

Teneur en lipides du muscle et adiposité des carcasses en races bovines à viande : variabilité génétique et effets de marqueurs dans les gènes DGAT1 et Thyroglobuline

RENAND G. (1), BONNOT A. (1), LEVEZIEL H. (2), PAYET N. (2), MALAFOSSE A. (3), HOCQUETTE J.F. (4), LEPETIT J. (5), ROUSSET S. (6), DENOYELLE C. (7), DODELIN V. (8)

(1) INRA, UR337, Station de Génétique Quantitative et Appliquée, 78352 Jouy-en-Josas Cedex

(2) INRA / Université de Limoges, UMR 1061, Unité de Génétique Moléculaire Animale, 123 avenue Albert Thomas, 87000 Limoges

(3) UNCEIA, 149 rue de Bercy, 75975 Paris Cedex 12

(4) INRA, UR1213, Unité de Recherches sur les Herbivores, 63122 Saint-Genès-Champanelle

(5) INRA, UR 370, Unité Qualité des Produits Animaux, 63122 Saint Genès-Champanelle

(6) INRA / Université de Clermont 1, UMR 1019, Laboratoire de Nutrition Humaine, 58 rue Montalembert, 63009 Clermont-Ferrand Cedex 1

(7) Institut de l'Élevage, Laboratoire d'Analyses et Technologies des Viandes, route d'Épinay, 14310 Villers Bocage

(8) Institut de l'Élevage, Service Sélection, 149 rue de Bercy, 75975 Paris Cedex 12

RESUME – La teneur en lipides du muscle *Longissimus thoracis* et l'adiposité des carcasses (note d'état, poids de gras interne et proportion de gras dans la 6^{ème} côte) ont été mesurées sur 3 355 taurillons engraisés et abattus dans le cadre du testage sur descendance de 114 taureaux de races Charolaise (Ch), Limousine (Li) et Blonde d'Aquitaine (BA). Les effectifs de taurillons / pères sont respectivement de 1 116 / 48, 1 257 / 36 et 982 / 30. Les paramètres génétiques des trois mesures d'adiposité des carcasses sont généralement cohérents entre les races avec des héritabilités moyennes. Toutefois l'héritabilité du gras de dissection est nulle en Li. Pour la teneur en lipides intramusculaires, il apparaît des différences entre les races. Son héritabilité est nettement plus élevée en Ch. Les corrélations génétiques de cette teneur avec l'adiposité des carcasses sont très élevées en Ch et BA (environ + 0,7) alors qu'elles sont étonnamment négatives en Li.

Le polymorphisme dans les gènes DGAT1 et Thyroglobuline est similaire dans les trois races avec des fréquences comprises entre 8 % et 30 % pour l'allèle le plus rare. Les analyses d'association ne montrent aucun effet de ce polymorphisme sur les quatre caractères étudiés, aussi bien au niveau de la population, qu'intra pères.

Intramuscular lipid content and carcass fatness in specialized beef breeds: genetic variability and two candidate gene marker effects, DGAT1 and Thyroglobulin

RENAND G. (1), BONNOT A. (1), LEVEZIEL H. (2), PAYET N. (2), MALAFOSSE A. (3), HOCQUETTE J.F. (4), LEPETIT J. (5), ROUSSET S. (6), DENOYELLE C. (7), DODELIN V. (8)

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

SUMMARY – Lipid content of the *Longissimus thoracis* muscle and carcass fatness (scoring, kidney and pelvic fat weight, 6th rib fat content) were recorded on 3,355 young bulls used to evaluate 114 sires. The number of offspring/sire was the following: 1,116/48, 1,257/36 and 982/30 for the Charolais (Ch), Limousine (Li) and Blonde d'Aquitaine (BA) breeds. Genetic parameters of carcass traits were homogeneous among the breeds with moderate heritability coefficients. No genetic variability was found, however, for the dissected fat content in the 6th rib of Li calves. Differences appeared between breeds for the genetic variability of intramuscular lipid content. Heritability of this trait was higher in the Ch breed. Genetic correlation was strong (about +0.7) between intramuscular lipid content and carcass fatness in both Ch and BA breeds, but surprisingly negative in the Li breed.

Similar polymorphism was found for the DGAT1 and Thyroglobulin markers in the three breeds with rare allele frequency from 8% to 30%. No association could be found between both polymorphisms and carcass or muscle fatness measures at the population level or within sire families.

INTRODUCTION

Si les qualités de la viande bovine dépendent en premier lieu de facteurs extrinsèques à l'animal, surtout pendant et après l'abattage, ces qualités sont aussi liées aux caractéristiques du muscle qui évolueront en viande lors de la maturation (Geay *et al.* 2001). Parmi ces caractéristiques, les lipides intramusculaires jouent un rôle particulier puisqu'ils participent à l'intensité de la flaveur (Gandemer, 1999). Ils sont recherchés dans certains pays comme en Amérique du Nord où ils apparaissent corrélés avec la tendreté (Wheeler *et al.* 1994). En France toutefois, les teneurs élevées en lipides intramusculaires, qui sont à l'origine du persillé de la viande, ont un impact négatif sur la décision d'achat du consommateur tout comme le gras intermusculaire ou sous cutané (Langlois, 1989).

Pour évaluer les possibilités de disposer de marqueurs pour la sélection des qualités de la viande bovine, l'UNCEIA, l'INRA, l'Institut de l'Élevage et les entreprises de sélection

opérant pour les races à viande spécialisées (Charolaise, Limousine et Blonde d'Aquitaine) ont monté, dans le cadre du programme "Agenae / Genanimal", le projet de recherche finalisée "Qualvigène". Parmi les caractères enregistrés, figurent la teneur en lipides intramusculaires et l'adiposité des carcasses dont la variabilité génétique a été analysée. A également été analysée l'association de deux marqueurs situés dans deux gènes du chromosome 14 pour lesquels des brevets ont été déposés : DGAT1 (Fries et Winter, 2004) et Thyroglobuline (Barendse, 1999).

1. MATERIEL ET METHODES

1.1. DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Trois séries de testage sur descendance ont été utilisées pour constituer la base de données phénotypiques et le stock d'ADN indispensables pour mener les recherches du projet Qualvigène. Au total 48, 36 et 30 taureaux ont été testés en races Charolaise (Ch), Limousine (Li) et Blonde d'Aquitaine

(BA). Les descendants des taureaux ont été procréés dans des élevages de race pure et les veaux mâles non castrés rassemblés après sevrage en stations où un régime d'engraissement leur a été distribué *ad libitum* jusqu'à l'abattage. En races Li et BA, une seule station et un seul abattoir ont été utilisés. Dans ces races, l'abattage est réalisé à âge constant. Les 1 257 taurillons Li et les 982 taurillons BA utilisés dans ce projet ont été abattus à l'âge moyen de 482 ± 3 j et 415 ± 4 j. Leur poids de carcasse moyen était 397 ± 35 kg et 404 ± 37 kg respectivement. En race Ch, deux stations et deux abattoirs ont été utilisés et l'objectif d'abattage est un poids vif d'environ 730 kg. Les 1 116 taurillons Ch du projet ont été abattus en moyenne à l'âge de 500 ± 36 j avec une carcasse de 421 ± 14 kg.

Le jour de l'abattage, l'état d'engraissement des carcasses a été noté sur une échelle de 15 points et les gras de la cavité interne ont été prélevés et pesés. Le lendemain, la 6^{ème} côte a été prélevée pour être disséquée et le poids du gras de dissection (intermusculaire et sous cutané) a été rapporté au poids total des gras et des muscles de la 6^{ème} côte. Un échantillon du muscle *Longissimus thoracis* (LT) a été prélevé pour dosage des lipides intramusculaires selon la norme NF V04-403.

1.2. MARQUEURS ET GENOTYPAGES

Un prélèvement sanguin effectué sur tous les taurillons ($n = 3\ 355$), sur tous les taureaux ($n = 114$) et sur 80 % des mères ($n = 2\ 606$) a permis de constituer le stock d'ADN nécessaire à l'étude des marqueurs moléculaires.

Le marqueur dans le gène DGAT1 est un dinucléotide dans l'exon 8, en position 10433 et 10434, dont le polymorphisme, AA vs. GC, induit une modification, lysine vs. alanine en position 232, de la protéine synthétisée (Grisart *et al.*, 2002). Le génotypage a été mis au point conformément à la méthode décrite par Moore *et al.* (2003). Les deux marqueurs brevetés par Barendse (1999) se trouvent dans la région 5' non codante du gène de la thyroglobuline (TG). Toutefois, aucun des deux ne peut être utilisé pour vérifier l'association de ce gène candidat avec l'adiposité, le premier parce qu'il est homozygote chez les 114 pères, le second à cause de problèmes techniques de génotypage. Un autre SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*), C vs. T, situé dans l'intron 9 (Daskalchuk et Schmultz, 1997) a été utilisé en remplacement. Les génotypes pour les deux marqueurs ont été réalisés avec la méthode TaqMan.

1.3. METHODES D'ANALYSE

L'analyse des données a pris systématiquement en compte l'effet du groupe de contemporains, c'est-à-dire tous les veaux engraisés la même année dans la même station et abattus dans le même abattoir.

Les paramètres génétiques ont été calculés à partir des variances et covariances des quatre caractères estimées simultanément dans un modèle REML multicaractère avec le logiciel VCE (Kovac et Groeneveld, 2003) en prenant trois générations d'ascendants par la voie paternelle et en considérant les mères non apparentées puisque choisies au hasard pour le testage.

Une première série d'analyses des effets des marqueurs a été réalisée au niveau de chaque population afin d'estimer l'effet de substitution avec un modèle qui inclut, en sus des effets du groupe de contemporains et du père, la régression

sur le nombre de copies de l'allèle le plus rare, AA et C respectivement pour DGAT1 et TG. Une seconde série d'analyses a été réalisée *intra* pères pour estimer l'effet de substitution de l'allèle transmis chez les descendants des pères hétérozygotes, AA vs. GC pour DGAT1 et C vs. T pour TG. Le typage des mères, lorsqu'il est disponible, a été utilisé pour déterminer l'allèle paternel transmis. Pour augmenter la puissance de l'analyse, cet effet a été estimé sur l'ensemble des 27 pères hétérozygotes quelle que soit la race. Pour cela chacune des variables a été centrée et réduite par rapport à la moyenne et l'écart type *intra* race. La distribution du gras interne et de la teneur en lipides n'étant pas normale, il a été nécessaire d'appliquer une transformation logarithmique pour la première et Box-Cox pour cette seconde série d'analyse.

2. RESULTATS ET DISCUSSION

2.1 VARIABILITES PHENOTYPIQUE ET GENETIQUE

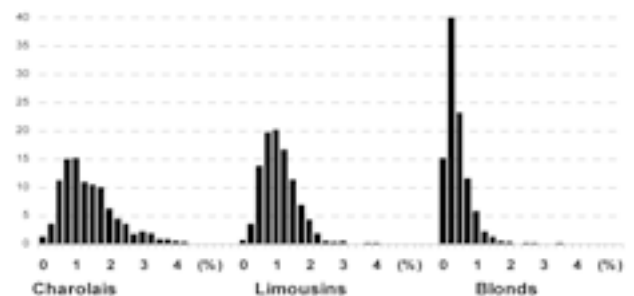
Les résultats moyens d'adiposité des carcasses et de teneur en lipides intramusculaires de la viande sont rapportés dans le tableau 1. Les résultats de dissection et de dosage des lipides intramusculaires ne sont disponibles, pour l'instant, que sur les animaux des deux premières années de l'étude, soit 875 Charolais, 894 Limousins et 746 Blonds.

Tableau 1 : Moyennes \pm écart-types phénotypiques

Effectifs		Charolais	Limousins	Blonds
		1116	1257	982
Note de Gras	/15	$8,64 \pm 1,47$	$8,26 \pm 1,65$	$6,10 \pm 1,08$
Gras Interne	kg	$8,74 \pm 2,17$	$6,97 \pm 1,88$	$4,89 \pm 1,64$
% Gras Côte	%	$20,4 \pm 3,7$	$17,3 \pm 3,1$	$12,5 \pm 2,7$
% Lipides intramuscul.	%	$1,52 \pm 0,84$	$1,22 \pm 0,51$	$0,54 \pm 0,37$

Par rapport aux Limousins, les Charolais sont plus gras mais sont aussi abattus un peu plus âgés et plus lourds. A l'inverse les Blonds, qui ont le même poids mais sont plus jeunes de deux mois, sont nettement plus maigres que les Limousins. Une forte variabilité phénotypique existe pour l'adiposité des carcasses avec des CV de l'ordre de 20 à 25 % et encore plus pour la teneur en lipides (figure 1).

Figure 1 : Distributions des teneurs en lipides intramusculaires



Les coefficients d'héritabilité, de corrélation phénotypique et génétique sont rapportés dans le tableau 2.

L'héritabilité des critères d'adiposité est d'environ $h^2 = 0,35$ en moyenne pour les trois races, sauf pour le gras de la 6^{ème} côte en race Limousine dont l'héritabilité est nulle sans qu'une explication ait pu être trouvée à cette estimation inhabituelle. Les résultats de la bibliographie montrent qu'en moyenne l'héritabilité de l'adiposité des carcasses est proche de $h^2 = 0,4$ (Burrow *et al.*, 2001), bien que la plage de variation des estimations publiées soit ample.

Dans notre étude, la teneur en lipides intramusculaires est nettement plus héritable en race Charolaise ($h^2 = 0,48$), la race avec la teneur en lipides la plus élevée, qu'en races Li ($h^2 = 0,13$) ou BA ($h^2 = 0,09$). Dans la littérature, il n'existe pas assez d'études de cette teneur pour les comparer avec nos résultats. Cependant, il existe de très nombreuses études nord-américaines ou australiennes où le persillé a été noté. Le coefficient d'héritabilité moyen est proche de $h^2 = 0,4$ également (Burrow *et al.*, 2001). La corrélation génétique entre cette note de persillé et l'épaisseur de gras de la carcasse est de + 0,36 en moyenne (Koots *et al.* 1994).

Tableau 2 : Paramètres génétiques

Charolais	Note	Gras	% de Gras	%
	de Gras	Interne	6 ^{ème} côte	Lipides
Note de Gras	0,35 ± 0,06	+ 0,28 ± 0,12	+ 0,53 ± 0,10	+ 0,51 ± 0,11
Gras Interne	+0,31	0,31 ± 0,06	+ 0,76 ± 0,08	+ 0,66 ± 0,08
% de Gras 6 ^{ème} côte	+0,27	+0,38	0,45 ± 0,07	+ 0,90 ± 0,06
% Lipides intramuscul.	+0,28	+0,34	+0,43	0,48 ± 0,08
Limousins	Note	Gras	% de Gras	%
	de Gras	Interne	6 ^{ème} côte	Lipides
Note de Gras	0,34 ± 0,07	+ 0,55 ± 0,11	- 0,99 ± 0,05	- 0,32 ± 0,11
Gras Interne	+0,36	0,34 ± 0,07	- 0,66 ± 0,26	- 0,51 ± 0,19
% de Gras 6 ^{ème} côte	+0,18	+0,32	0,03 ± 0,02	+ 0,43 ± 0,36
% Lipides intramuscul.	+0,20	+0,26	+0,30	0,13 ± 0,05
Blonds	Note	Gras	% de Gras	%
	de Gras	Interne	6 ^{ème} côte	Lipides
Note de Gras	0,15 ± 0,05	+ 0,35 ± 0,16	+ 0,53 ± 0,17	+ 0,93 ± 0,16
Gras Interne	+0,41	0,38 ± 0,05	+ 0,49 ± 0,13	+ 0,45 ± 0,18
% de Gras 6 ^{ème} côte	+0,45	+0,54	0,21 ± 0,05	+ 0,78 ± 0,20
% Lipides intramuscul.	+0,24	+0,31	+0,36	0,09 ± 0,04

Héritabilités sur la diagonale, corrélations génétiques au dessus et corrélations phénotypiques en dessous de la diagonale

Ici, la teneur en lipides est génétiquement très corrélée, en races Ch et BA, avec l'adiposité des carcasses ($rg = + 0,7$ en moyenne), ce qui traduit que les aptitudes à stocker du gras dans les divers dépôts adipeux dépendent de mécanismes génétiques en grande partie communs. Compte tenu de ces résultats, les corrélations génétiques négatives estimées en race Limousine posent question. Le processus de stockage des lipides dans les différents dépôts adipeux présente-t-il un mécanisme particulier en race Limousine ou y a-t-il quelque problème d'échantillonnage dans cette étude ? Une estimation plus précise des paramètres génétiques en race Limousine est nécessaire et sera effectuée lorsque les données de la dernière année de l'étude seront disponibles pour le gras de dissection et la teneur en lipides intramusculaires.

2.2 ETUDE DES MARQUEURS DE DGAT1 ET DE LA THYROGLOBULINE

Les fréquences alléliques des marqueurs de DGAT1 et TG ont été calculées à partir des fréquences génotypiques des mères puisque celles-ci constituent un échantillon aléatoire

représentatif de chaque race (tableau 3). Les trois races présentent des polymorphismes relativement similaires. Pour DGAT1, Thaller *et al.* (2003) et Moore *et al.* (2003) ont également trouvé une faible fréquence (environ 0,12) de l'allèle AA dans des races à viande, alors qu'elle est plus élevée (0,45) en race Holstein. Par ailleurs, Casas *et al.* (2005) ont trouvé une fréquence très élevée (0,90) de AA en race Brahman. Pour TG, il n'est pas possible de comparer avec la littérature puisque le marqueur étudié ici n'est pas celui qui a été utilisé dans les autres études.

Tableau 3 : Fréquences génotypiques et alléliques chez les mères

DGAT1	Génotypes			Allèles	
	GC/GC	GC/AA	AA/AA	GC	AA
Ch	725	132	9	0,92	0,08
Li	753	199	7	0,89	0,11
BA	299	277	53	0,70	0,30
TG	T/T	T/C	C/C	T	C
	Ch	563	232	21	0,83
Li	725	194	19	0,88	0,12
BA	409	188	18	0,82	0,18

Les fréquences génotypiques au marqueur de DGAT1 chez les taurillons sont rapportées dans le tableau 4 ainsi que les effets de substitution de l'allèle GC par l'allèle AA pour les quatre critères d'adiposité.

Tableau 4 : Fréquences génotypiques et effets de substitution* de l'allèle GC par l'allèle AA de DGAT1 chez les taurillons

Génotypes	GC/GC GC/AA AA/AA								
	Races		Charolaise		Limousine		Blonde Aqu.		
Fréquences	940	145	9	964	246	24	447	435	86
Effets sur :									
Note de Gras	0,04	ns	-0,07	ns	0,05	ns			
Gras Interne	0,06	ns	-0,05	ns	0,05	ns			
% Gras Côte	0,05	ns	-0,14	t	0,12	t			
% Lipides intramuscul.	-0,15	ns	-0,04	ns	-0,05	ns			

* effets de substitution rapportés à l'écart type phénotypique intra race de chaque variable. ns = [P>0,05] ; t = [P<0,10]

Bien que les effectifs importants permettent d'estimer les effets de substitution avec précision, il n'a pas été possible de trouver d'association significative entre DGAT1 et les quatre variables d'adiposité, alors que le polymorphisme est supposé affecter la synthèse des tryglycérides suite à la modification de la protéine synthétisée (Fries et Winter, 2004). Une tendance apparaît sur le gras de dissection en races Li et BA, mais avec un signe opposé, ce qui semble difficilement compatible avec une mutation causale. Dans la littérature, seule l'étude de Thaller *et al.* (2003) sur de petits effectifs en race Holstein (n = 28) et en race Charolaise (n = 27) montre, dans le seul échantillon Holstein, que l'allèle AA est associé à une teneur plus élevée en lipides du muscle *semitendinosus* ST, mais pas du muscle LT. Par contre, les études de validation réalisées par Moore *et al.* (2003) et Casas *et al.* (2005) sur de grands effectifs, 497 et 504 animaux respectivement, n'ont mis en évidence aucune association entre les génotypes au marqueur de DGAT1 et l'épaisseur du gras de couverture ou la note de persillé.

Les fréquences génotypiques au marqueur de TG chez les taurillons sont rapportées dans le tableau 5 ainsi que les effets de substitution de l'allèle T par l'allèle C sur les quatre critères d'adiposité.

Tableau 5 : Fréquences génotypiques et effets de substitution* de l'allèle T par l'allèle C de TG chez les taurillons

Génotypes Races	T/T T/C C/C								
	Charolaise		Limousine		Blonde Aqu.				
Fréquences	770	270	26	980	249	7	727	226	13
Effets sur :									
Note Gras	-0,02	ns		-0,02	ns		-0,08	ns	
Gras Interne	0,09	ns		0,00	ns		0,15	★	
% Gras Côte	0,13	t		-0,04	ns		0,08	ns	
% Lipides intramuscul.	0,07	ns		-0,07	ns		-0,07	ns	

* effets de substitution rapportés à l'écart type phénotypique intra race de chaque variable. . ns = [P>0,05] ; t = [P<0,10] ; ★ = [P<0,05]

Le polymorphisme détecté ici dans TG ne présente aucune association avec la teneur en lipides intramusculaires, mais apparaît légèrement associé avec le poids de gras interne en race BA (★) et le gras de dissection (t) en race Charolaise. Dans la littérature, avec le polymorphisme breveté, les résultats sont loin d'être cohérents. Dans deux études, même avec des effectifs assez conséquents : 134 (Moore *et al.*, 2003) et 175 (Rincker *et al.*, 2006), aucune association avec l'adiposité des carcasses et le persillé n'a été mise en évidence. Thaller *et al.* (2003) trouvent une association en race Holstein, mais pas en race Charolaise, mais sur de petits effectifs et dans le seul muscle LT. Par contre, Van Eenennaam *et al.* (2007), dans une expérience de validation de tests génétiques sur 387 animaux, mettent en évidence un effet qui tend à être significatif sur la proportion de carcasses notées les plus grasses, alors que l'effet n'est pas significatif sur la note elle-même. Ils restent prudents quant à l'utilisation de l'association. Enfin, Casas *et al.* (2005), sur 467 animaux, trouvent un effet positif et significatif de l'allèle T sur l'épaisseur de gras de couverture mais ils trouvent que ce même allèle T a un effet, qui tend à être significatif, qui est négatif sur la note de persillé.

L'absence de relation au niveau des populations ne signifie pas forcément l'absence de liaison physique entre les marqueurs étudiés et un éventuel QTL affectant l'aptitude à déposer du gras, si la mutation causale à l'origine du QTL n'est pas en déséquilibre de liaison avec ces marqueurs (c'est-à-dire si des recombinaisons ont pu avoir lieu entre les marqueurs et le QTL). Une analyse de liaison intra père doit permettre de vérifier si les deux gènes, DGAT1 et TG, peuvent effectivement héberger un QTL. En effet au sein des veaux issus de pères hétérozygotes aux marqueurs, le déséquilibre est maximum si le marqueur et le QTL se trouvent effectivement dans le même gène.

Dans le tableau 6 est rapportée la répartition des pères en fonction de leurs génotypes aux deux marqueurs. Il se trouve que 27 pères sont hétérozygotes à chacun des deux marqueurs. Aussi bien pour DGAT1 que pour TG, les différences entre les veaux qui ont reçu l'un ou l'autre des allèles paternels peuvent être positives ou négatives selon le père. Mais ces différences ne sont pas significativement différentes de zéro lorsque les valeurs absolues de ces différences sont cumulées sur l'ensemble des pères, [P>0,22]. Il est donc fort peu probable que DGAT1 et TG hébergent une mutation causale. Il faut aussi noter que Moore *et al.* (2003) ont mis en évidence un QTL dans la région du chromosome 14 située entre ces deux gènes alors qu'aucun des deux marqueurs n'était associé avec l'adiposité.

Tableau 6 : Fréquences génotypiques chez les pères :

TG	DGAT1		
	GC/GC	GC/AA	AA/AA
T/T	61	22	3
T/C	21	5	1
C/C	1	0	0

CONCLUSION

La teneur en lipides intramusculaires présente une variabilité génétique non négligeable. Elle est assez étroitement corrélée avec l'aptitude des animaux à déposer du gras dans la carcasse et donc difficilement améliorable par les méthodes classiques de sélection. Ces résultats sont toutefois à vérifier en race Limousine.

Pour ce qui est de l'utilisation de tests génétiques, il est clair que les marqueurs situés dans DGAT1 et TG ne sont d'aucune utilité pour la sélection des races françaises étudiées. De plus, on peut avancer qu'aucun des deux gènes candidats pour lesquels des brevets ont été déposés n'héberge de QTL. Des travaux doivent être menés pour vérifier si un QTL existe effectivement dans cette région du chromosome 14 ou pour détecter d'autres régions.

Ce travail, inclus dans le projet "Qualvigène", a été soutenu dans le cadre du programme "Agenae / Genanimal".

Barendse W.J., 1999. *Patent Cooperation Treaty. International Publication Number: WO 99/23248 : US 2004/0234986 A1*

Burrow H.R., Moore S.S., Johnston D.J., Barendse W., Bindon, B.M., 2001. *Austr. J. Exp. Agric.*, 41, 893-919

Casas E., White S.N., Riley D.G., Smith T.P.L., Brenneman R.A., Olson T.A., Johnson D.D., Coleman S.W., Bennett G.L., Chase C.C., 2005. *J. Anim. Sci.*, 83, 13-19

Daskalchuk T.E., Schmutz S.M., 1997. *Mammalian Genome*, 8, 74-75

Fries H.R., Winter A., 2004. *Patent Application Publication: US 2004/0234986 A1*

Gandemer G., 1999. *Oléagineux Corps gras Lipides*, 6, 320-325

Geay Y., Bauchart D., Hocquette J.F., Culioli J., 2001. *Repr. Nutr. Dev.*, 41, 1-26. Erratum, 377

Grisart B., Coppieters W., Farnir F., Karim L., Ford C., Berzi P., Cambisano N., Mni M., Reid S., Simon P., Spelman R., Georges M., Snell R., 2002. *Genome Res.*, 12, 222-231

Koots K.R., Gibson J.P., Wilton J.W., 1994. *Anim. Breed. Abstr.*, 62, 825-853

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

Langlois C., 1989. *Gras: la sanction du consommateur. ITEB, Rapport d'étude 1988 INTERBEV*

Moore S.S., Li C., Basarab J., Snelling W.M., Kneeland J., Murdoch B., Hansen C., Benkel B., 2003. *J. Anim. Sci.*, 81, 1919-1925

Rincker C.B., Pyatt N.A., Berger L.L., Faulkner D.B., 2006. *J. Anim. Sci.*, 84, 686-693

Thaller G., Kühn C., Winter A., Ewald G., Bellmann O., Wegner J., Zühlke H., Fries R., 2003. *Anim. Genet.*, 34, 354-357

Van Eenennaam A.L., Li J., Thallman R.M., Quaas R.L., Dikeman M.E., Gill C.A., Franke D.E., Thomas M.G., 2007. *J. Anim. Sci.*, 85, 891-900

Wheeler T.L., Cundiff L.V., Koch R.M., 1994. *J. Anim. Sci.*, 72, 3145-3151