

ETUDE DE LA TRANSLOCATION 1-29 DANS LA POPULATION BOVINE DU SUD-OUEST DE LA FRANCE: CONSEQUENCES ZOOTECHNIQUES

Study of the 1-29 translocation in cattle of France South West;
its consequences

Estudio de la translocación 1-29 en la población bovina del Sudoeste de Francia; consecuencias zootécnicas

G. QUEINNEC *
R. DARRE *
H. M. BERLAND *
J. C. RAYNAUD **

INTRODUCTION

L'organisation de l'amélioration génétique en France a été confiée par la loi aux Centres d'Insémination Artificielle qui, en liaison avec des Instituts Techniques, ont défini en pratique les normes d'agrément des géniteurs. Or les paramètres retenus sont d'ordre zootechnique, économique, ou relatifs à l'absence de maladies contagieuses. Le risque de dissémination de tares génétiques n'a été abordé qu'à travers l'analyse de la descendance.

Des travaux relatifs au diagnostic caryologique du free-martinisme nous ont permis de repérer dans le Sud-Ouest de la France la présence fréquente d'une translocation entre les chromosomes 1 et 29 des animaux de plusieurs races.

Avec l'aide de la COPELISO (Coopérative d'Élevage du Sud-Ouest), puis celle de la Direction des Services Vétérinaires, nous avons entrepris l'analyse systématique du caryotype des géniteurs destinés à l'exportation, puis du cheptel de reproduction dans le périmètre d'activité du groupe d'insémination MIDA-Test.

Nous avons ainsi réalisé plusieurs centaines de caryotypes dont 605 ont été retenus dans cette étude.

INTÉRÊT

La race Blonde d'Aquitaine allie des performances de croissance et de valeur bouchère à d'excellentes qualités d'élevage.

* Laboratoire de Cytogénétique. Ecole Nationale Vétérinaire, Chemin des Capelles, 31076, Toulouse, France (directeur: Prof. G. QUEINNEC).

** Coopérative d'Élevage et d'Insémination Artificielle du Sud-Ouest, Soual, Tarn, France.

La COPELISO a orienté la sélection pour obtenir une souche particulière à hautes performances.

Etant donné que les premières translocations ont été repérées chez des géniteurs à index favorable et excellente conformation à arrière-main rebondi de type culard, on a pu penser à un effet favorable de la translocation sur les performances de boucherie.

Cela expliquerait alors la fréquence de la translocation. Nous avons même soulevé l'hypothèse d'un processus de spéciation avec dérive génétique vers la production accrue de viande, analogue à celle qui a fourni le porc contemporain à partir des anciens modèles européens ou asiatiques.

La commodité d'examen du caryotype permettrait alors de gagner du temps et de l'argent dans le contrôle de la descendance. Mais plusieurs auteurs étrangers ont signalé des effets fâcheux, notamment sur la fertilité, au point que les taureaux transloqués sont refusés à l'importation dans plusieurs pays.

Enfin, en pathologie comparée, des bouleversements du caryotype se manifestent habituellement par des troubles divers de la régulation des divisions cellulaires.

Il a paru nécessaire de contrôler cet espoir et ces craintes pour permettre une meilleure utilisation des géniteurs.

La suite de cette étude résume les observations sur les performances et la fertilité.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les caryotypes ont été effectués à partir de sang total en micro-culture conformément à la technique utilisée en France à partir de celle décrite par DE GROUCHY.

Les lymphocytes de bovins poussent aisément dans le milieu 199 modifié de l'Institut Pasteur, avec adjonction de 30 % de sérum.

Comme substance à action mitotique, nous utilisons la phytohémagglutinine *M*.

Après numération leucocytaire, le sang total ensemence le milieu et le tout est mis 72 heures à l'étuve, puis les mitoses sont bloquées par la colchicine. Le choc hypotonique est obtenu par l'eau distillée et suivi de fixation, étalement, coloration au bleu de Giemsa *R*.

Un décompte précis des mitoses observées est réalisé au microscope, et une photographie d'une mitose type par animal anormal, et 5 par transloqué, sont archivées.

Les positifs servent à l'établissement des caryotypes.

Cette technique est suffisante pour les anomalies numériques et les grosses anomalies structurales comme la translocation 1-29.

Elle ne nous a pas permis d'identifier avec certitude la translocation supplémentaire observée chez le taureau *Tx* ($2N = 58$) et concomitante de la 1-29.

Pour cela nous procédons aux mensurations de segments linéaires de chromosomes, et à la dénaturation ménagée des chromosomes. Nous avons ainsi obtenu des images avec alternance de bandes claires et sombres comme beaucoup d'auteurs en ont publié. Ces images ont pu aussi nous aider à préciser certains appa-

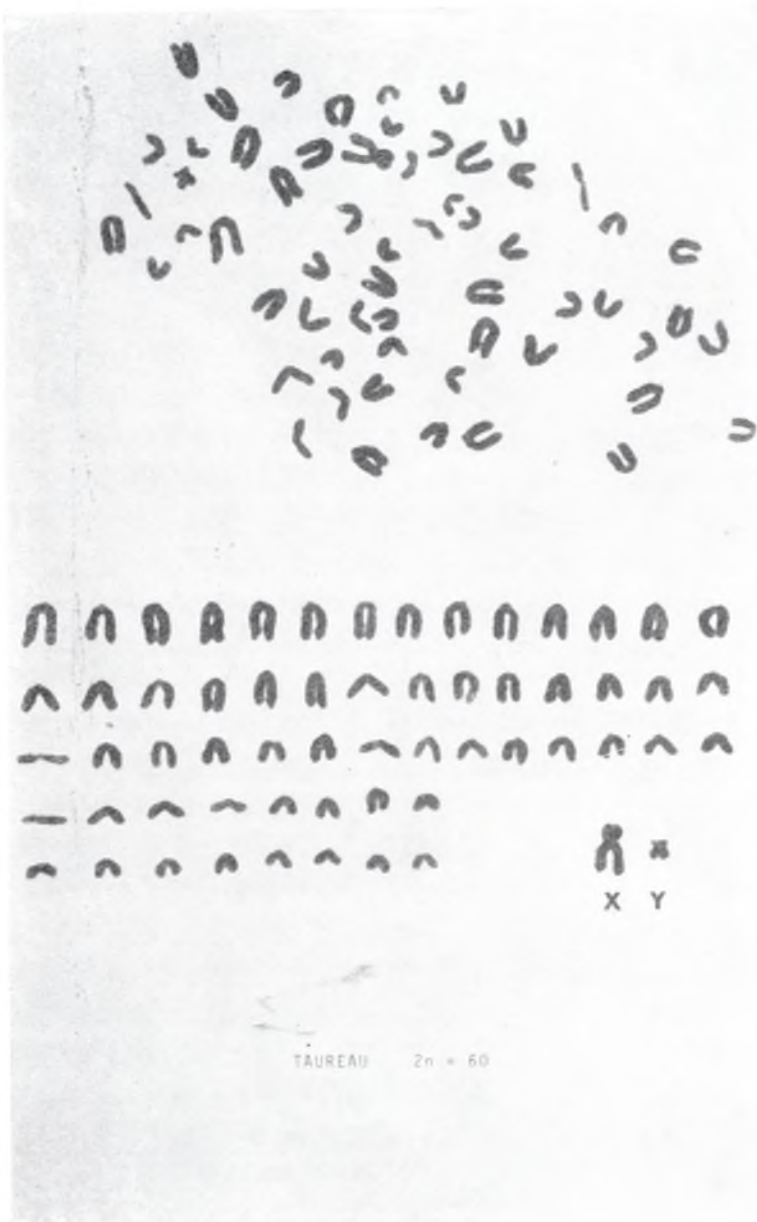
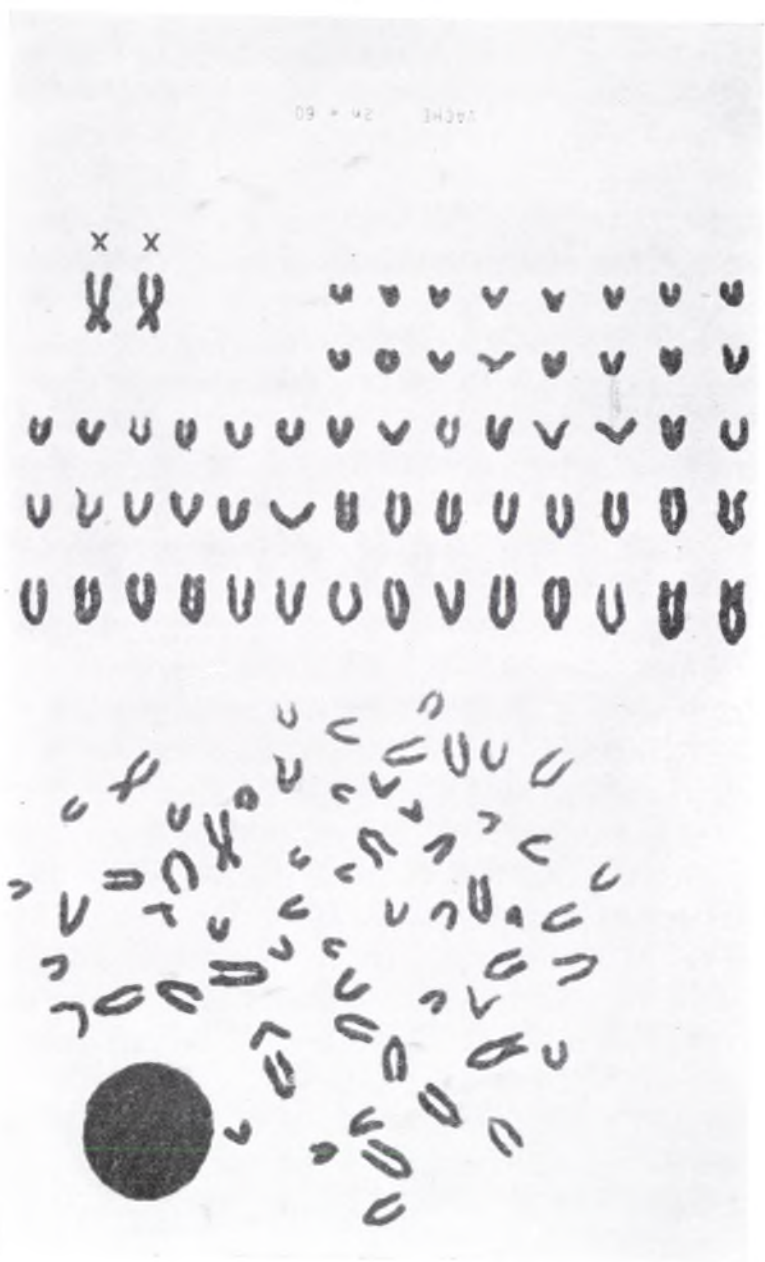


PHOTO 1

PHOTO 2



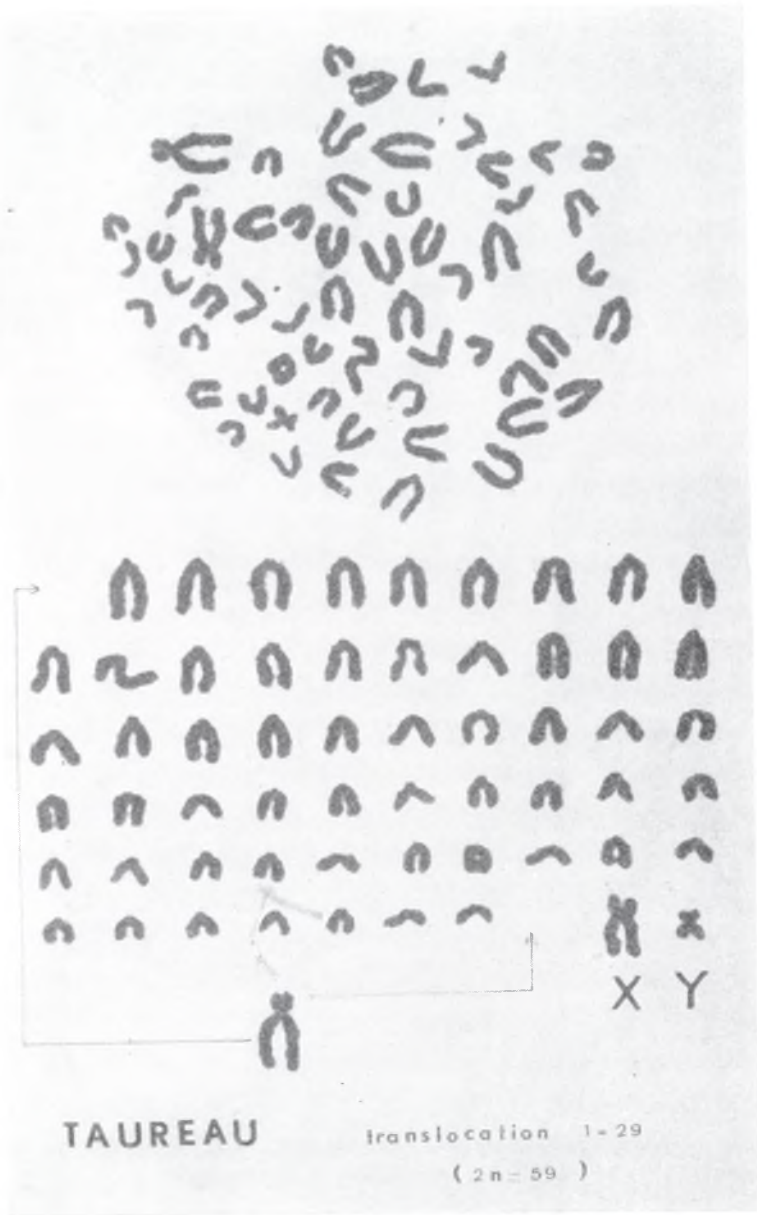
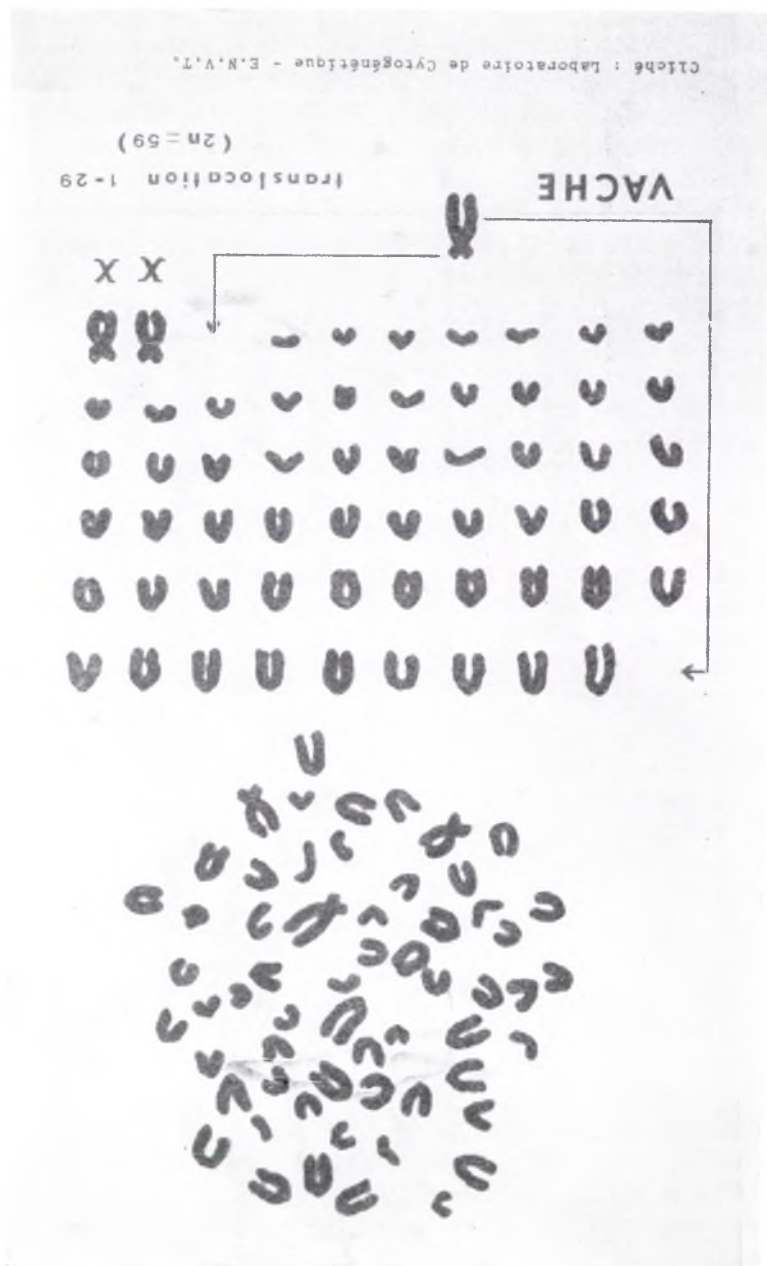


PHOTO 3

PHOTO 4



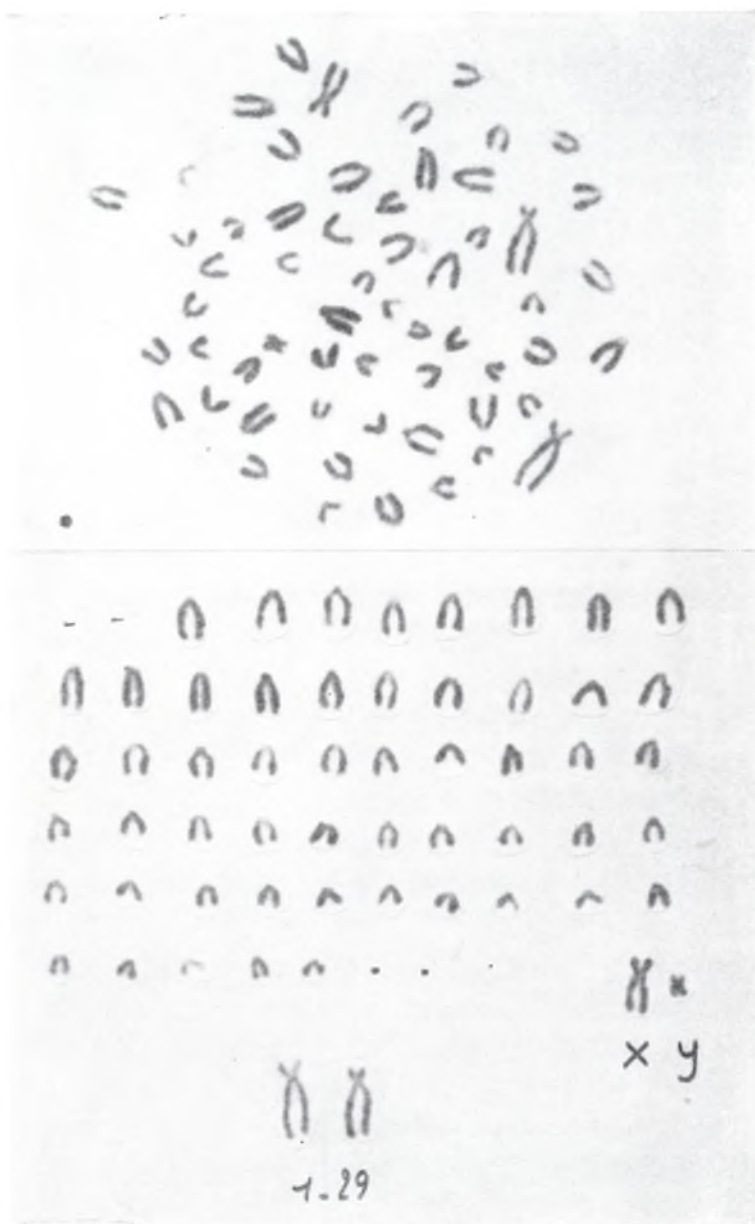


PHOTO 5
Taureau. Double translocation 1-29



PHOTO 6

Vache. Double translocation 1-29



PHOTO 7

Taureau porteur de deux translocations différentes: 1-2 et ? = Tx

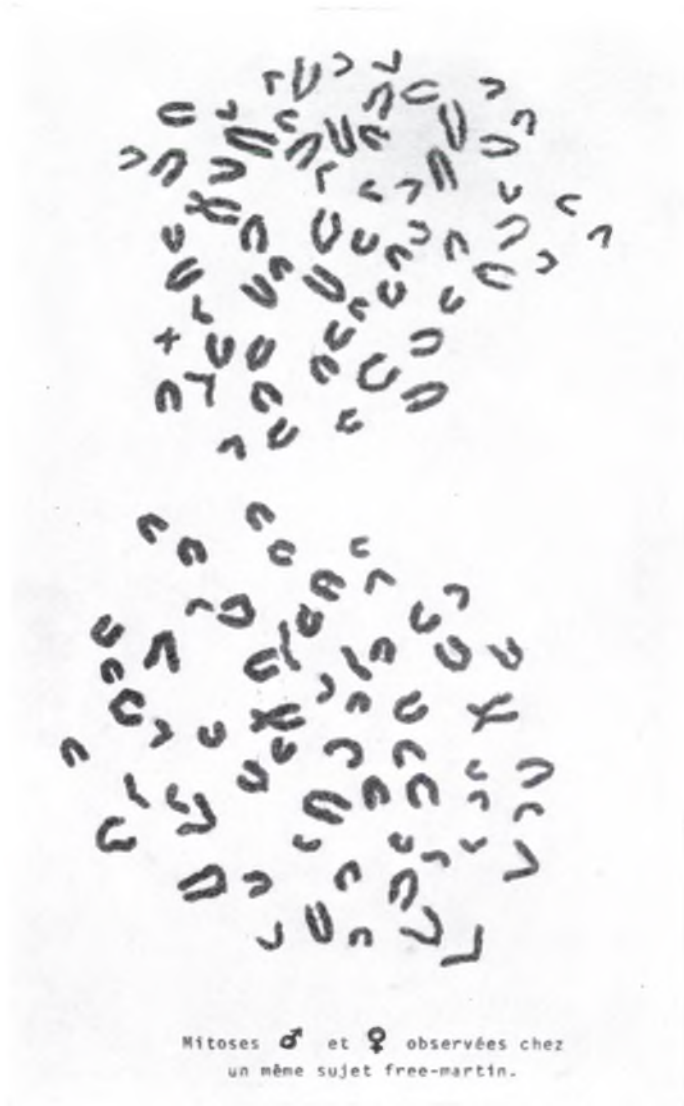


PHOTO 8
Chimerisme leucocytaire traduisant une gémellité hétérosexuée

riements. Malheureusement, quelle que soit la technique utilisée et la clarté fréquente de nos images, nous n'avons pas encore trouvé de méthode à la fois simple, fiable, et surtout répétable, qui nous permettrait de faire passer l'analyse fine en laboratoire de dépistage.

Les photographies jointes donnent les images des mitoses normales, des translocations, et un exemple de dénaturation ménagée (photos 1 à 10).

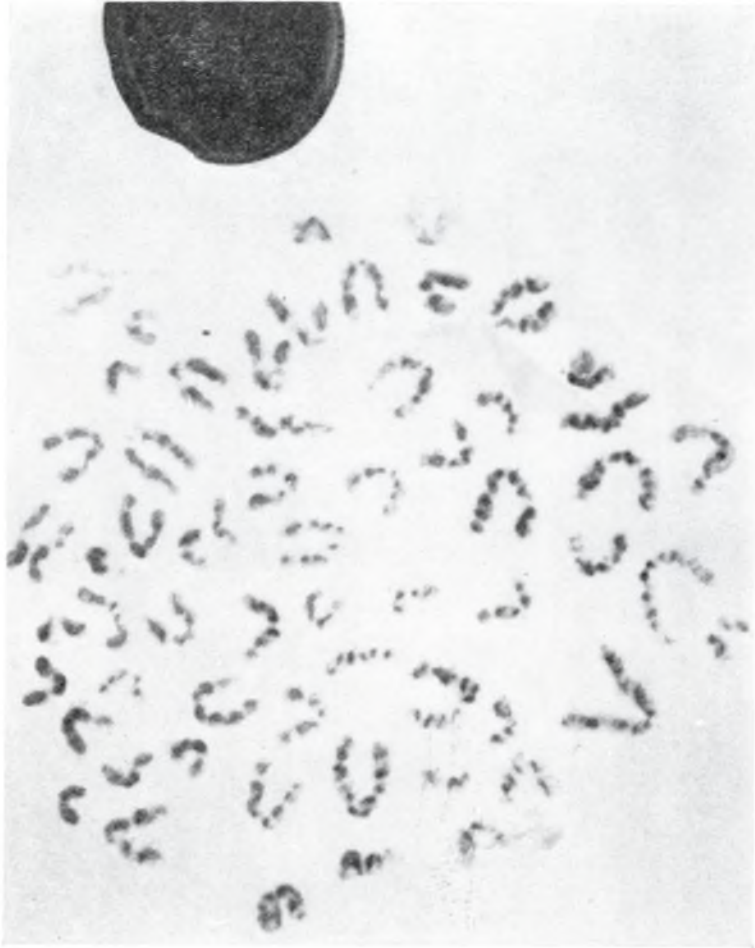


PHOTO 9
Exemple de dénaturation ménagée

RÉSULTATS

Les résultats sont regroupés dans les tableaux I et II.

La fréquence des anomalies dépasse donc 10 % chez les mâles, 14 % chez les femelles.

La répartition apparaît inégale entre les races, mais notre échantillon n'est pas homogène, l'importance locale des diverses races étant très variable.

Pour des raisons de sélection, nous nous sommes d'abord cantonnés aux races Limousine et Blonde d'Aquitaine. Les autres races n'ont été mentionnées que pour mémoire.

En fait, l'aire géographique de cette translocation est très grande, puisque

signalée en Suède par GUSTAVSSON, elle a été retrouvée par nous sur un taurin Kouri des bords du lac Tchad.

Dans la race Limousine, nous avons trouvé 6,07 % de mâles transloqués, mais aucune femelle.

Dans la race Blonde d'Aquitaine, les chiffres sont de 25 % des taureaux, 6 % des femelles.

Chez les mâles, dans deux cas, nous avons trouvé un chimérisme leucocytaire



PHOTO 10

Exemple de dénaturation ménagée

démontrant que le taureau est le mâle d'une paire de jumeaux hétérosexués.

Chez les femelles, deux sujets avaient la même origine. Nous n'avons trouvé la translocation 1-29 à l'état homozygote que chez trois sujets, tous mâles.

Enfin, nous avons récemment trouvé une nouvelle translocation, associée à la 1-29, chez un taureau. L'étude de cette translocation est en cours, et jusqu'à ce que nous ayons identifiés les chromosomes en cause, nous l'appellerons *Tx*.

TABLEAU I
ANOMALIES CHROMOSOMIQUES REPÉRÉES SELON LES RACES

Nombre	Limousine	Blondes	Charolaise	Gascons	FFPN	Holstein	Lim.×Blonde	Bl.×Char.	Souche 93
Normaux	197	130	9	4	19	2	11	15	19
Transloqués 1-29 simple	13	43	—	1	—	—	6	1	6
Transloqués 1-29 double	—	1	—	—	—	—	—	1	1
Translocation 1-29 et une autre F	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Chimérisme cel. ♂ et cel. ♀	—	—	1 (73,3 % cel. ♀)	—	—	—	—	—	1 (85 % cel. ♀)
TOTAL	210	174	10	5	19	2	17	17	28

TOTAL = 482. Transloqués 1-29 simple et double = 74 soit 10,54 %

TABLEAU II
ANOMALIES CHROMOSOMIQUES REPÉRÉES SELON LES RACES

Nombre	Limousine	Blondes	Lim.×Blonde	Lim.×Charol	Lim.×93	Bl.×93	Bl.×Charol.
Normales	21	51	20	6	3	3	1
Translocation simple 1-29	—	3	7	5	1	—	—
Chimérisme cel. à translocation 1-29 et cel. anorm. ...	—	—	—	—	—	—	2
TOTAL	21	54	27	11	4	3	3

TOTAL = 123. Transloquées = 18 soit 14,14 %

INFLUENCE DE LA TRANSLOCATION 1-29 SUR LES PERFORMANCES D'ÉLEVAGE DES MÂLES

Nous avons comparé les résultats des bovins normaux et transloqués, en bloc, par race, par aire géographique, par groupes d'éleveurs, et soumis les résultats à analyse de variance et mesure de la signification des résultats par les tests appropriés à la distribution du caractère.

Cette étude nous a fourni les données suivantes:

CROISSANCE

1. Performances individuelles de croissance des taurillons

Effectifs: 231 ♂ dont 40 transloqués
 Répartition: Limousine 93 dont 6
 Blondes d'Aquitaine 117 dont 27
 Souche 93 27 dont 7

Résultats:

Race	GMQ normal	GMQ 1-29	IC normal	IC 1-29
Limousine... ..	1 233	1 048++	7,93	8,25
Souche 93	1 274	1 359	6,83	6,76
Blonde Aquitaine.	1 382	1 365	6,97	7

Conclusion: La translocation n'exerce pas d'effet marqué sur la croissance ou l'indice de consommation des porteurs. Seul l'échantillon réduit des Limousins donne un écart défavorable et hautement significatif.

2) Performances analysées par lots

Il existe des variations significatives entre lots mais pas d'influence nouvelle de la translocation.

3) Performances comparées des descendants de 2 taureaux transloqués

Les GMQ respectifs des descendants normaux et transloqués de ces 2 taureaux sont 1272/1319 et 1382/1287.

Aucun de ces résultats n'est significatif.

VALEUR BOUCHÈRE

Echantillon: 90 animaux dont 16 transloqués

Répartition: Limousine 52 dont 5
 Souche 93 11 dont 4
 Blondes d'Aquitaine 27 dont 7

Les index de croissance, de conformation, ou de synthèse n'ont pas montré d'écarts imputables à la translocation. Dans les races Blonde et COPELSON les transloqués ont de meilleurs index de conformation, mais les liens de parenté avec de bons géniteurs expliquent mieux cet élément qu'une influence de translocation.

Conclusion: La translocation 1-29 n'a en elle-même aucun effet favorable ou défavorable sur les performances bouchères des porteurs ou de leurs descendants. Les écarts observés ne lui sont pas liés.

PRODUCTION DE SEMENCE

Echantillon: 49 taureaux, dont 32 normaux ayant fourni 1.082 éjaculats et 17 transloqués ayant donné 585 éjaculats.

Données: Laboratoire de contrôle des reproducteurs de Maisons-Alfort. (Directeur, Dr. Vét. PAREZ.)

Calculs: Ecartes moyens pondérés et cumulés d'après VISSAC.

Résultats:

Le sperme des transloqués est un peu plus abondant (+ 0,1 cc) et plus dilué (- 250 000 spermatozoïdes par cc).

Il contient 1 pour 1000 d'anomalies supplémentaires.

La valeur globale des semences est la même.

FÉCONDITÉ DES MALES

Etude: Comparaison par χ^2 des pourcentages de réussite de l'échantillon par rapport à l'ensemble des taureaux de la même race dans les zones MIDA-Test et AQUI-Test.

Données: % de non-retour des vaches en chaleur entre 30 et 60 jours (NR12) et entre 60 et 90 jours (NR23).

Résultats:

1) Race Limousine (4 transloqués)

	Normaux	Transloqués	Signification
I. A. premières	90,622	30,918	
NR 1-2	77,01 %	72,62 %	++
NR 2-3	69,78 à	74,11 à	++
	72,01	72,89	++

La fécondité des transloqués est nettement meilleure mais l'échantillon est trop réduit pour être probant.

2) Race Blonde d'Aquitaine

Les transloqués ont de façon très significative une fécondité inférieure à celle des normaux.

Les écarts sont:

NR 1-2: 78,13 et 74,93
NR 2-3: 70,89/67,31 et 73,73/68,49

3) Souche 93

NR 1-2: 78,89 contre 72,84
NR 2-3: 74,48 contre 67,52

Donc ici aussi très net désavantage pour les transloqués.

4) Résultats globaux dans la zone MIDA-Test

N-R 2-3: Toutes races	70,83 %
Normaux	71,41 %
Transloqués	70,12 % (+++)

Conclusion: La perte de fécondité est de 1,3 % lorsqu'on utilise de la semence de transloqué.

Ce chiffre devrait être intégré aux résultats zootechniques dans l'estimation du progrès génétique au sein de la population.

INFLUENCE SUR LA FERTILITÉ DES FEMELLES

1) Filles de taureaux à caryotype connu

Données: recueillies sur fichiers et enquêtes.

Analyse de variance et test de signification (COCHRAN et test *t*).

Filles de taureaux normaux (FTN) ou transloqués (F = 1-29).

Race Blonde d'Aquitaine

Echantillon variant de 71 à 75 femelles issues de taureaux normaux, selon le critère retenu, et 126 à 153 issues de transloqués:

Deux résultats non significatifs, ceux de l'âge à la fécondation (731 jours chez les FTN et 759 chez les F 1-29), et de l'âge de la lère I.A. (soit 718 jours et 715 jours).

Comme nous avons vu qu'il y a de faibles écarts dans les non-retours en chaleurs, la différence ici peut être attribuée au hasard ou à la conduite de l'élevage.

— Résultats significatifs (seuils 1 % à 5 %)

a) Nombre d'I.A. nécessaires pour une conception:

1,39 pour les FTN, 1,96 pour les F 1-29.

L'indice $\frac{F\ 1-29}{FTN}$ est donc de 141 %.

Cette donnée s'explique par d'autres observations.

b) Ecart en jours de l'intervalle entre la première I. A. et la fécondation:

FTN = 14,1 F 1-29 = 31,2
Indice = 207 %

c) Pourcentage de femelles fécondées à la première I. A.:

FTN = 74,6 F 1-29 = 47,1
Indice = 0,63 %

d) Pourcentage de femelles inséminées 3 fois et plus:

FTN = 9,9 F 1-29 = 24,6
Indice = 250 %

Donc dans cette race, les filles de taureaux transloqués demandent plus d'I. A. pour être fécondées. Or elles n'ont qu'un risque sur deux d'être elles-mêmes transloquées. L'incidence défavorable sur la fertilité qui restait marquée au niveau des mâles soit par leur faible proportion dans le troupeau, soit par un effet bénin sur le spermatozoïde, devient considérable chez les femelles.

Race Limousine

Aucune différence significative n'apparaît entre les deux groupes de femelles, les écarts faibles étant au contraire favorables aux transloqués.

2) Fertilité de femelles à caryotype connu

Données: Troupeau expérimental de la COPELISO, constitué de Limousin, Blond, de leurs métis, et de métis charolais.

Echantillon: 73 vaches, dont 2 jumelles à caryotype non significatif.

Race Blonde d'Aquitaine (12 transloqués)

— Résultats (femelles normales/femelles transloquées)

a) non-significatifs:

Intervalles entre vélages: 382/388 jours.

Pourcentage de femelles fécondées à la première I. A.: 50/65.

Pourcentage de femelles demandant au moins 3 I. A.: 21,3/860.

Age à la première I. A. fécondante: 697/860.

Ces résultats ne plaident pas pour une infertilité liée à la translocation.

b) Significatifs:

Nombre d' I. A. requises pour une conception: 1,95 pour les normales, 1,45 pour les transloqués.

Indice: 0,74.

Age à la première I. A.: 623/771 jours.

Le faible effectif (12) de vaches transloquées ne permet pas de formuler une conclusion rigoureuse.

Il semble toutefois que la translocation ne perturbe pas la fertilité, et qu'elle s'accompagne d'une moindre précocité sexuelle, soit vraie, soit elle-même liée à un modèle différent de conformation incitant à attendre pour effectuer l'insémination.

Race Limousine

Aucune différence probante.

EVALUATION DES AVORTEMENTS PRÉCOCES

BOUE et collaborateurs ont montré la fréquence des anomalies caryotypiques dans les avortements précoces de la femme.

Une part des retours en chaleurs dans l'intervalle 30-60 jours après l'I.A. s'explique certainement par de tels phénomènes.

Les écarts sont ainsi de 6,05 % en Souche 93; ils varient selon la zone étudiée de 0 à 1,86 % en Blonde d'Aquitaine; ils sont de 4,21 % en Limousine.

Seule une étude caryotypique des embryons permettrait de mesurer la fréquence des anomalies et de savoir qu'elle est la part due à la stérilité et celle due aux avortements dans cette baisse d'environ 5 % de la fertilité.

La comparaison des retours en chaleurs entre les intervalles 30-60 jours et 60-90 jours nous fournit aussi un élément d'évaluation, dans la mesure où la plupart de ces retours traduisent un avortement inaperçu.

Les chiffres sont les suivants (COPELSO):

Race	Normaux	Transloqués	Signification
Limousine	5 %	4,73 %	++
Blonde d'Aquitaine.	4,4 %	6,44 %	+
COPELSO... ..	4,41 %	5,3 %	

Pour l'ensemble de la zone MIDA-Test, toutes races réunies, il n'y a pas d'écart significatif.

Seule la race Blonde d'Aquitaine aurait donc à subir un léger accroissement d'avortements précoces associés à la translocation. La source de l'écart peut résider ici dans la structure génétique des femelles.

CONCLUSION

La translocation 1-29 est une anomalie très répandue dans la population bovine du Sud-Ouest de la France et qui fait l'objet d'un dépistage et d'une surveillance de la part des intéressés, en raison de sa dissémination par les géniteurs d'insémination artificielle.

D'abord repérée sur des taureaux à excellente conformation et à index favorables, elle a pu faire penser à un lien de causalité directe ou indirecte avec des paramètres favorables à la production de la viande.

L'examen des résultats ne confirme pas cet espoir. L'association trouvée avec la conformation recherchée dans la race Blonde d'Aquitaine et dans la souche dérivée 93, trouve en fait sa source dans des liens de parenté indépendants de la translocation, comme l'ont montré les études de la COOPELSO.

A la suite des travaux d'auteurs étrangers, dont GUSTAVSSON, et des interdictions de reproduire frappant les transloqués dans plusieurs pays, nous avons redouté un effet négatif induisant diverses manifestations pathologiques et accentuant l'infertilité.

Cette crainte ne s'est vérifiée que dans certaines observations de la race Blonde d'Aquitaine, mais l'examen détaillé des résultats rend peu probable, sans pouvoir l'écartier absolument, l'hypothèse d'une infertilité directement liée à cette translocation. Ainsi il y a des contradictions entre les races et même entre les observations dans une même race.

Il y aurait alors contradiction entre la fréquence élevée de l'anomalie et une certaine infertilité, mais l'organisation de l'amélioration génétique en France, fondée sur l'exclusivité de zones d'insémination, aurait pu expliquer cette contradiction.

Par contre, on n'observe aucun effet défavorable chez les femelles transloquées Blondes du troupeau expérimental, ni chez les Limousines, pas plus que chez les filles de taureau limousin, ou chez les mâles limousins eux-mêmes.

Donc on ne peut pas retenir l'hypothèse d'une infertilité provoquée par la seule translocation 1-29.

Toutefois, dans plusieurs espèces (homme, ovins, souris...) on a constaté une liaison entre certaines translocations et des troubles de la fertilité. L'explication la plus usuelle est celle d'un dérèglement de la méiose fournissant des gamètes, trisomique ou monosomique, chaque fois que le couple non transloqué n'a pas migré dans un même gamète. Dans ce cas, les taux d'infertilité seront déterminés par la probabilité d'avoir cette répartition des chromosomes. Ils pourront donc être assez faibles pour n'être repérés avec certitude que sur des effectifs importants et homogènes, ce qui ne serait pas le cas pour un effet sublétalement direct de la translocation.

En revanche, celle-ci a un net effet défavorable chez les taureaux Blancs ou leurs dérivés COOPELSO, comme chez les femelles Blondes. Cet effet est assez marqué pour conduire à réserver les transloqués au croisement industriel.

Nous ne pouvons pas fournir de réponse explicative absolue à ce phénomène, mais formuler néanmoins une hypothèse pour d'autres recherches.

Les résultats sont souvent, pour plusieurs critères, contradictoires entre les races Limousine et Blonde. Or ces deux races sont génétiquement apparentées, géographiquement et économiquement voisines. Ce qui les distingue, c'est la teinte et surtout la conformation. Celle-ci se rapproche souvent du modèle culard chez certains des taureaux Blancs étudiés, ce qui n'est pas le cas chez les Limousins. Le caractère culard aurait pu être importé chez les taureaux porteurs par des géniteurs Charolais, race où il est répandu. Or la translocation 1-29 ne semble pas fréquente dans la race Charolaise, que les animaux soient culards ou non. Par contre elle se rencontre chez la Limousine, sans le caractère culard.

L'association de ces deux éléments semble bien surtout répandue dans certains troupeaux Blonds d'Aquitaine.

Or nous avons montré antérieurement que chez les Blonds le caractère culard pouvait être associé à une fréquence élevée de polysomie dans les cultures lymphocytaires. Donc les caractères responsables du type culard peuvent interférer avec la régulation cellulaire soit directement, soit au moins comme témoins d'un même phénomène régissant les deux éléments.

On peut alors se demander si le côté défavorable de la translocation 1-29 signalé par plusieurs auteurs, retrouvé ici dans la race Blonde, ne serait pas plutôt dû à une liaison fortuite issue d'une communauté d'origine génétique.

Cette association pourrait d'ailleurs varier selon les races, et dans le cas de la race Blonde d'Aquitaine pourrait être le caractère culard.

La 1-29 ne serait dans ce cas qu'un marqueur, un témoin des effets globaux du reste du génotype, souvent favorable pour la conformation, parfois défavorable pour la fertilité.

RESUME

Des examens cytogénétiques systématiques sont réalisés sur les géniteurs destinés à l'exportation et sur les reproducteurs dépendant des centres d'insémination du groupe MIDA-Test.

Ces examens ont entre-autres pour objet la recherche de la translocation 1-29.

L'étude de 605 caryotypes a mis en évidence une variation très importante de la fréquence de cette translocation entre les différentes races étudiées.

Une moindre fertilité a été observée chez certains géniteurs porteurs de la translocation 1-29, néanmoins les résultats sont contradictoires entre races et même au sein d'une même race. Ces résultats ne permettent pas encore d'estimer de manière précise l'incidence réelle de la translocation sur la reproduction, compte tenu du rôle possible joué par d'autres facteurs de variation d'origine génétique.

SUMMARY

Systematic cytogenetic studies are made on breeding cattle destined for exportation and artificial insemination in MIDA-Test group centers.

One of the objectives of these studies is to find the carriers of the 1-29 translocation.

The study of 605 caryotypes has shown an important variation in the frequency of this translocation between the different breeds that have been studied. A lower fertility has been found in some carriers, however, the results are contradictory between breeds and even between members of the same breed. The results do not as yet permit a precise estimation of the real consequence of the 1-29 translocation on reproduction. The possible role of other genetic factors should also be taken into account.

RESUMEN

Exámenes citogenéticos sistemáticos están siendo realizados sobre los reproductores destinados a la exportación y sobre los de los centros de inseminación del grupo MIDA-Test. Se investiga esencialmente la translocación 1-29.

El estudio de 605 cariotipos ha demostrado una variación muy importante en la frecuencia de esta translocación entre las distintas razas estudiadas.

Una fertilidad menor se ha observado en ciertos progenitores portadores de la translocación 1-29; sin embargo, los resultados son contradictorios entre las razas y también dentro de una misma raza. Los resultados no permiten todavía estimar de manera precisa la incidencia efectiva de la translocación sobre la reproducción debido a la acción posible de otros factores de variación de origen genético.

REFERENCES

- DARRÉ, R.; QUÉINNEC, G.; BERLAND, H. M. (1970): Observations sur un cas de nanisme dans la espèce bovine. Etude cytogénétique. *Revue de Médecine Vétérinaire*, 121 (12), 1.115-1.126.
- DARRÉ, R.; QUÉINNEC, G.; BERLAND, H. M. (1972): Diagnostic précoce du free-martinisme et chimérisme leucocytaire des veaux jumeaux hétérosexués. *Reveu de Médecine Vétérinaire*, 123 (1), 17-34.
- DARRÉ, R.; QUÉINNEC, G.; BERLAND, H. M. (1972): La translocation 1-29 des bovins. Etude générale et importance du phénomène dans le Sud-Ouest. *Revue de Médecine Vétérinaire*, 123 (4), 477-493.

