



SÉLECTIONNER LA QUALITÉ DE LA VIANDE DE PORC

Il est utile de rappeler ici qu'un certain nombre de faits rendent difficile l'amélioration génétique de la qualité de la viande, comparée à celle de la *quantité* de viande, chez le porc.

(i) Le vocable " qualité de la viande ", simple en apparence, comporte en réalité de multiples facettes. Il se réfère à un large éventail de caractères tels que les qualités visibles lors de l'achat de la viande fraîche (couleur, exsudat, persillé), la facilité d'utilisation, les qualités sensorielles de la viande cuite (tendreté, jutosité, flaveur), les qualités technologiques de la viande pour divers procédés de transformation, la valeur santé et l'image de produit naturel perçues par les consommateurs [2]. L'accent est mis sur des caractères différents selon les demandes du marché mais, quel que soit le contexte, la même question se pose de façon récurrente : quel(s) caractère(s) de qualité de la viande (par exemple, la perte d'exsudat) ou quel(s) prédicteur(s) de la qualité de la viande (par exemple, le pH mesuré soit 1 heure, soit 24 heures *post mortem*) faut-il inclure parmi les caractères de l'objectif global de sélection ? Il peut d'ailleurs y avoir parfois des situations contradictoires comme, par exemple, l'intérêt de valeurs de pH ultime de la viande plus fortes ou plus faibles selon qu'on considère la fabrication d'un jambon cuit ou d'un jambon sec. Dans ce cas, la recherche d'une valeur optimale, en recourant par exemple à une sélection " canalisante " visant à réduire l'hétérogénéité du caractère, peut être une voie intéressante [3].

(ii) La qualité de la viande n'est pas facile à prédire sur l'animal vivant et donc sur les candidats à la sélection. Il s'ensuit qu'on doit la mesurer sur des collatéraux abattus des candidats, dans les schémas de sélection classique reposant sur des mesures de performances (phénotypes).

(iii) La variabilité génétique additive, c'est-à-dire la part de la variabilité sur laquelle la sélection peut jouer, est faible à modérée

pour les caractères de qualité de la viande, dont l'héritabilité varie de 10 à 30 % [4]. Avec une héritabilité moyenne approchant 50 % — et donc comparable à celle de la teneur en gras de la carcasse — le taux de lipides intramusculaires (LIM) est, de ce point de vue, une exception notable.

(iv) A la différence de la teneur en viande maigre de la carcasse, qui est depuis longtemps le fondement du classement commercial des carcasses de porc, la qualité de la viande n'est pas prise en considération pour ce classement et n'est pas " payée " au producteur. Lui donner une pondération " économique " dans la valeur génétique globale n'est donc pas simple dans le cadre habituel des indices de sélection sur plusieurs caractères, à moins de faire appel à la démarche des gains génétiques désirés.

L'absence d'une réelle incitation venant des abatteurs et transformateurs pour encourager les producteurs à s'intéresser à la qualité de la viande n'a heureusement pas eu de conséquences trop fâcheuses sur les orientations de l'amélioration génétique. Les organisations de sélection porcine ont pris l'initiative de faire des efforts significatifs pour l'amélioration de la qualité de la viande, et ceci à travers : (i) le choix des races ou des lignées composites les plus adaptées dans les plans de croisement, (ii) l'inclusion de caractères de qualité de la viande (le plus souvent, couleur, pH et taux de LIM) dans l'objectif de sélection global, et (iii) la mise en œuvre d'actions spécifiques sur les allèles défavorables de deux gènes majeurs affectant la qualité de la viande, à savoir le gène " halothane " (*HAL*) et le gène " Rendement Napole " (*RN*).

RELATIONS GÉNÉTIQUES AVEC LES AUTRES CARACTÈRES DE PRODUCTION

Une première question qui mérite d'être brièvement abordée ici est la suivante : dans quelle mesure, et comment, la sélection sur les performances de production affecte la qualité de la viande chez le porc ? L'analyse de la bibliographie [4] amène à conclure qu'il existe un antagonisme génétique entre le rap-

port muscle/gras de la carcasse et les caractères de qualité de la viande. Cet antagonisme peut être, en moyenne, qualifié de modéré mais il varie notablement selon les populations et les caractères concernés. Comme la sélection actuelle sur la performance de production porte principalement sur le gain moyen quotidien et l'épaisseur de lard dorsal, on peut l'assimiler à une forme de sélection sur la vitesse de croissance du tissu maigre. L'antagonisme génétique de la qualité de la viande avec ce dernier caractère apparaît plus faible qu'avec la teneur en tissu maigre de la carcasse, comme l'ont montré plusieurs études réalisées dans des populations Large White et Duroc indemnes de l'allèle de la sensibilité à l'halothane [1, 5, 6]. Si l'on considère l'indice de consommation ou l'efficacité alimentaire pour le dépôt de tissu maigre, la situation est sensiblement différente. L'information disponible révèle l'existence de corrélations génétiques assez fortement défavorables ($\pm 0,30-0,40$) entre divers caractères de qualité de la viande et l'efficacité alimentaire [7-10]. Une expérience de sélection divergente sur la consommation alimentaire résiduelle — qui est une mesure de l'efficacité alimentaire " corrigée " pour les différences de vitesse de croissance et de composition tissulaire du gain de poids — est en cours à l'INRA, sur la race Large White [11] : elle indique que les animaux de la lignée " efficace " (c'est-à-dire montrant la plus faible consommation alimentaire résiduelle) donnent une viande dont le pH ultime est plus bas et la couleur plus pâle.

LES GÈNES ACTUELLEMENT CONNUS POUR AFFECTER LA QUALITÉ DE LA VIANDE DE PORC

En matière d'amélioration génétique de la qualité de la viande de porc, deux étapes décisives ont été, ces quinze dernières années, l'identification au niveau moléculaire de deux gènes bialléliques d'un grand intérêt : le gène *HAL/RYRI*, à l'origine du défaut PSE (" *pale, soft, exudative* ") lié à un dysfonctionnement du récepteur à la ryanodine [12], et le gène *RN/PRKAG3*, à l'origine du défaut " viande acide " causé par un excès de glycogène et une forte hausse du potentiel glyco-



lytique dans le muscle [13]. Pour ce dernier gène, des allèles additionnels affectant la qualité de la viande ont été décrits [14]. Le mode d'action et les effets des gènes *HAL* et *RN* sont aujourd'hui très bien documentés [4, 15-18]. En dehors de ces deux gènes majeurs, d'autres exemples de gènes dont le polymorphisme est associé à une variation de la qualité de la viande de porc sont fournis par le gène *HFABP* (" *heart fatty acid-binding protein* "), influençant le taux de LIM [19] et par le gène de la calpastatine (*CAST*), impliqué dans la protéolyse *post mortem* du muscle et influençant de ce fait la tendreté de la viande [20]. Signalons aussi l'identification récente de deux gènes (*IGF2*, *MC4R*) influençant la composition de la carcasse mais n'ayant pas, semble-t-il, d'effet notable sur la qualité de la viande. L'existence de tels gènes majeurs soulève la question de possibles interactions entre gènes, appelées effets d'épistasie [21], ainsi que de possibles interactions génotype x environnement (*G x E*).

Ainsi, des interactions épistatiques significatives entre les gènes *HAL* et *RN* ont été trouvées pour plusieurs caractères de qualité de la viande dans une expérience de " croisement diallèle " (3 génotypes *HAL* x 3 génotypes *RN*) [22]. La plus spectaculaire de ces interactions se traduit par le fait que l'effet défavorable de l'allèle *HALⁿ* sur la perte d'exsudat de la viande fraîche est beaucoup plus marqué chez les porteurs que chez les non porteurs de l'allèle *RN^r*.

Les facteurs de milieu qui sont susceptibles d'être impliqués dans des effets d'interaction *G x E* sur la qualité de la viande sont nombreux et divers : conditions d'élevage, poids d'abattage des animaux, conditions de pré-abattage (durée de la mise à jeun, temps de transport entre l'élevage et l'abattoir, temps d'attente à l'abattoir), conditions d'abattage, durée de la maturation *post mortem* de la viande, température de cuisson des côtelettes ou rôtis, procédé technologique utilisé pour la fabrication de produits carnés transformés,... Par exemple, l'allèle de la sensibilité à l'halothane (*HALⁿ*) affecte plus ou moins défavorablement la qualité de la viande selon la durée de transport entre l'élevage et l'abattoir (l'allongement de la durée de transport atténue l'influence défavorable

de *HALⁿ*) et, dans une moindre mesure, selon le poids d'abattage des porcs.

Pour l'avenir, le bénéfice retiré de l'exploitation de gènes majeurs de qualité de la viande sera d'autant plus grand qu'on aura pris soin de collecter le maximum d'informations sur l'importance des interactions épistatiques et des interactions *G x E*. En particulier, une bonne connaissance de ces interactions pourrait permettre de " construire " un produit terminal dont le génotype représenterait, dans un contexte donné, la combinaison optimale d'allèles pour les gènes concernés. Le fait que le croisement soit la pratique usuelle chez le porc facilite potentiellement cet objectif, en rendant plus aisée l'exploitation des effets de dominance qui prévalent pour certains de ces gènes.

LES " QTL " INFLUENÇANT LA QUALITÉ DE LA VIANDE DE PORC

La publication des premières cartes génétiques du porc, construites à partir de marqueurs " anonymes " de type microsatellites, date du milieu des années 1990. Cette avancée très significative a été suivie par un grand nombre de programmes expérimentaux de détection de QTL (" *Quantitative Trait Locus* "). Comme le sigle QTL peut prêter à confusion et n'est pas à prendre au pied de la lettre, rappelons ici qu'un QTL ne désigne pas un locus connu mais qu'il se définit comme une petite région chromosomique dont il a été montré, par des analyses de liaison entre marqueurs et phénotypes, qu'elle porte (au moins) un locus — non identifié — influençant un caractère donné.

Les programmes de détection de QTL porcins, qui concernent l'ensemble du génome (" *whole-genome scans* "), basés sur 140 à 180 marqueurs régulièrement répartis sur tous les chromosomes ou sont restreints à quelques chromosomes, ont produit une grosse " récolte " de QTL pour la plupart des caractères. Une base de données annotée (*PigQTLdb*) a été récemment développée à l'initiative de l'Université de l'État de l'Iowa aux USA [23] et nous fournit une information régulièrement mise à jour sur l'ensemble des QTL porcins décrits dans la littérature. Cette base de

données recense, à ce jour, pas moins de 1675 QTL, issus de 110 publications et concernant 281 caractères différents (dont certains sont toutefois très proches les uns des autres) [24].

Pour ce qui concerne spécifiquement la qualité de la viande de porc, un bilan publié il y a trois ans [25] mentionnait l'existence de 124 QTL pour 26 caractères différents (pH, couleur, pouvoir de rétention d'eau, taux de LIM, notes de qualité sensorielle lors de tests de dégustation, caractéristiques des fibres musculaires, composition chimique du tissu gras, etc.), les chromosomes 2, 4, 6, 7, 14 et 15 étant les plus " riches " en QTL. Si l'on y ajoute les données des études postérieures à ce bilan (voir par exemple [26-30]), on peut estimer que quelque 150 QTL influençant la qualité de la viande de porc sont aujourd'hui dans le domaine public.

Deux ou trois commentaires additionnels sont à faire pour bien interpréter ce nombre assez impressionnant de QTL. Sans entrer dans le détail de la définition des tests statistiques, il est important de préciser que la base de données *PigQTLdb* contient à la fois les QTL dits " significatifs ", qui répondent au niveau de signification le plus fort (" *genome-wise level* ") et les QTL dits " suggérés ", car répondant à un niveau de signification beaucoup moins exigeant (" *chromosome-wise level* "). L'importance relative de ces deux catégories varie beaucoup selon le caractère : les trois-quarts des QTL affectant le taux de LIM sont " significatifs " alors que très peu des QTL recensés pour la valeur *L** de couleur de la viande relèvent de cette catégorie. Par ailleurs, des QTL trouvés dans des études distinctes comme appartenant à la même petite région chromosomique et influençant le même caractère (ou deux caractères étroitement liés) ont de bonnes chances de correspondre à un seul et même QTL. On peut également signaler que les études récentes basées sur des populations résultant de croisements entre des races améliorées (commerciales) ont permis, semble-t-il, de détecter un nombre de QTL plus faible que les études antérieures basées sur des croisements impliquant des populations peu ou pas améliorées (Porc Chinois Meishan, Porc Ibérique,

Sanglier). Ce fait n'est pas vraiment inattendu (la sélection passée a probablement fixé l'allèle favorable pour certains gènes, qui ne sont plus polymorphes et passent donc " inaperçus " dans les études de détection de QTL), mais il est à prendre en compte dans l'optique des applications ultérieures.

LA SÉLECTION ASSISTÉE PAR MARQUEURS

La suite logique des résultats de détection de QTL est d'utiliser l'information moléculaire correspondante (polymorphismes des marqueurs de QTL) dans une forme ou une autre de sélection assistée par marqueurs (SAM). Des études théoriques ont été conduites pour évaluer, dans une grande variété de situations, le supplément de réponse à la sélection apporté par un programme SAM, par rapport à un programme traditionnel de sélection basée uniquement sur les performances. Ces études convergent pour démontrer l'intérêt de la SAM dans la situation qui est justement rencontrée pour les caractères de qualité de la viande, c'est-à-dire des caractères d'héritabilité faible à modérée et ne s'exprimant pas sur l'animal vivant [31].

À notre connaissance, aucun programme SAM de grande échelle n'a été à ce jour mis en place chez le porc, comme cela se fait en France depuis quelques années dans les trois principales races bovines laitières [32]. Ce programme SAM bovin implique environ 10 000 animaux typés chaque année pour une quarantaine de marqueurs microsatellites situés dans 14 régions chromosomiques dont la taille varie de 5 à 30 centimorgans et qui portent des QTL influençant la production de lait, la composition du lait, la résistance aux mammites ou la fertilité femelle. Revenant au porc, on peut tout de même rappeler qu'à la fin des années 1980, c'est-à-dire avant l'apparition du test moléculaire de génotypage pour le gène *HAL*, une opération de type SAM a été conduite pour éliminer l'allèle de la sensibilité à l'halothane chez le Landrace Français. Le principe de cette opération était de tirer parti des forts " déséquilibres de liaison " existant dans cette population entre le gène *HAL* et deux gènes qui sont proches de lui sur le chromosome 6 et gouvernent les variants génétiques,

déTECTABLES par électrophorèse, des enzymes PHI et 6-PGD [33].

LES QTL : UNE PORTE D'ENTRÉE VERS LES GÈNES ET LA SÉLECTION " ASSISTÉE PAR LES GÈNES "

À partir du stock de QTL disponibles, un objectif ambitieux pour le moyen terme est d'identifier les gènes et les polymorphismes responsables des effets des QTL, le marqueur " ultime " pour l'application de la SAM étant la mutation causale qui est à l'origine du phénotype recherché. On parle parfois de QTN (" *quantitative trait nucleotide* ") pour désigner cette mutation causale. L'expérience accumulée dans la dernière décennie chez les animaux, y compris l'homme et la souris, démontre que l'identification des gènes (et polymorphismes) causaux est une tâche beaucoup plus difficile que la détermination de leur position dans le génome, cette " primo-localisation " restant assez peu précise puisqu'elle couvre généralement 10 à 40 centimorgans, soit 10 à 40 millions de nucléotides. Des centaines, voire des milliers, de QTL sont aujourd'hui cartographiés dans les espèces d'élevage mais nous n'avons jusqu'à présent que très peu d'exemples où la mutation causale sous-jacente a été élucidée [34].

La stratégie permettant " d'arriver au gène " à partir des données de primo-localisation d'un QTL recouvre les trois principales étapes suivantes :

- (i) faire en sorte que la région chromosomique concernée soit aussi petite que possible, la cartographie fine de cette région pouvant être grandement facilitée par la disponibilité de nouveaux types de marqueurs (SNP, voir plus loin);
- (ii) retenir un certain nombre de gènes candidats situés dans cette petite région, les approches de bio-informatique axées sur la génomique comparative entre espèces pouvant aider à avoir des listes plus courtes de candidats;
- (iii) tester d'une manière approfondie quelques gènes considérés a priori comme les meilleurs candidats, le recours aux espèces modèles de laboratoire (par exemple, souris transgéniques " *knock-out* ", chez lesquelles le gène étudié a été invalidé) pouvant avoir un intérêt dans certains cas.

QUELQUES PERSPECTIVES POUR L'AVENIR

Les perspectives en matière d'amélioration génétique de la qualité de la viande dans l'espèce porcine peuvent être rattachées à cinq têtes de chapitre: les deux premières concernent les phénotypes (et donc le cadre de la sélection traditionnelle basée sur des mesures de performances) alors que les trois autres concernent les apports espérés de la génomique.

Évaluation de la qualité de la viande chez l'animal vivant

La mise au point de nouvelles méthodes de prédiction *in vivo* de la qualité de la viande — en dehors des typages moléculaires, réalisables très précocement, pour des gènes ou des marqueurs — permettrait de disposer de critères facilement utilisables par les sélectionneurs porcins. Des équipements basés sur l'analyse d'images obtenues à l'aide d'ultrasons sont, par exemple, en cours d'étude pour estimer le taux de LIM sur le porc vivant [35]. Le recours à des mesures neuroendocriniennes, concernant par exemple la plus ou moins grande sensibilité aux facteurs qui concourent au stress subi par l'animal dans la période précédant l'abattage, pourrait aussi être une approche intéressante [36]. Le développement de techniques précises et peu coûteuses pour la prédiction *in vivo* de la qualité de la viande aura à prendre en compte la question du bien-être animal, qui peut être soulevée par exemple par la pratique de biopsies musculaires.

Intérêt comparé des indicateurs de qualité de la viande

Les priorités de recherche sur la génétique de la qualité de la viande devraient se concentrer sur les attributs de qualité les plus intéressants. Revisiter le classement des indicateurs de qualité en termes de valeur prédictive est, semble-t-il, nécessaire. Prenons l'exemple de la tendreté de la viande de porc, caractère complexe qui est sous la dépendance de nombreux facteurs. La voie privilégiée à l'heure actuelle dans les programmes d'amélioration génétique consiste à exploiter la forte variabilité génétique, " entre races " et " intra race ", du taux de LIM alors que très peu d'attention est portée à la variabilité

génétique de la dégradation *post mortem* des protéines myofibrillaires et, plus généralement, aux mécanismes de protéolyse et de maturation de la viande [37, 38].

Les retombées attendues du séquençage du génome porcin

Un consortium international pour le séquençage du génome du porc a été constitué en 2003 [39] et il est escompté qu'une première version de la séquence complète sera disponible début 2008 [40]. Les retombées de cette nouvelle avancée des recherches de génomique porcine sont potentiellement nombreuses. L'une des plus importantes pour la sélection porcine est sans doute de pouvoir disposer assez rapidement d'une bien meilleure connaissance sur une nouvelle classe de marqueurs génétiques: les polymorphismes mononucléotidiques, couramment appelés SNP (" *single nucleotide polymorphism* "), qui correspondent à des mutations ponctuelles, comme leur nom l'indique. Par rapport aux marqueurs microsatellites utilisés jusqu'ici, on va changer complètement d'échelle dans la densité de marqueurs jalonnant le génome: on s'attend à trouver un marqueur SNP tous les 200 à 500 nucléotides alors qu'un marqueur microsatellite est seulement présent tous les 5000 à 50000 nucléotides. Un autre gros avantage des SNP est que le génotypage est fortement automatisable et donc moins coûteux. D'ores et déjà, plusieurs projets de recherche ciblée de SNP porcins sont en cours. L'un d'eux est conduit au Génoscope d'Evry à l'initiative de l'INRA et porte sur la lecture d'un million de séquences d'ADN provenant de pores de sept races différentes. L'entrée en scène des SNP va permettre de réaliser des travaux de cartographie fine dans les régions portant un QTL et de se " rapprocher " significativement du gène causal, avec de meilleures chances de l'identifier à moyen terme. Mais, à plus court terme, elle va aussi permettre de mettre en évidence des situations de déséquilibres de liaison au niveau de l'ensemble de la population concernée, c'est-à-dire des associations préférentielles entre les allèles du gène causal et les allèles des marqueurs SNP les plus proches, qui sont commodément exploitables à des fins de sélection assistée par marqueurs [41].

Les approches de génomique fonctionnelle

Des techniques nouvelles et à haut débit sont en train d'émerger dans le vaste champ de la post-génomique — avec ses deux étapes: de l'ADN génomique à l'ARN messager (transcription) puis de l'ARN messager à la protéine (traduction) — et elles contribuent à enrichir l'outillage de la recherche en biologie. Les techniques de transcriptomique (étude des ARN messagers ou transcrits) offrent la possibilité d'étudier en simultanée les changements de l'expression d'un très grand nombre de gènes et, par exemple, de réaliser une analyse différentielle du transcriptome musculaire dans différentes situations en utilisant des puces, construites à partir de collections d'ADN complémentaires ou de répertoires d'oligonucléotides, permettant d'évaluer l'expression de 20000 ou 25000 gènes [42]. Les techniques de protéomique permettent, quant à elles, d'étudier par exemple l'ensemble des protéines (ou protéome) du tissu musculaire à des stades successifs de développement ou au cours de la maturation *post mortem*. La démarche connue sous le nom de " génomique génétique " [43] combine en quelque sorte l'approche de génomique fonctionnelle et la méthodologie classique de détection de QTL par analyse de liaison: elle consiste à traiter les niveaux d'expression des gènes comme des caractères quantitatifs pour identifier des QTL (appelés eQTL pour "*expression-QTL* ") influençant l'expression des gènes.

Sur un plan plus général, il est légitime d'attendre de la génomique fonctionnelle qu'elle nous apporte une compréhension plus " intime " des mécanismes physiologiques et physiopathologiques qui sous-tendent les phénotypes, avec l'espoir qu'elle nous procure une vision renouvelée sur la façon d'approcher le déterminisme génétique de ces phénotypes. Les techniques de microdissection laser, apparues à la fin des années 1990 et permettant de réaliser des analyses moléculaires (au niveau de l'ADN, de l'ARN ou de la protéine) sur des compartiments tissulaires ou sur des cellules, pourraient sensiblement renforcer la puissance d'investigation des techniques en " omique " (transcriptomique, protéomique,...).

La " quête " des gènes

Bien que le travail d'identification de nouveaux gènes n'ait progressé jusqu'ici qu'à un rythme assez lent chez les animaux d'élevage, la génomique est une discipline en constante et rapide évolution et on peut raisonnablement penser, au vu de ce qui a été dit précédemment, que les découvertes dans ce domaine vont s'accélérer dans les années qui viennent. Il importe cependant de prendre conscience de l'ampleur et de la difficulté de la tâche. Le déterminisme génétique des phénotypes animaux est souvent beaucoup plus compliqué qu'on avait pu le penser à l'origine. Pour prendre un seul exemple, les résultats récents concernant deux phénotypes extrêmes de développement musculaire chez le mouton — le caractère " callipyge " et l'hypertrrophie musculaire " Texel Belge " — illustrent la grande complexité de certains modes de déterminisme héréditaire avec des rôles importants joués par des facteurs tels que l'empreinte gamétique, la régulation des gènes par des micro-ARN ou la structure de la chromatine [44, 45].

Ceci doit nous inciter à une certaine prudence quant à notre capacité à élucider rapidement et complètement les mécanismes intimes, génétiques ou épigénétiques, qui gouvernent les phénotypes des animaux de ferme, puis à intégrer tout ou partie de ces nouvelles connaissances dans les programmes d'amélioration génétique. Il reste difficile de prédire si la sélection animale sera un jour " 100 % moléculaire ". On peut penser que la combinaison — dans des proportions équilibrées mais sans doute évolutives au fil du temps — des informations phénotypiques traditionnelles et des informations moléculaires sera, pour au moins une décennie, la voie empruntée pour l'amélioration génétique de la qualité de la viande fraîche et des produits carnés transformés chez le porc.



Science et
Technique



- [1] TRIBOUT T., CARITEZ J. C., GOGUE J., GRUAND J., et al., 2004. Estimation, par utilisation de semence congelée, du progrès génétique réalisé en France entre 1977 et 1998 dans la race porcine Large White: résultats pour quelques caractères de production et de qualité des tissus gras et maigres. *Journées Rech. Porcine*, 36, 275-282.
- [2] MONIN G., SELLIER P., BONNEAU M., 1998. Trente ans d'évolution de la notion de qualité de la carcasse et de la viande de porc. *Journées Rech. Porcine*, 30, 13-27.
- [3] LARZUL C., LE ROY P., TRIBOUT T., GOGUE J., SANCRISTOBAL M., 2006. La sélection canalisante sur le pH ultime: conséquences sur la qualité de la viande. *Journées Rech. Porcine*, 38, 105-110.
- [4] SELLIER P., 1998. Genetics of meat and carcass traits. In: M.F. Rothschild & A. Ruvinisky (Eds), *The Genetics of the Pig*, CAB International, Wallingford, UK, pp. 463-510.
- [5] CAMERON N. D., NUTE G. R., BROWN S. N., ENSER M., WOOD J. D., 1999. Meat quality of Large White pig genotypes selected for components of efficient lean growth. *Anim. Sci.*, 68, 115-127.
- [6] SUZUKI K., IRIE M., KADOWAKI H., SHIBATA T., KUMAGAI M., NISHIDA A., 2005. Genetic parameter estimates of meat quality traits in Duroc pigs selected for average daily gain, longissimus muscle area, backfat thickness, and intramuscular fat content. *J. Anim. Sci.*, 83, 2058-2065.
- [7] DE VRIES A. G., VAN DER WAL P. G., LONG T., EIKELBOOM G., MERKS J. M. W., 1994. Genetic parameters of pork quality and production traits in Yorkshire populations. *Livest. Prod. Sci.*, 40, 277-289.
- [8] HERMESCH S., LUXFORD B. G., GRASER H. U., 2000. Genetic parameters for lean meat yield, meat quality, reproduction and feed efficiency traits for Australian pigs. 2. Genetic relationships between production, carcass and meat quality traits. *Livest. Prod. Sci.*, 65, 249-259.
- [9] TRIBOUT T., BIDANEL J. P., 2000. Genetic parameters of meat quality traits recorded on Large White and French Landrace station-tested pigs in France. In: C. Wenk, J. A. Fernandez & M. Dupuis (Ed.), *Quality of Meat and Fat in Pigs as Affected by Genetics and Nutrition*, Wageningen Pers, Wageningen, NL, pp. 37-41.
- [10] LONERGAN S. M., HUFF-LONERGAN E., ROWE L. J., KUHLEERS D. L., JUNGST S. B., 2001. Selection for lean growth efficiency in Duroc pigs influences pork quality. *J. Anim. Sci.*, 79, 2075-2085.
- [11] GILBERT H., BIDANEL J. P., GRUAND J., CARITEZ J. C., BILLON Y., GUILLOUET P., NOBLET J., SELLIER P., 2006. Genetic parameters and responses to divergent selection for residual feed intake in the growing pig. *CD Rom 8th World Cong. Genet. Appl. Livest. Prod.*, Belo Horizonte, Brazil, communication 14-7.
- [12] FUJII J., OTSU K., ZORZATO F., DE LEON S., KHANNA V. K., WEILER J. E., O'BRIEN P. J., MACLENNAN D. H., 1991. Identification of a mutation in porcine ryanodine receptor associated with malignant hyperthermia. *Science*, 253, 448-451.
- [13] MILAN D., JEON J. T., LOOFT C., AMARGER V., et al., 2000. A mutation in PRKAG3 associated with excess glycogen content in pig skeletal muscle. *Science*, 288, 1248-1251.
- [14] CIOBANU D. C., BASTIAANSEN J., MALEK M., HELM J., WOOLLARD J., PLASTOW G. S., ROTHSCHILD M. F., 2001. Evidence for new alleles in the protein kinase AMP-activated, subunit gene associated with low glycogen content in pig skeletal muscle and improved meat quality. *Genetics*, 159, 1151-1162.
- [15] LARZUL C., LE ROY P., GUEBLEZ R., TALMANT A., GOGUE J., SELLIER P., MONIN G., 1997. Effect of halothane genotype (NN, Nn, nn) on growth, carcass and meat quality traits of pigs slaughtered at 95 or 125 kg live weight. *J. Anim. Breed. Genet.*, 114, 309-320.
- [16] MONIN G., LARZUL C., LE ROY P., CULIOLI J., MOUROT J., ROUSSET-AKRIM S., TALMANT A., TOURAILLE C., SELLIER P., 1999. Effects of the halothane genotype and slaughter weight on texture of pork. *J. Anim. Sci.*, 77, 408-415.
- [17] LEBRET B., LE ROY P., MONIN G., LEFAUCHEUR L., CARITEZ J. C., TALMANT A., ELSEN J. M., SELLIER P., 1999. Influence of the three RN genotypes on chemical composition, enzyme activities, and myofiber characteristics of porcine skeletal muscle. *J. Anim. Sci.*, 77, 1482-1489.
- [18] LE ROY P., ELSEN J. M., CARITEZ J. C., TALMANT A., JUIN H., SELLIER P., MONIN G., 2000. Comparison between the three porcine RN genotypes for growth, carcass composition and meat quality traits. *Genet. Sel. Evol.*, 32, 165-186.
- [19] GERBENS F., VAN ERP A. J. M., HARDERS F. L., VERBURG F. J., MEUWISSEN T. H. E., VEERKAMP J. H., TE PAS M. F. W., 1999. Effects of genetic variants of the heart fatty acid-binding protein gene on intramuscular fat and performance traits in pigs. *J. Anim. Sci.*, 77, 846-852.
- [20] CIOBANU D. C., BASTIAANSEN J. W. M., LONERGAN S. M., THOMSEN H., DEKKERS J. C. M., PLASTOW G. S., ROTHSCHILD M. F., 2004. New alleles in calpastatin gene are associated with meat quality traits in pigs. *J. Anim. Sci.*, 82, 2829-2839.
- [21] CARLBORG O., HALEY C. S., 2004. Epistasis: too often neglected in complex trait studies? *Nature Rev. Genet.*, 5, 618-625.
- [22] LE ROY P., MORENO C., ELSEN J. M., CARITEZ J. C., et al., 2000. Interactive effects of the HAL and RN major genes on carcass quality traits: preliminary results. In: C. Wenk, J. A. Fernandez & M. Dupuis, *Quality of Meat and Fat as Affected by Genetics and Nutrition*, Wageningen Pers, Wageningen, NL, pp. 139-142.
- [23] HU Z. L., DRACHEVA S., JANG W., MAGLOTT D., BASTIAANSEN J., ROTHSCHILD M. F., REEY J. M., 2005. A QTL resource and comparison tool for pigs: PigQTLDB. *Mamm. Genome*, 15, 792-800.
- [24] ROTHSCHILD M. F., HU Z. L., JIANG Z., 2007. Advances in QTL mapping in pigs. *Int. J. Biol. Sci.*, 3, 192-197.
- [25] ROTHSCHILD M. F., BIDANEL J. P., CIOBANU D. C., 2004. Genome analysis of QTL for muscle tissue development and meat quality. In: M. F. W. te Pas, M. E. Everts & H. P. Haagsman (Ed.), *Muscle Development of Livestock Animals*, CABI Publishing, Wallingford, U. K., pp. 247-266.
- [26] GELDERMANN H., MULLER E., MOSER G., REINER G., et al., 2003. Genome-wide linkage and QTL mapping in porcine F2 families generated from Pietrain, Meishan and Wild Boar crosses. *J. Anim. Breed. Genet.*, 120, 363-393.
- [27] THOMSEN H., LEE H. K., ROTHSCHILD M. F., MALEK M., DEKKERS J. C. M., 2004. Characterization of quantitative trait loci for growth and meat quality in a cross between commercial breeds of swine. *J. Anim. Sci.*, 82, 2213-2228.
- [28] ROHRER G. A., THALLMAN R. M., SHACKLEFORD S., WHEELER T., KOOHMARAEI M., 2006. A genome scan for loci affecting pork quality in a Duroc-Landrace F2 population. *Anim. Genet.*, 37, 17-27.
- [29] SANCHEZ M. P., RIQUET J., IANNUCELLI N., GOGUE J., ET AL., 2006. Effects of quantitative trait loci on chromosomes 1, 2, 4 and 7 on growth, carcass, and meat quality traits in backcross Meishan x Large White pigs. *J. Anim. Sci.*, 84, 526-537.
- [30] VAN WIJK H. J., DIBBITS B., BARON E. E., BRINGS A. D., HARLIZIUS B., GROENEN M. A. M., KNOL E. F., BOVENHUIS H., 2006. Identification of quantitative trait loci for carcass composition and pork quality traits in a commercial finishing cross. *J. Anim. Sci.*, 84, 789-799.
- [31] MEUWISSEN T. H. E., GODDARD M. E., 1996. The use of marker haplotypes in animal breeding schemes. *Genet. Sel. Evol.*, 28, 161-176.
- [32] BOICHARD D., FRITZ S., GUILLAUME F., COLLEAU J. J., ROSSIGNOL M. N., BOSCHER M. Y., GAUTIER M., EGGEN A., DRUET T., 2007. Sélection assistée par marqueurs chez les bovins laitiers. In: *Séminaire AGENAE 2007*, 8-9 février 2007, Paris, pp. 9-10.
- [33] SAUGERE D., RUNAVOT J. P., SELLIER P., 1989. Un premier bilan du programme de sélection contre le gène de sensibilité à l'halothane chez le porc Landrace Français. *Journées Rech. Porcine*, 21, 335-344.
- [34] WOMACK J. E., 2005. Advances in livestock genomics: Opening the barn door. *Genome Res.*, 15, 1699-1705.
- [35] NEWCOM D. W., BAAS T. J., LAMPE J. E., 2002. Prediction of intramuscular percentage in live swine using real-time ultrasound. *J. Anim. Sci.*, 80, 3046-3052.
- [36] FOURY A., DEVILLERS N., SANCHEZ M. P., GRIFFON H., LE ROY P., MORMEDE P., 2005. Stress hormones, carcass composition and meat quality in Large White x Duroc pigs. *Meat Sci.*, 69, 703-707.
- [37] WARKUP C., 1997. The development of 'Blueprint' specifications for improved meat quality. *43rd Int. Cong. Meat Sci. Technol.*, Auckland, New Zealand.
- [38] TARRANT P. V., 1998. Some recent advances and future priorities in research for the meat industry. *Meat Sci.*, 49 (Suppl. 1), S1-S16.
- [39] SCHOOK L. B., BEEVER J. E., ROGERS J., HUMPHRAY S., ARCHIBALD A., CHARDON P., MILAN D., ROHRER G., EVERSOLE K., 2005. Swine Genome Sequencing Consortium (SGSC): a strategic roadmap for sequencing the pig genome. *Comp. Funct. Genomics*, 6, 251-255.
- [40] CHEN K., BAXTER T., MUIR W. M., GROENEN M. A., SCHOOK L. B., 2007. Genetic resources, genome mapping and evolutionary genomics of the pig (*Sus scrofa*). *Int. J. Biol. Sci.*, 3, 153-165.
- [41] DU F. X., CLUTTER A. C., LOHUIS M. M., 2007. Characterizing linkage disequilibrium in pig populations. *Int. J. Biol. Sci.*, 3, 166-178.
- [42] TUGGLE C. K., WANG Y., COUTURE L., 2007. Advances in swine transcriptomics. *Int. J. Biol. Sci.*, 3, 132-152.
- [43] JANSEN R. C., NAP J. P., 2001. Genetical genomics: the added value from segregation. *Trends in Genetics*, 17, 388-391.
- [44] CLOP A., MARCQ F., TAKEDA H., PIROTTIN D., et al., 2006. A mutation creating a potential illegitimate microRNA target site in the myostatin gene affects muscularity in sheep. *Nature Genet.*, 38, 813-818.
- [45] MURPHY S. K., NOLAN C. N., HUANG Z., KUCERA K. S., FREKING B. A., SMITH T. P. L., LEYMASTER K. A., WEIDMAN J. R., JIRTLE R. L., 2006. Callipyge mutation affects gene expression in cis: A potential role for chromatin structure. *Genome Res.*, 16, 340-346.