La réaction de fuite à la présence de l'homme mobile est mesurée toutes les 5 secondes pendant une minute.

Le comportement de l'agneau est filmé et les enregistrements vidéo sont analysés à l'aide du logiciel The Observer 6.0 (Noldus).

1.3. PHENOTYPES COMPORTEMENTAUX

Les deux tests utilisés permettent d'évaluer la réactivité sociale et la réactivité à l'homme des animaux (détresse ou apaisement face au retrait ou retour des congénères, tolérance à la présence d'un homme mobile ou immobile) en mesurant les vocalisations (nombre), la locomotion (nombre de zones parcourues), les postures de vigilance (durée) (VIGIL), la distance par rapport aux congénères ou à l'homme (CONFLIT). Certains caractères comportementaux sont transformés pour se rapprocher d'une distribution symétrique des données. Des variables comportementales synthétiques sont calculées par analyse en composantes principales regroupant les vocalisations hautes (BELH), les vocalisations basses (BELB) et la locomotion (LOCOM) enregistrés dans les deux tests. Une quatrième variable synthétique est également calculée à partir des distances séparant l'homme et l'animal dans la seconde phase du test du manège (HACTIF). Les phénotypes sont corrigés pour les effets fixes identifiés (sexe, nombre d'agneaux nés et allaités, âge de la mère).

1.4. GENOTYPES ET DETECTION DE QTL

Le protocole de recherche de QTL repose sur un dispositif animal de 9 familles de pères, soit en moyenne 103 agneaux par famille et à raison de 2 familles produites par an. Tous les agneaux ont été génotypés avec la puce ovine 60kSNP (Illumina). Après un contrôle de la qualité des génotypages (call rate > 97%, équilibre d'Hardy-Weinberg, fréquence de l'allèle mineur > 1%), 43820 SNPs ont été conservés pour la recherche des QTL.

La détection de QTL est basée sur deux méthodes complémentaires d'analyse mises en œuvre avec le logiciel QTLMap (Elsen et al., 1999) : l'analyse de liaison multi-marqueurs, recherchant des QTL ségrégeant intra-famille de père, et l'analyse d'association, recherchant des QTL associés à des marqueurs à l'échelle de la population. L'analyse jointe combinant les analyses de liaison et d'association a également été réalisée mais n'est pas présentée ici. Les seuils de significativité sont calculés par permutation ($n=10\ 000$). Les intervalles de confiance sont calculés selon la méthode du LOD drop-off (Lynch and Walsh, 1998).

2. RESULTATS

2.1. ANALYSE DE LIAISON

L'analyse de liaison montre l'existence d'un QTL très significatif sur le chromosome 16 (seuil génomique 0,1%) associé aux vocalisations hautes (BELH) (Tableau 1). Ce QTL présente un effet moyen de 0,3 écart type phénotypique et il est localisé dans un intervalle de confiance de 13 cM. D'autres QTL associés aux vocalisations hautes ou à la locomotion sont localisés sur les chromosomes 2, 5, 10, 13, 17, 19, 21 et 24 aux seuils de signification chromosomique 1 ou 5%.

Tableau 1. QTL associés à des caractères comportementaux enregistrés sur des agneaux conduits en plein-air. Identification des QTL par analyse de liaison et d'association.

Caractère	Analyse de liaison				Analyse d'association			
	chromosome	position ¹	significativité		chromosome	position ¹	significativité	
BELH	16	43,8	***	gen.	16	43,9	***	gen.
					6, 13, 26	106,9 ; 45,61 ; 46,7	**	gen.
	2, 5, 13, 17, 21	244 ; 96,6 ; 40,7 ; 68,6 ; 16,5	*	chr.	8, 10, 12, 19, 21, 25	71,5 ; 65,7 ; 79,7 ; 51,2 ; 45,1 ; 29,1	*	chr.
BELB	21	39,3	***	gen.	12	56,3	***	gen.
	12, 17, 25	67,7 ; 33,2 ; 17,6	*	chr.	3, 7, 13, 23, 26	136,8 ; 52,1 ; 63,1 ; 43,5 ; 35,9	*	chr.
LOCOM	10, 19, 24	16,1 ; 1,9 ; 41,8	*	chr.	19	18,9	***	gen.
					23	54,1	*	gen.
					2, 3, 5, 20, 25	181,7 ; 238,9 ; 49,2 ; 16,2 ; 31,2	*	chr.
VIGIL	21, 22	10,8 ; 47,1	*	chr.	5, 20	95,4 ; 26,4	*	chr.
	26	2,5	**	chr.				
HACTIF	12, 16	33,1 ; 48	*	chr.	23	32,2	*	gen.
					12, 18	39,7 ; 7,7	*	chr.
CONFLIT	4	91,3	*	chr.	2	261,7	*	chr.

* : 5%, ** : 1%, *** : 0.1% ; gen. : génomique ; chr. : chromosomique ; 1 : position du maximum de vraisemblance en cM.

Un QTL très significatif (seuil génomique 0,1%) sur le chromosome 21 est associé aux vocalisations basses (BELB). Ce QTL présente un effet moyen de 0,3 écart-type phénotypique et est localisé dans un intervalle de confiance de 11,2 cM. D'autres QTL associés aux vocalisations basses ou au comportement de vigilance ont été localisés sur le chromosome 26 au seuil chromosomique 1% et sur les chromosomes 12, 17, 21, 22 et 25 au seuil chromosomique 5%.

Enfin, trois autres QTL associés à la réactivité à l'homme ont été mis en évidence sur les chromosomes 4, 12 et 16 au seuil de signification chromosomique 5%. Le QTL associé à la tolérance à se laisser approcher par l'homme (HACTIF) localisé sur le chromosome 16 présente un effet moyen de 0,25 écart-type phénotypique et est localisé dans un intervalle de confiance de 10,5 cM. Le QTL impliqué dans la capacité à approcher l'homme immobile (CONFLIT) sur le chromosome 4 au seuil de signification chromosomique 5% présente un effet moyen de 0,2 écart-type phénotypique et est localisé dans un intervalle de confiance de 18 cM.

2.1. ANALYSE D'ASSOCIATION

L'analyse d'association montre l'existence de 4 QTL très significatifs sur les chromosomes 16 (seuil génomique 0,1%), 6, 13 et 26 (seuil génomique 1%) associés aux vocalisations hautes (tableau 1). Concernant le chromosome 16, l'haplotype extrême présente un effet de 1,52 écart type phénotypique et est localisé dans un intervalle de confiance de 0,2 cM. D'autres QTL associés aux vocalisations hautes sont localisés sur les chromosomes 8, 10, 12, 19, 21 et 25 au seuil de signification chromosomique 5%.

Un QTL très significatif (seuil génomique 0,1%) sur le chromosome 12 est associé aux vocalisations basses. L'haplotype extrême présente un effet de 2,84 écart-type phénotypique et est localisé dans un intervalle de confiance de 0,3 cM. D'autres QTL associés aux vocalisations basses ont été localisés sur les chromosomes 3, 7, 13, 23 et 26 au seuil chromosomique 5%.

Deux QTL très significatifs sur les chromosomes 19 et 23 (seuil génomique 0,1 et 5%, respectivement) sont associés à la locomotion. Deux QTL associés au comportement de vigilance ont été localisés sur les chromosomes 5 et 20 au seuil chromosomique 5%.

Enfin, quatre QTL associés à la réactivité à l'homme (HACTIF, CONFLIT) ont été mis en évidence sur les chromosomes 23 au seuil génomique 5% et 2, 12, 18 au seuil chromosomique 5%.

3. DISCUSSION

De précédentes études du comportement social chez les ovins ont mis en évidence l'existence de deux stratégies de réponse comportementale face à une situation d'isolement social (Romeyer and Bouissou, 1992; Le Neindre et al., 1993; Vandenheede et al., 1998). Les réponses actives à l'isolement social sont caractérisées par de nombreuses vocalisations hautes et une forte activité locomotrice. Les réponses passives sont caractérisées par de nombreuses vocalisations basses et des postures de vigilance. Notre analyse sur l'ensemble des variables élémentaires observées en réaction à l'isolement montre une répartition de ces variables selon deux dimensions : une première composante qui regroupe les variables caractérisant les comportements de vocalisation, une seconde composante regroupant les variables caractérisant les comportements de locomotion et de vigilance (résultats non présentés).

Parmi les QTL comportementaux identifiés dans cette étude, les QTL associés aux comportements de vocalisation sont parmi les QTL les plus significatifs (seuil génomique 0,1%) aussi bien en analyse de liaison qu'en analyse d'association. De façon intéressante, l'analyse des paramètres génétiques réalisée à partir des données de cette étude (résultats non présentés) montre que les comportements de vocalisations hautes et basses présentent les plus fortes valeurs d'héritabilité (0.50 et 0.45 respectivement). Les QTL associés aux vocalisations hautes (BELH) sont généralement localisés sur des chromosomes différents de ceux où sont localisés les QTL associés aux vocalisations basses (BELB). Dans les quelques cas où les chromosomes sont identiques, les régions chromosomiques où sont localisés les QTL BELH sont éloignées de celles où sont localisés les QTL BELB. Malgré la corrélation génétique négative élevée (-0.49, résultats non présentés) trouvée entre les variables synthétiques BELH et BELB, l'existence de QTL différents selon la nature des vocalisations suggère un déterminisme génétique propre à chacun de ces comportements de vocalisation. Le QTL associé aux vocalisations hautes et localisé sur le chromosome 16 est retrouvé hautement significatif au seuil génomique 0.1% quelle que soit la méthode de détection utilisée. Le pic du maximum de vraisemblance de ce QTL est par ailleurs localisé exactement à la même position chromosomique pour les deux méthodes. Dans ce cas précis, l'analyse d'association a permis de réduire considérablement (< 1cM) la région chromosomique trouvée de façon robuste par l'analyse de liaison. Le QTL

associé aux vocalisations basses et localisé sur le chromosome 12 par analyse de liaison est retrouvé à un niveau de significativité supérieur par l'analyse d'association sur ce même chromosome et se situe dans l'intervalle de confiance trouvé par l'analyse de liaison, réduisant ainsi également la région chromosomique d'intérêt.

Parmi les QTL associés au comportement de locomotion, un QTL sur le chromosome 19 est identifié par les deux méthodes dans la même région chromosomique et de façon très significative par l'analyse d'association. De même, quelques QTL sont identifiés pour le comportement de vigilance.

Il n'y a pas de région chromosomique commune associée à la fois aux vocalisations hautes et à la locomotion. Ce résultat suggère qu'il n'existe probablement pas de déterminisme génétique spécifique à la stratégie active mise en œuvre en réponse à un isolement social mais un déterminisme génétique propre à chacun de ces deux comportements actifs. De même, aucune région chromosomique commune associée à la fois au comportement de vigilance et aux vocalisations basses n'a été identifiée dans cette étude. Ainsi, il n'existerait pas de déterminisme génétique spécifique à la stratégie passive développée face à une situation d'isolement mais un déterminisme génétique propre à chacun de ces deux comportements passifs.

La composante génétique de la réactivité des ruminants envers l'homme a fait l'objet de nombreuses études. Des différences importantes entre races sont rapportées chez les bovins exposés à des situations impliquant la présence d'un homme. Chez les ovins, les brebis de race Romanov sont plus réactives à la présence d'un homme que celles de race Mérinos (Le Neindre et al., 1993). Des valeurs d'héritabilité hétérogènes sont rapportées (0,02 à 0,53) pour les caractères de réactivité à l'homme (voir Boissy et al., 2002, pour une revue). De nombreux QTL ont été identifiés chez les bovins pour les réactions comportementales à l'homme (Schmutz et al., 2001).

Dans notre étude, quatre QTL associés à la tolérance à se laisser approcher par l'homme (HACTIF) ont été mis en évidence sur les chromosomes 12, 16, 18 et 23 en combinant les résultats des deux méthodes d'analyse. Seul le QTL présent sur le chromosome 12 est trouvé par les deux méthodes et à la même position sur le chromosome. En revanche la position de ce QTL sur le chromosome 12 associé à HACTIF est éloignée de celle du QTL associé à BELB, qui est également présent sur ce chromosome. Ainsi, alors que l'analyse des corrélations génétiques suggère que les animaux développant une stratégie passive en réponse à l'isolement social auraient une probabilité plus élevée de réagir excessivement à l'homme, aucun QTL commun à la réactivité sociale passive et la réactivité à l'homme n'a été identifié.

Le QTL sur le chromosome 16 associé à la tolérance à se laisser approcher par l'homme est quant à lui localisé à proximité du QTL associé aux vocalisations hautes. Malgré cette co-localisation et l'existence d'une corrélation génétique élevée (0,41) entre les variables HACTIF et BELH, la présence de QTL dans des familles différentes suggèrent qu'il existe sur le chromosome 16 un QTL pour chacune de ces réponses. Enfin, seuls deux QTL associés à l'attraction pour un homme immobile (CONFLIT) ont été identifiés sur les chromosomes 2 et 4.

D'une manière plus générale, peu de résultats communs sont trouvés dans les analyses de liaison et d'association.

Une explication peut résider dans le fait que de nombreux haplotypes avec de forts effets identifiés dans notre étude par analyse d'association sont des haplotypes maternels et ne ségrégent donc pas dans les familles de pères utilisées pour l'analyse de liaison.

CONCLUSION

Cette étude a permis d'identifier les premiers QTL de comportement chez les ovins. La poursuite de ce travail est indispensable pour confirmer les effets des QTL les plus pertinents, préciser leur localisation et tenter d'identifier les gènes sous-jacents. Des sélections divergentes pour le comportement social et pour la réactivité à l'homme sont engagées pour étudier notamment l'effet de chacune de ces réactivités sur la facilité de conduite des animaux en troupeau et mesurer leur impact éventuel sur les caractères de production. Les QTL de réactivité sociale, que nous avons identifiés, pourraient être utilisés pour la sélection d'animaux plus aptes aux apprentissages et plus sociables envers leurs congénères si des caractères de comportement social venaient à être inclus dans les objectifs de sélection des races ovines. De même, les QTL de réactivité à l'homme pourraient être utilisés quant à eux pour sélectionner des animaux moins réactifs à l'homme et faciliter ainsi les interventions de routine sur les animaux tout en limitant leur impact.

Les auteurs remercient le personnel de l'unité expérimentale la Fage pour l'élevage des animaux et leur participation active dans les mesures comportementales. Les auteurs remercient également l'ANR et APIS-GENE pour le financement des génotypages réalisés dans le cadre du projet SheepSNPQTL.

Boissy A., Bouix J., Orgeur P., Poindron P., Bibe B. and Le Neindre P., 2005. Genetics Selection Evolution 37(4): 381-401.

Boissy A., Le Neindre P., Gastinel P. L. and Bouix J., 2002. INRA Productions Animales 15(5): 373-382.

Boissy A., Nowak R., Orgeur P. and Veissier I., 2001. INRA Productions Animales 14(2): 79-90.

Elsen J. M., Mangin B., Goffinet B., Boichard D. and Le Roy P., 1999. Genetics Selection Evolution 31: 213-224.

Hemsworth P. H., 2003. Applied Animal Behaviour Science 81(3): 185-198.

Le Neindre P., Poindron P., Trillat G. and Orgeur P., 1993. Genetics Selection Evolution 25(5): 447-458.

Ligout S., Foulquie D., Sebe F., Bouix J. and Boissy A., 2011. Applied Animal Behaviour Science 135(1-2): 57-62.

Lynch M. and Walsh B. 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.

Mignon-Grasteau S., Boissy A., Bouix J., Faure J.-M., Fisher A. D., Hinch G. N., Jensen P., Le Neindre P., Mormède P., Prunet P., Vandeputte M. and Beaumont C., 2005. Livestock Production Science 93(1): 3-14.

Romeyer A. and Bouissou M. F., 1992. Applied Animal Behaviour Science 34(1-2): 93-119.

Rushen J., Taylor A. A. and de Passillé A. M., 1999. Applied Animal Behaviour Science 65(3): 285-303.

Schmutz S. M., Stookey J. M., Winkelman-Sim D. C., Waltz C. S., Plante Y. and Buchanan F. C., 2001. Journal of Heredity 92(3): 290-292.

Vandehede M., Bouissou M. F. and Picard M., 1998. Applied Animal Behaviour Science 58: 293-310.