

Amélioration génétique de l'adaptation des Ovins aux milieux difficiles

FRANÇOIS D. (1), ALLAIN D. (1), FOULQUIE D (2), BOISSY A. (3), JACQUIET P. (4), MORENO C.R. (1), RUPP R. (1), BODIN L. (1), HAZARD D. (1), BOUIX J. (1)

(1) INRA, UR 631, Station d'Amélioration Génétique des Animaux, Equipe GGPR, F-31320 Castanet-Tolosan

(2) INRA, UE 321, Domaine de la Fage, St Jean-et-St Paul, F-12250 Roquefort sur Soulzon

(3) INRA, UR 1213 Herbivores, Eq Adaptation & Comportements Sociaux, Theix, F-63122 St-Genès Champanelle

(4) ENVT-INRA, UMR 1225 Interactions Hôtes-Agents Pathogènes, F-31076 Toulouse

RESUME

La génétique de l'adaptation est appréhendée sous 2 approches, tout d'abord une approche globale dans laquelle est proposée une sélection *in situ* qui améliore globalement les caractères de production dans les conditions difficiles ce qui suppose la mise en jeu de gènes d'adaptation non identifiés. Ce mode de sélection repose sur l'utilisation de races rustiques, la mesure de caractères en fermes, le choix entre production en race pure et production en croisement.

La seconde approche consiste à identifier des caractères d'adaptation héréditaires et mesurables. L'exemple de la sélection ovine est traité en faisant le point sur une liste de caractères sur lesquels des recherches ont été ou sont menées. Le caractère d'adaptation au stress climatique a été étudié entre races et entre systèmes d'élevage. La survie de l'agneau a été analysée en fonction du type de toison. Les toisons jarreuses se révèlent beaucoup plus protectrices que les toisons laineuses, avec une variabilité individuelle héréditaire.

Pour la facilité à reproduire à contre-saison sexuelle, des variabilités entre races et intra-race ont été démontrées. L'aptitude génétique à résister aux maladies est utilisée en sélection contre la tremblante et les mammites et utilisable contre le parasitisme gastro-intestinal. La prédiction génomique utilisée pour la 1^{ère} maladie est étudiée pour les 2 dernières. Le comportement de l'animal est étudié sous ses 3 aspects de comportement maternel, comportement social et relation homme-animal. Les résultats montrent que ces caractères sont héréditaires. L'aptitude de l'animal à mobiliser et à reconstituer ses réserves corporelles est un facteur majeur de l'adaptation. L'analyse de données individuelles d'Etat Corporel de brebis est en cours d'analyse pour en identifier le déterminisme génétique. Parallèlement de nouveaux phénotypes plus fins de l'Etat Corporel sont à l'étude.

Genetic improvement of adaptation traits to harsh environments in Ruminants

FRANÇOIS D. (1), ALLAIN D. (1), FOULQUIE D (2), BOISSY A. (3), JACQUIET P. (4), MORENO C.R. (1), RUPP R. (1), BODIN L. (1), HAZARD D. (1), BOUIX J. (1)

(1) INRA, UR 631, Station d'Amélioration Génétique des Animaux, Equipe GGPR, F-31320 Castanet-Tolosan

A global approach of adaptive traits to harsh environments leads one to choosing hardy breeds, simultaneously selecting for both production and adaptive traits on-farm condition, to prefer crossbred ewes to pure-bred ones. An approach of specific adaptive traits needs to investigate the biology of the trait, the genetic determinism and imagine light measurements to be used in selection. Traits dealing with climatic stress resistance, protection by fleece, disease resistance (nematode parasitosis, scrapie and mastitis), reproduction seasonality, behaviour and body condition are reviewed with a focus on experimental flock research in southern France dry areas. Behaviour traits assessing attractiveness to social partners and humans have been studied between breeds and then intra-breed to estimate genetic parameters, including Genotype by Environment Interaction. Opportunities of selection for disease resistance as well as for hairy fleece or for behaviour traits as reactivity to human and social attractiveness could be soon implemented. Reproduction seasonality and body fat reserves still need to be consistent research activities.

INTRODUCTION

La production ovine française a décliné dans les milieux favorables (plaines céréalières) et s'est déplacée vers les milieux moins favorables, voire difficiles. Les milieux difficiles concernent aussi bien des milieux humides que secs, des milieux froids ou des milieux chauds, des milieux nutritionnellement pauvres.

Les caractères d'adaptation aux milieux difficiles sont généralement malaisés à appréhender. Dans un premier temps ils ont été abordés globalement au travers de la sélection *in situ* qui améliore globalement les caractères de production dans les conditions difficiles en mettant en jeu des gènes d'adaptation non identifiés. Ce mode de sélection repose sur l'utilisation de races rustiques, la mesure de caractères en fermes, le choix entre production en race pure et production en croisement.

Une seconde approche consiste à identifier des caractères d'adaptation héréditaires et mesurables. L'exemple de la

sélection ovine est ici traité en faisant le point sur une série de caractères sur lesquels des recherches ont été ou sont menées. Ces caractères ont été étudiés dans les milieux secs du Larzac et de la Provence mais peuvent être pertinents pour l'adaptation à d'autres milieux difficiles. Ils concernent d'une part l'efficacité de la production de la femelle (saisonnalité de la reproduction, protection par la toison, la résistance au stress climatique, mobilisation des réserves) et d'autre part l'amélioration de sa survie et de celle des jeunes (santé, comportement), certains caractères influençant ces deux aspects de l'adaptation.

L'étude génétique comprend désormais trois volets : l'approche quantitative (détermination des paramètres génétiques : hérédibilité, corrélations génétiques), l'approche génomique, l'Interaction Génotype-Milieu. Cette dernière influence la stabilité des caractères dans des environnements variés (Bodin *et al*, 2010), elle doit être estimée pour chaque binôme caractère-environnement car elle influence les méthodes de sélection à mettre en œuvre.

1. APPROCHE GLOBALE

1.1 SÉLECTION POUR LES CARACTÈRES DE PRODUCTION EN MILIEUX DIFFICILES

Bibé & Vissac (1979) posèrent l'hypothèse selon laquelle la production en milieux difficiles dérive de l'expression conjointe de gènes de caractères de production et de gènes de caractères d'adaptation au milieu dans lequel se réalise la sélection. Dans de telles conditions la sélection pour la production permet de progresser sur les 2 groupes de caractères. Le point faible provient du fait que pour des environnements changeants la contribution respective des 2 groupes de caractères est variable. Le regroupement des mâles en station permet de sélectionner les caractères de production en maîtrisant le milieu, mais ce milieu peut s'avérer être trop différencié du milieu de production. Les estimations de Valeurs Génétiques des caractères soumis à une interaction Génotype-Milieu seraient biaisées. Cet écart de milieu peut être modéré par des protocoles intégrant par exemple la consommation de fourrages grossiers (Bouglér *et al.*, 1988).

Le contrôle des performances en ferme est un moyen efficace de recueil de données favorables à une sélection de caractères de production en milieu difficile. Ainsi le contrôle des performances en ovins allaitants concerne en France 340 000 brebis représentant environ 30 races bouchères ou rustiques. Les caractères sélectionnés sont essentiellement des caractères maternels tels que les caractères de reproduction (prolificité), d'allaitement (valeur laitière estimée à partir du poids à 30 jours des agneaux de la portée) et de survie des agneaux.

1.2. RACE PURE OU CROISEMENT

Un protocole pour estimer l'interaction Génotype-Milieu sur un ensemble de caractères a permis de comparer des animaux de race pure et des animaux croisés (Bouix, 1992) sur 2 troupeaux expérimentaux: celui de La Fage élevé en plein air intégral dans un environnement sec (plateau calcaire du Causse du Larzac) et celui du Merle en Provence. Les brebis étaient de races locales (Lacaune à La Fage et Mérinos d'Arles au Merle), de race prolifique (Romanov dans les 2 troupeaux) et les 2 croisées F1 Romanov-Locale. Les caractères liés à l'agneau (survie, croissance après 30 jours) ont été influencés par le milieu contraignant (interaction Génotype-Milieu) alors que les caractères liés à la brebis (fertilité, prolificité, croissance des agneaux allaités) sont restés stables, ne montrant pas d'interaction Génotype-Milieu (Bouix *et al.*, 2002). Ceci a conduit à suggérer de sevrer tôt les agneaux dans le milieu difficile. Les brebis Croisées ont obtenu de meilleurs résultats que les brebis de races pures, leur supériorité provenant à la fois de gènes d'adaptation de la race Romanov et de l'effet d'hétérosis. Cette observation a été déclinée à plus grande échelle en croisant des races aux potentialités très différentes, sélectionnées de manière complémentaire de façon à bénéficier à la fois des effets additifs et de l'hétérosis, à l'exemple des brebis Causses du Lot x Ile de France ou des brebis « Mule » Blackface x Border Leicester en Grande Bretagne.

1.3. RACES RUSTIQUES

Les races rustiques élevées en milieu difficile ont été sélectionnées de longue date dans leur environnement et ont probablement développé des caractères d'adaptation à cet environnement (Bouglér *et al.*, 1988). Des systèmes d'élevage adaptés permettent à ces races de se maintenir voire de se développer comme la Blanche du Massif Central ou la Préalpes du Sud. Pour des races à faibles effectifs comme la Castillonnaise dans les Pyrénées centrales ou la Mouréous dans les Alpes, des mesures de préservation leur permettent de se maintenir.

Une sélection plus rationnelle des caractères d'adaptation sera toutefois nécessaire pour améliorer l'efficacité de la sélection (quand la taille de la population le permet) dans les milieux difficiles.

2. ADAPTATION PAR L'AMÉLIORATION DE L'EFFICACITÉ DE LA PRODUCTION

2.1. LA SAISONNALITÉ DE LA REPRODUCTION

L'espèce ovine se caractérise par une facilité à reproduire à l'automne (saison sexuelle) et une difficulté au printemps (contre-saison sexuelle). Une meilleure facilité à reproduire au printemps permettrait une adaptation du système d'élevage aux périodes de pâturage variables selon les régions. Cette fertilité naturelle au printemps est nulle chez les races nord-européennes (races dites saisonnées) et élevée chez les races méditerranéennes avec un gradient qui situe la plupart des races françaises dans un niveau intermédiaire. En approche intra-race, Notter *et al.*, (2005) ont sélectionné une lignée à saisonnalité réduite dans un troupeau expérimental croisé.

Mais la fertilité au printemps s'avère être un caractère composite. En effet les brebis fertiles au printemps sont soit cycliques soit en anoestrus léger levé par la pratique de l'effet bélier. Une étude menée au domaine du Merle sur des brebis isolées des béliers (Hanocq *et al.*, 1999) a montré que seules 28% des brebis Mérinos d'Arles sont cycliques en avril avec des niveaux d'héritabilité et de répétabilité consistants (0,20 et 0,30, respectivement).

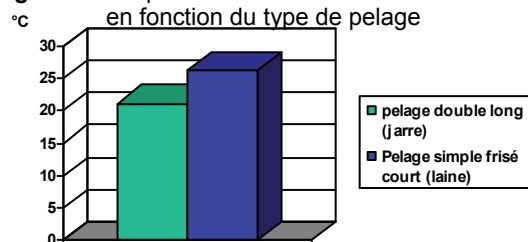
L'hypothèse d'un gène majeur contrôlant l'activité ovulatoire au printemps a été évoquée par Pelletier *et al.* (2000) au sujet du gène du récepteur de la mélatonine. Une étude suivante confirmait un effet entre races mais pas intra-race Ile de France (Hernandez *et al.*, 2005). Les larges différences observées entre la race Texel saisonnée et la race Mérinos d'Arles peu saisonnée (Maton *et al.*, 2010) permettent par croisement de ces 2 races de projeter un dispositif de détection de QTL sur ce caractère. La prédiction génomique serait bénéfique car le phénotype est malaisé à collecter.

2.2. L'EFFET PROTECTEUR DE LA TOISON

La survie de l'agneau a été étudiée en fonction du type de toison au domaine de la Fage. Les toisons poilues longues des agneaux Romanov révèlent beaucoup plus protectrices que les toisons laineuses courtes des agneaux Lacaune: viabilité à 2 jours de 97 % contre 83 % respectivement (Jacquin *et al.*, 2002). En race Romane, les toisons poilues longues se révèlent plus protectrices que les toisons laineuses courtes: viabilité à 2 jours de 93 % des agneaux contre 89 % respectivement avec une héritabilité élevée du type de toison à la naissance 0,58 (Allain *et al.*, 2010a).

La protection semble liée au maintien par l'agneau de sa température de surface de la toison, mesurée quelques heures après la naissance à l'aide d'un thermomètre radiatif (à infra-rouge): 21,2 °C pour les agneaux jarreux (poilus) contre 26,3 °C pour les agneaux laineux (figure 1). Cette différence traduit à température interne comparable une meilleure disposition de l'agneau jarreux à maintenir sa température corporelle, prévenant ainsi la déperdition de calories dans le milieu et lui procurant une meilleure résistance aux variations climatiques (Allain *et al.*, 2010b).

Figure 1 : température de surface de la toison des agneaux en fonction du type de pelage



2.3. LA RÉSISTANCE AU STRESS CLIMATIQUE

Le caractère d'adaptation au stress climatique a été étudié entre races et entre systèmes d'élevage. Une expérience pour mesurer l'adaptation à la transhumance a été menée en mesurant en chambres respiratoires la production de chaleur

de lots de 4 brebis face à des conditions simulées (calme, vent, pluie et vent). Les résultats ont montré que les brebis de races locales (alpines) Mérinos d'Arles et Préalpes perdaient moins de chaleur que les brebis Ile-de-France (Hocquette *et al*, 1992). Les Mérinos supportaient mieux le climat humide & venté grâce probablement à leur meilleure couverture du corps par la toison.

Au Moyen-Orient, Hamadeh *et al* (1997) a montré que des brebis Awassi conduites de manière extensive avaient des niveaux de rythme respiratoire, de température rectale et de thyroxine circulante plus faibles que celles conduites de manière intensive. Turner (1984) a montré en bovin le caractère héritable de la température rectale ($h^2 = 0,33$) comme prédicteur de la tolérance à la chaleur. Des travaux sont en cours dans d'autres espèces, y compris non ruminantes.

2.4. L'ETAT CORPOREL

L'aptitude de l'animal à mobiliser et à reconstituer ses réserves corporelles lipidiques est un facteur majeur de l'adaptation de la mère à des aléas nutritionnels caractéristiques de certains milieux difficiles (Gibon *et al*, 1985).

Des données individuelles de Notations d'Etat Corporel de brebis sont collectées sur le troupeau de la Fage selon la méthode de Russell *et al* (1969) à 5 moments de la campagne : à la lutte en novembre, à mi-gestation en janvier, à l'agnelage en avril, au sevrage en juin, et début septembre. Cette notation sert à piloter l'alimentation du troupeau et si nécessaire des compléments alimentaires sont apportés sur tout ou partie du troupeau. L'analyse d'un important corps de données d'Etat Corporel ainsi que de poids vifs est en cours pour préciser des phénotypes pertinents sur la campagne de production voire sur la carrière de la brebis. La recherche de phénotypes plus fins des capacités à mobiliser et peut-être surtout à reconstituer les réserves corporelles est aussi à l'étude.

3. ADAPTATION PAR L'AMELIORATION DE LA SURVIE

3.1. LES RESISTANCES AUX MALADIES

Les milieux difficiles et notamment les milieux chauds et humides sont favorables aux pathogènes. L'aptitude génétique à résister aux maladies est l'une des voies de maîtrise des risques pathologiques. Son déterminisme génétique a été mis en évidence en ovin pour plusieurs pathologies majeures telles que le parasitisme gastro-intestinal (Woolaston *et al*, 1991), la tremblante (Hunter *et al*, 1993) et les mammites (Rupp *et al*, 2002).

Concernant la résistance aux nématodes parasites, la sélection de béliers mesurés pour l'excrétion d'oeufs de nématode après épreuve naturelle par le pâturage d'une prairie naturellement infestée a été mise en place en Australie (Eady *et al*, 1992), Nouvelle Zélande, Afrique du Sud & Royaume-Uni. L'épreuve naturelle possède l'inconvénient d'être soumise aux aléas climatiques. La convergence de résultats entre épreuve naturelle et épreuve contrôlée (corrélation génétique=0,87) a été montrée par Gruner *et al* (2003a). La faisabilité de cette sélection est actuellement testée dans 4 schémas de sélection français, 2 en épreuve naturelle et 2 en épreuve contrôlée.

La perspective d'une sélection alternative en utilisant des outils génomiques est espérée au moyen d'un dispositif de détection de QTL de l'excrétion après épreuve contrôlée chez des agneaux backcross Black Belly x Romane (Gruner *et al*, 2003b). Des analyses basées sur des marqueurs microsatellites (Moreno *et al*, 2006) ou SNP (Sallé *et al*, 2010) ont permis d'identifier des QTL. L'identification de gènes d'intérêt dans ces zones QTL fait actuellement l'objet d'une cartographie fine.

Concernant la résistance génétique aux maladies infectieuses, les exemples de la résistance à la tremblante et

de la résistance aux mammites ouvrent des perspectives pour d'autres maladies prégnantes en milieu difficile telles que le piétin ou la paratuberculose. Ainsi la sélection pour la résistance à la tremblante basée sur la sélection de l'allèle de résistance ARR au gène PrP au moyen d'un génotypage (Amigues *et al*, 2000) a permis d'élever très significativement le niveau de résistance des bases de sélection des races ovines françaises vis-à-vis de la tremblante du mouton (Sidani *et al*, 2010). Pour les béliers actifs, l'augmentation de la fréquence de l'allèle ARR a été en moyenne de 30% pour les races laitières et de 45% pour les races allaitantes.

La sélection pour améliorer la résistance aux mammites basée sur des comptages de cellules somatiques (CCS) du lait a été mise en place en 2003 en race Lacaune Lait (Rupp *et al*). Une sélection divergente menée sur le troupeau expérimental de la Fage a montré que cette sélection sur les CCS tendait à diminuer la prévalence des infections intramammaires, le nombre de cas cliniques et le nombre moyen de cellules somatiques (Rupp *et al*, 2009). En production allaitante les atteintes de la mamelle figurent parmi les principales causes de réforme. Parmi ces atteintes les cas de mammites sont souvent cités.

3.2. LE COMPORTEMENT ANIMAL

Le comportement de l'animal est étudié sous ses 3 aspects de comportement maternel, comportement social et relation homme-animal. La valorisation de milieux difficiles ainsi que l'agrandissement des troupeaux et la diminution de la main d'œuvre convergent vers la recherche d'animaux à bonne protection maternelle, aptes aux apprentissages, sociables envers leurs congénères et moins réactifs à l'homme.

Au domaine de la Fage où le troupeau allaitant est conduit en plein air intégral sur des parcours de causses, des travaux ont été menés en 2 étapes : une 1ère étape en comparaison de races et une 2nde étape intra-race.

3.2.1. Comportement animal : comparaison de races

Des tests ont été pratiqués pendant 5 années sur des brebis & agneaux de races Romanov, Lacaune, F1 Romanov x Lacaune, F1 Lacaune x Romanov, agneaux purs ou croisés Berrichons. 1347 agneaux sevrés représentant ces 8 types génétiques ont été testés individuellement pour la nouveauté, le contact avec l'homme et l'isolement par rapport au troupeau (isolement social).

Les tests ont généré plus de trente de variables comportementales. Par Analyse en Composantes Principales, 10 variables synthétiques ont été construites pour exprimer la réactivité sociale (stratégie active vs passive notamment), l'activité exploratoire et la réactivité à l'homme. Les agneaux croisés Berrichon se sont montrés plus actifs que les agneaux de race pure ou F1 (par exemple en terme de bêlements hauts, de déplacements ou de tentatives d'échappement). Les agneaux Romanov ont présenté des réponses comportementales plus passives que les Lacaune et les croisés (en terme de bêlements bas et de postures de vigilance).

Les effets génétiques directs additifs ont expliqué l'essentiel des variations alors que les effets maternels ou les effets d'hétérosis furent rarement significatifs. Les vocalisations en réaction à l'isolement (bêlements hauts) ont montré le plus fort coefficient d'héritabilité 0,48 (Boissy *et al*, 2005). Cette approche exploratoire entre races a été poursuivie par une approche intra-race pour déterminer les effets génétiques, préalable à toute démarche de sélection.

3.2.2. Comportement animal: approche intra-race

A l'issue de la 1ère étape, les brebis du troupeau ont été remplacées par des brebis Romane (Berrichon x Romanov, ex-INRA401) en suivant un croisement d'absorption par des béliers Romane avec les brebis F1 Lacaune x Romanov. Les variables comportementales non significatives à la 1ère étape ont été écartées, simplifiant d'autant les tests. Deux tests standardisés ont été pratiqués au sevrage : le test du couloir

et le test du manège. Le dispositif du 1^{er} est constitué d'un couloir (2m x 7 m) clos par des panneaux pleins. L'épreuve se déroule en trois phases : union (présence de congénères familiers placés derrière une grille), isolement (retrait visuel des congénères), et conflit entre l'attraction pour les congénères présents derrière la grille et l'évitement d'un homme immobile placé devant la grille.

Le dispositif du « manège ». est composé d'un circuit fermé rectangulaire (4,5 m x 7,5 m). L'épreuve se déroule également en trois phases : isolement, approche continue d'un homme se déplaçant à vitesse constante, et exposition à la présence d'un homme immobile.

Huit variables synthétiques ont été identifiées. Dans une première analyse, Boissy *et al* (2007) a estimé les effets génétiques à partir des mesures réalisées sur 3 campagnes d'agnelage concernant 1111 agneaux issus de 15 pères. Les coefficients d'héritabilité estimés varient de 0,04 (attraction sociale) à 0,41 (bêlements hauts après isolement), la réactivité à l'homme étant intermédiaire avec 0,29. Des corrélations génétiques positives ont été trouvées entre caractères de comportement. Des corrélations génétiques faibles ont été trouvées avec les caractères de croissance et d'aptitudes bouchères.

Une étude de l'interaction Génotype-Milieu est rendue possible par l'utilisation des mêmes pères à la Fage et à la Sapinière (Cher) en milieu favorable avec élevage en bergerie et des périodes de pâturage. Les résultats de la 1^{ère} année de comparaison montrent une faible interaction, le classement des pères étant similaire dans les 2 milieux pour 6 des 8 variables.

Outre l'approche polygénique et l'approche Génotype-Milieu, le protocole en cours comprend un dispositif de détection de QTL. La primo-détection avec 72 marqueurs microsatellites sur 4 familles comportant 361 agneaux a conduit à 7 QTL sur 6 chromosomes pour 5 caractères comportementaux (Boissy *et al*, 2007). Depuis 9 familles comportant 950 agneaux ont été génotypées avec la puce pan-génomique OvineSNP50 (Moreno *et al*, 2009), la détection de QTL est en cours.

L'application de tests comportementaux simplifiés visant à sélectionner des ovins peu réactifs à l'homme est à l'essai dans la station de béliers de la race Causses du Lot.

CONCLUSION

La première approche (globale) permet de mettre en oeuvre une démarche efficace d'amélioration génétique en milieux difficiles. La sélection de caractères d'adaptation en particulier aux milieux difficiles est sur le point de débiter pour des caractères tels que la résistance au parasitisme et le comportement réactivité à l'homme. Les approches génomiques sont un espoir pour faciliter la sélection de ces caractères d'adaptation plutôt difficiles à mesurer, même si des données phénotypiques conséquentes resteront nécessaires pour valider durablement les prédictions.

Remerciements aux agents des Unités Expérimentales Ovines de la Fage (Larzac), du Merle (Salon de Provence) et de la Sapinière (Bourges).

Allain D, Foulquié D, François D., Pena B., Aufran P., Bibé B., Bouix J. (2010) Proc. 9th WCGALP CD Communications_0348_PP2-177

Allain D, Foulquié D, François D., Pena B., Aufran P., Bibé B., Bouix J. (2010) Proc. 8th World merino conference. Com no 5-16 D Allain.pdf

Amigues Y., Mériaux J.C., Boscher M.Y. (2000) Product.

Animales Hors-Série Génétique Moléculaire 203-210

Bibé B., Vissac B. (1979) In : Utilisation par les Ruminants des pâturages d'altitude et parcours méditerranéens, INRA Editions, 481-491

Bodin L., Bolet G., Garcia M., Garreau H., Larzul C., David I., (2010), Inra Prod.Anim., 23 (1), 11-22

Boissy A., Bouix J., Orgeur P. et al. (2005). Genet Sel Evol , 37 : 381-401

Boissy A., Ligout S., Foulquié D. et al. (2007) Renc. Recherches Ruminants, 14 : 301-304

Bougler J., Bibé B., Verrier E. (1988) AFZ session d'hiver 09/11/1988

Bouix J. (1992) Productions Animales Hors-Série Génétique Quantitative 185-195

Bouix J, Jacquin M, Foulquié D. et al (2002). Proc. 7th WCGALP 29 : 441-444

Eady SJ, Woolaston RR. (1992). In: Proceedings of the 10th Conference of the AAABG.

Gibon A., Dedieu B., Theriez M., (1985) In: INRA-ITOVIC Eds, 10^e Journées Rech. Ovine et Caprine, 178-212.

Gruner L, Bouix J, Vu Tien Khang J (2003a) Genet Sel Evol, 36: 217-242

Gruner L, Aumont G, Getachew T (2003b). Vet. Parasitology 116: 239-249

Hamadeh SK, Moussa Z, Abi Saïd M et al (1997). Options méditerranéennes A-33 : 231-236

Hanocq E, Bodin L, Thimonier J et al (1999). Genet Sel Evol, 31: 77-90

Hernandez X., Bodin L., Chesneau D., et al (2005). Reprod. Nutr. Develop. 45(2): 151-162

Hocquette JF, Vermorel M, Bouix J (1992) Genet Sel Evol,24(2) : 147-169

Hunter N., Goldmann W., Benson G. et al., (1993). J.Gen.Virol. 74 : 1025-1031

Jacquin M., Allain D., Bouix J., Foulquié D., Aufran P., Bibé B, (2002) Proc. 7th WCGALP 32 :379-382

Maton C., Bocquier F., Debus N., Bodin L., Teyssier J. (2010). Renc. Recherches Ruminants, 15

Moreno C.R., Gruner L., Scala A., Mura L., Schibler L., Jacquiet P., François D., Bouix J., Rupp R. (2006). In:

Proc. 8th WCGALP CD Communications No. 15-05

Moreno, C., Servin, B., Faraut, T. et al (2009). Renc. Recherches Ruminants, 16, 420

Notter D.R., Cockett N.E. (2005) Genet Sel Evol 37 Suppl 1: S39-53

Pelletier J, Bodin L, Hanocq E et al (2000). Biol Reprod 62 (4): 1096-1101

Rupp, R., Boichard, D., Barbat, A., et al (2002). Proc. 7th WCGALP. 31: 119-122

Rupp, R., Bergonier, B., Dion, S., et al (2009). J Dairy Sci. 92: 1203-1219.

Rupp R., Lagriffoul G., Astruc J.M., et al (2003). J. Dairy Sci. 86:1476-1481

Russell AJF, Doney J.M., Gunn R.G., (1969), J. Agric. Sci. Camb., 72: 451-454

Sallé G, Jacquiet P, Gruner L et al. (2010) Proc. 9th WCGALP CD Communications_0463

Sidani C, Astruc JM, Baelden M et al. (2010) Proc.9th WCGALP CD Communications_0412

Turner H G, (1984), Anim.Prod 38: 417-427

Woolaston R.R., Windon R.G., Gray G.D., (1991) In: Gray G.D.,Woolaston R.R,Australian. Wool Corp., 1-9