

LA CARTOGRAPHIE DU GÉNOME PORCIN :

État présent et perspectives

L. OLLIVIER (1), J. GELLIN (2), D. MILAN (2), P. POPESCU (3), M. VAIMAN (4), M. YERLE (2)

Institut National de Recherche Agronomique

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

(2) Laboratoire de Génétique Cellulaire - 31326 Castanet-Tolosan Cedex

(3) Laboratoire de Génétique Biochimique et Cytogénétique - 78352 Jouy-en-Josas Cedex

(4) C.E.A., Laboratoire de Radiobiologie Appliquée - 78352 Jouy-en-Josas Cedex

Au terme d'un projet de recherche européen sur la cartographie génétique du porc d'une durée de 3 ans (1991-1994), un bilan des résultats obtenus est présenté. Deux cent trente-trois marqueurs génétiques ont été placés sur les 20 chromosomes de l'espèce (18 autosomes et 2 chromosomes sexuels), couvrant une longueur totale de 1 836 centimorgans (cM). En combinant la carte génétique européenne avec une carte américaine récemment publiée, la longueur totale est portée à 2 315 cM. Un nombre important de marqueurs a été localisé physiquement et par ailleurs des études de cytométrie ont permis de préciser la taille respective des différents chromosomes et d'évaluer la taille globale du génome porcin à environ 2,8 milliards de paires de bases. Cette estimation, ajoutée à d'autres considérations de cartographie physique, indique qu'une part importante du génome porcin - qui pourrait atteindre 25 % - n'est pas aujourd'hui couverte par les marqueurs. La taille du génome du porc domestique est probablement plus proche du génome humain (38 Morgans) que du génome murin (18 Morgans). Des variations des taux de recombinaison d'une population à une autre ne sont pas non plus à exclure. En comparant des cartes obtenues sur des familles de référence comprenant des génomes domestiques en proportions variables on voit que le taux de recombinaison du sanglier est nettement inférieur (d'environ 33 %) à celui du porc domestique (races occidentales x races chinoises). Les travaux de cartographie doivent être poursuivis pour atteindre l'objectif qui avait été assigné au projet européen, à savoir un réseau de marqueurs distants de 20 cM couvrant l'ensemble du génome et destiné à détecter les associations de ces marqueurs avec des gènes intéressants pour l'élevage.

Mapping the pig genome : present status and prospects

A summary of the mapping results obtained in a 3-year European collaborative project is presented. Two hundred and thirty-three genetic markers have been mapped to the 20 pig chromosomes (18 autosomes and 2 sex chromosomes), spanning a total length of 1 836 centimorgans (cM). By combining this map with a recently published American map, the total length is expanded to 2 315 cM. A large number of markers have been physically mapped, and cytometry results have provided more precise information on the respective size of each chromosome, leading to an evaluation of the total size of the pig genome of about $2.8 \cdot 10^9$ base pairs. Several physical considerations tend to indicate that the present coverage of the pig genome is far from complete, by perhaps 25 percent. The domestic pig genome is thus probably closer in size to the human (38 Morgans) than to the murine genome (18 Morgans). The pig populations used in mapping studies may also have an incidence on the recombination rates obtained. Comparisons between maps obtained from reference populations with different proportions of domestic pig indicate that recombination rates are lower in the wild pig, by about 33 percent, compared to domestic breeds. Mapping investigations should be pursued with the aim of establishing a 20 cM network of markers covering the entire genome, required for detecting associations between those markers and genes of interest in pig production.

INTRODUCTION

Les recherches sur la cartographie du génome porcine se sont intensifiées depuis le début des années 1990, notamment avec le lancement en 1991 d'un projet fédérant les efforts de 16 laboratoires européens (HALEY et ARCHIBALD, 1991). Ce projet, appelé PiGMap, a été présenté lors de journées précédentes (OLLIVIER et al, 1992), ainsi que les perspectives d'application des connaissances de cartographie en amélioration génétique porcine. Nous avons souligné alors combien les premiers résultats étaient encourageants, et annoncé qu'au terme de ce projet de 3 ans (1991-1994) son objectif essentiel serait atteint, à savoir l'«obtention d'une carte à faible résolution du génome porcine». Le moment est donc venu de faire le point de la situation et de dégager les principaux résultats acquis. L'année 1994 a par ailleurs vu la publication d'une carte génétique établie indépendamment par une équipe américaine (ROHRER et al, 1994), qu'il est intéressant de comparer à la carte européenne des laboratoires PiGMap (ARCHIBALD et al, 1995).

1. LA CARTE EUROPÉENNE «PiGMap»

Le projet PiGMap a été financé par la Commission des Communautés Européennes (Division Biotechnologie) pour une période de 3 ans (1991-1994) et à hauteur de 1 200 000 écus (1) (environ 8 millions de francs) répartis entre 11 laboratoires différents, dont 4 laboratoires français (INRA). Il faut noter qu'à ce noyau initial sont venus ensuite se joindre plusieurs autres laboratoires européens (commu-

nautaires et extra-communautaires) ainsi qu'un laboratoire américain et un laboratoire australien. Au total, les bilans publiés pour la cartographie génétique (ARCHIBALD et al, 1995) et physique (YERLE et al, 1995) font ressortir la participation de 21 laboratoires.

1.1. Cartographie génétique

Rappelons que la cartographie génétique vise à situer des gènes les uns par rapport aux autres sur une échelle de distance établie à partir de résultats de croisements, l'unité de distance étant le centimorgan (cM) qui correspond à un point de pourcentage de recombinaison. Dans le projet PiGMap, on a cherché à observer le plus grand nombre possible de recombinaisons, en réalisant des croisements entre des races porcines très éloignées génétiquement et en choisissant des marqueurs très polymorphes, c'est-à-dire ayant une grande probabilité d'être hétérozygotes dans les croisements F_1 réalisés.

Les races choisies pour constituer les familles de référence appartiennent à 3 groupes différents, des races européennes (Large White et Piétrain), une race chinoise (Meishan) et le type sauvage (sanglier européen), comme cela est détaillé au tableau 1. La production des 118 porcs F_2 a été réalisée en 1991-92 dans 5 pays différents, l'Ecosse, la Hollande et la France pour les croisements avec la race chinoise Meishan, l'Allemagne et la Suède pour les croisements entre le sanglier et les races Piétrain et Large White respectivement (tableau 1).

Tableau 1 - Les familles de références utilisées en cartographie génétique

Génération	Carte européenne (ARCHIBALD et al, 1995)		Carte américaine (ROHRER et al, 1994)	
	type génétique (1)	n (2)	type génétique (1)	n (2)
1 (races pures)	LW PI MS SA	11 9 3 3	LC DU FE ME MI	- - - - -
2 (F1)	LW x MS LW x SA PI x SA	12 2 6	LC x DU LC x FE LC x ME LC x MI	2 1 3 2
3 (F2 ou croisement en retour)	F2 LW x MS F2 LW x SA F2 PI x SA	73 20 25	LC x (LC x DU) LC x (LC x FE) LC x (LC x ME) LC x (LE x MI)	23 12 32 27
Total en 2^e génération dans le pedigree		118 164		94 104

(1) Races occidentales - LW : Large White ; PI : Piétrain ; DU : Duroc ; LC : lignée composite incluant 4 races américaines
Races chinoises - FE : Fengjing ; ME : Meishan ; MI : Minzhu
Type sauvage - SA : Sanglier européen (dont un mâle à $2n=36$)

(2) Nombre de reproducteurs utilisés (générations 1 et 2) ou d'individus produits (génération 3)

(1) somme à laquelle il faut ajouter un crédit de 300 000 écus pour la mise en place d'une infrastructure informatique pour les 2 espèces porcine et bovine (projet BovMap)

Les échantillons biologiques (globules rouges, sérums, ADN) nécessaires à l'identification des marqueurs génétiques ont été distribués par les 5 laboratoires produisant les familles de référence à l'ensemble des laboratoires capables de réaliser les typages. Comme indiqué au tableau 2, les marqueurs étudiés sont pour la plupart (234/240) des marqueurs moléculaires correspondant à un polymorphisme de l'ADN. On voit aussi que le nombre moyen de méioses informatives est dans l'ensemble supérieur chez ces der-

niers, bien que les comparaisons ne soient pas faites à nombre égal d'individus examinés pour tous les marqueurs. Globalement, avec en moyenne une méiose informative par individu F2, comparé à un maximum théoriquement possible de 2, l'efficacité du dispositif est équivalente à celle d'un croisement en retour où tous les F1 auraient été hétérozygotes. Le tableau 3 montre que la totalité des chromosomes de l'espèce est d'ores et déjà couverte, avec 233 marqueurs couvrant environ 18 Morgans.

Tableau 2 - Les marqueurs étudiés pour la carte européenne (d'après ARCHIBALD et al, 1995)

Mode de typage	Nombre de marqueurs (1)		Nombre moyen de méioses informatives par marqueur (2)	
	type I	type II		
Antigènes (groupes sanguins et leucocytaires)	6	-	41	(5)
Variants protéiques	4	-	73	(1)
ADN polymorphe				
• séquence simple brin (SSCP)	3	-	93	(1)
• longueur de fragments de restriction (RFLP)	54	3	62	(30)
• séquences répétées en tandem :				
microsatellites	14	150	141	(19)
minisatellites	-	6	144	(1)
Total	81	159	119	(58)

- (1) Un marqueur de type I est un gène (ou une séquence incluse dans un gène) correspondant à une protéine connue, et un marqueur de type II est une séquence d'ADN non codante et non incluse dans un gène connu (le marqueur est alors dit anonyme).
- (2) Les 118 individus F2 résultent de 236 méioses, une chez chacun des parents. Mais une méiose n'est informative que si le parent F1 est hétérozygote pour le marqueur considéré. De plus, les 118 individus n'ont pas tous été typés pour l'ensemble des marqueurs. A titre indicatif, le nombre de marqueurs pour lesquels 40 méioses au plus sont informatives est donné entre parenthèses.

Tableau 3 - La carte génétique européenne et les localisations physiques (d'après ARCHIBALD et al, 1995 et YERLE et al, 1995)

Chromosome	Nombre de locus de la carte génétique		Longueur couverte (cM)	Nombre total de locus localisés physiquement
	localisés génétiquement	localisés physiquement		
1	16	3	140	13
2	10	5	67	9
3	12	8	100	15
4	19	5	165	8
5	10	3	85	5
6	25	8	169	18
7	23	6	170	15
8	16	1	90	3
9	13	3	101	8
10	3	1	40	7
11	4	1	17	2
12	9	4	107	7
13	23	3	161	5
14	17	8	135	14
15	8	2	60	6
16	11	5	91	6
17	5	1	97	2
18	3	1	20	1
X	3	-	-	5
Y	1	1	-	2
Sans assignation	2	-	21	
Total	233	69	1 836	151

1.2. Cartographie physique

Comme indiqué au tableau 3, une bonne part des gènes placés sur la carte génétique ont été aussi localisés physiquement, ou du moins assignés à leur chromosome, par les techniques d'hybridation in situ ou d'analyse de lignées cellulaires hybrides décrites précédemment (voir OLLIVIER et al, 1992). Rappelons que la cartographie physique n'est pas limitée à des gènes polymorphes, contrairement à la cartographie génétique, et que, de ce fait, beaucoup de gènes localisés physiquement ne le sont pas encore génétiquement (voir la revue détaillée de YERLE et al, 1995, et l'annexe pp.133 et 134).

Par ailleurs, les techniques de cytométrie en flux ont permis de séparer physiquement chacun des chromosomes, ce qui était aussi un objectif du projet PiGMAP. Cette technique a permis d'affiner l'estimation des longueurs relatives de chaque chromosome (SCHMITZ et al, 1992 ; HAUSMANN et al, 1993) et d'arriver à quantifier l'ADN. Par référence à l'Homme, la quantité d'ADN chromosomique est évaluée à 2,8 milliards de paires de bases (2 765 mégabases), chiffre légèrement inférieur aux 3,2 milliards estimés pour l'espèce humaine (MORTON, 1991).

2. UN ESSAI DE SYNTHÈSE DES CARTES EUROPÉENNE ET AMÉRICAINE

La première carte génétique du porc a été publiée dans la revue Genetics, en janvier 1994, par l'équipe de Clay Center (USDA) au Nebraska (ROHRER et al, 1994). La publication de cette carte, peu de temps avant la mise au point de la carte européenne, nous permet de faire un essai de synthèse sur l'état présent de la cartographie de l'espèce porcine. Les deux cartes couvrent des longueurs totales, exprimées en centimorgans, très voisines. La carte américaine a l'avantage d'être plus dense, le nombre des marqueurs américains cartographiés (383) étant nettement supérieur à celui de la carte européenne. Mais les marqueurs américains ne couvrent que 14 autosomes, plusieurs groupes de liaison n'étant pas assignés à des chromosomes, alors que la carte européenne couvre l'ensemble des 18 autosomes de l'espèce. Il faut signaler aussi l'assez mauvaise couverture du chromo-

some X dans les deux cartes. Les marqueurs américains sont en majorité des microsattélites (marqueurs de type II), alors que le tiers environ des marqueurs européens sont des gènes connus (marqueurs de type I), ce qui offre des avantages pour la cartographie comparée. D'ores et déjà, il apparaît que la carte porcine est plus proche de la carte de l'Homme que ne l'est la carte de la Souris.

Il n'en reste pas moins que les deux cartes, qui reposent sur un nombre de méioses de l'ordre de la centaine (voir tableau 1 pour la carte américaine et tableau 2 pour la carte européenne) restent relativement imprécises, avec des erreurs standard des taux de recombinaison de l'ordre de 4cM dans le meilleur des cas. De ce fait, des bizarreries assez nombreuses subsistent, par exemple dans les différences de taux de recombinaison entre les deux sexes, ou dans les longueurs respectives des cartes physique et génétique. De ce dernier point de vue on note, par exemple, que le classement des chromosomes par rang de taille génétique ne correspond pas très étroitement à leur classement par rang de taille physique d'après les résultats de cytométrie mentionnés plus haut. Il faut aussi signaler que la diversité des races utilisées pour établir la carte européenne, qui vont du sanglier à la race chinoise Meishan, a pu induire des hétérogénéités dans les taux de recombinaison (un point qui sera discuté ci-après). De plus, deux chromosomes sont concernés par une fusion robertsonienne découverte chez l'un des sangliers (POPESCU, résultat non publié). Cet individu à $2n=36$ chromosomes (au lieu de l'habituel $2n=38$) a donné un produit F1 à 37 chromosomes (GELDERMANN, communication personnelle) qui pourrait être une source supplémentaire d'hétérogénéité de recombinaison pour les chromosomes concernés.

Le tableau 4 présente un ensemble de données chiffrées sur les deux cartes disponibles et montre qu'une amélioration sensible de la couverture du génome est obtenue en les combinant, sur la base des 39 marqueurs qui sont communs aux deux cartes. Il faut signaler par ailleurs la publication d'une carte scandinave (ELLEGREN et al, 1994), mais de dimension plus limitée puisqu'elle ne couvre que 1069 cM, et qui est pour l'essentiel incluse dans les limites de la carte européenne.

Tableau 4 - Comparaison des cartes génétiques américaine et européenne (autosomes et chromosomes sexuels)

	Carte américaine (ROHRER et al, 1994)	Carte européenne (ARCHIBALD et al, 1995)	Combinaison des 2 cartes
Longueur de la carte génétique (cM)			
Assignée	1 608	1 815	2 294
Non assignée	282	21	21
Totale	1 890	1 836	2 315
Nombre de chromosomes marqués	15	20	20
Nombre de marqueurs sur la carte			
Type I	15	81	89
Type II	368	152	488
Total	383	233	577 (1)
Intervalles ≥ 30 cM			
Nombre	3	8	6
Total des intervalles ≥ 30 cM	126	288	241
Pourcentage de la carte	6,7	15,7	10,4

(1) 39 marqueurs, 8 type I et 31 type II, sont communs aux deux cartes.

3. QUELQUES CONSIDÉRATIONS SUR LA LONGUEUR DU GÉNOME PORCIN

Les données de cartographie physique évoquées précédemment indiquent que des parts importantes du génome porcin ne sont pas couvertes par les marqueurs étudiés jusqu'à présent. A titre d'exemple, le gène de l'albumine, situé physiquement au milieu du chromosome 8, se retrouve à l'une des extrémités de la carte génétique européenne de ce chromosome, ce qui indique que le chromosome 8 pourrait être long de 180 cM au lieu de 90 (voir tableau 3). Les discordances précédemment notées entre les longueurs physiques et génétiques relatives de chaque chromosome (corrélation de rang de 0,46 comparée à 0,85 pour le génome humain) constituent un indicateur supplémentaire. On peut essayer de préciser les choses en comparant les distances génétiques et physiques entre des marqueurs localisés à la fois génétiquement et physiquement. Cette méthode objective souffre cependant de l'imprécision des localisations physiques et aussi de biais liés aux variations des taux de recombinaison selon la région chromosomique considérée. Si les régions distales de chaque chromosome ne sont pas suffisamment couvertes en cartographie physique, les longueurs génétiques totales seront sous estimées du fait de recombinaisons généralement plus fréquentes dans ces régions comparées aux régions centrales des chromosomes (HULTEN et al 1978). On note, par exemple, que l'application de cette méthode par ELLEGREN et al (1994) a conduit ces auteurs à proposer le chiffre de 1 800 cM environ pour la longueur totale du génome porcin, chiffre assez nettement inférieur aux 2 300 cM auxquels on arrive aujourd'hui (voir tableau 4) pour une carte vraisemblablement incomplète. Les données de cytométrie, qui permettent d'évaluer la taille globale du génome porcin par référence au génome humain, apportent un autre élément d'information. Sur la base d'une taille de 2 765 mégabases (Mb) du génome porcin (SCHMITZ et al, 1993) et en lui appliquant le rapport de 1,2 cM par Mb trouvé dans le génome humain (MORTON, 1991), la longueur totale du génome porcin serait d'environ 3 300 cM, supérieure de plus de 33 % à la longueur aujourd'hui couverte par les marqueurs.

Les évaluations de longueur génétique peuvent encore se compliquer s'il existe des hétérogénéités d'origine génétique

dans les taux de recombinaison, notamment en fonction des populations ayant servi à constituer les familles de référence. Une hypothèse assez ancienne, selon laquelle un taux de recombinaison élevé constituerait un avantage en sélection (voir, par exemple, HILL et ROBERTSON, 1966), a récemment été corroborée par BURT et BELL (1987). Ceux-ci postulent que des taux de recombinaison élevés pourraient éliminer les corrélations génétiques défavorables et seraient ainsi favorisés dans la sélection des animaux domestiques, ce qui concorde avec l'observation de recombinaisons effectivement plus fréquentes chez ces derniers par rapport aux populations sauvages. L'utilisation du sanglier européen dans les familles de référence européennes autorise une comparaison des distances génétiques entre les mêmes gènes dans des populations avec des parts variables de génome sauvage. Les résultats du tableau 5 vont bien dans le sens de l'hypothèse évoquée ci-dessus, et sur cette base les taux de recombinaison du sanglier représenteraient les deux tiers des taux observés chez les porcs domestiques. Compte tenu de toutes ces remarques, il est vraisemblable que la taille du génome porcin soit plus proche de celle du génome humain (38 Morgans) que de celle du génome murin (18 Morgans), contrairement à la conclusion de ELLEGREN et al (1994).

4. PERSPECTIVES D'APPLICATION DE LA CARTE DU PORC EN SÉLECTION

Comme le soulignent GELLIN et CHEVALET (1994), la cartographie n'est qu'une première étape qui ouvre la voie à la recherche de gènes intéressants situés dans les intervalles séparant les marqueurs. On passe alors à une *cartographie d'intervalle*, dont les résultats sont évidemment spécifiques du caractère étudié. Cette recherche d'intervalles susceptibles de contenir des gènes intéressants requiert une *couverture régulière du génome dans son intégralité* pour maximiser les chances de réussite. Les résultats qui viennent d'être présentés indiquent que si la régularité est à peu près assurée, à part 6 «trous» de 30 cM ou plus (voir tableau 4) dont un espace mal évalué sur le chromosome X américain, il n'en est pas de même pour l'intégralité. L'effort de cartographie reste donc à poursuivre pour arriver au *réseau de marqueurs distants de 20 cM et couvrant la totalité du génome* considéré comme nécessaire pour établir avec un maximum d'efficacité

Tableau 5 - Taux de recombinaison comparé de porcs domestiques et de sangliers

Origine des données	Pourcentage de génome domestique	Distance (1) (cM)	Recombinaison (2) (%)	Distance relative
Carte américaine (ROHRER et al, 1994)	100	629		100
Carte européenne (ARCHIBALD et al, 1995)	81	552 867		88
Carte scandinave (ELLEGREN et al, 1994)	50	551	9,6	76
Sanglier (ELLEGREN et al, 1994)	0		8,3	66

(1) Cumulée entre les mêmes locus sur 2 cartes différentes

(2) Moyenne de 23 intervalles entre locus (voir p. 1097-1098 de ELLEGREN et al, 1994).

des relations entre ces marqueurs et les caractères d'intérêt économique. D'ores et déjà, les méthodologies génétiques pour mettre en évidence ces relations existent (voir, par exemple HALEY et al, 1994 et HAMANN et GÖTZ, 1995). Une application récente en a été faite à un croisement Sanglier x Large White (ANDERSSON et al, 1994), qui, malgré une couverture assez incomplète du génome (environ 10 Morgans), a révélé l'existence d'effets génétiques significatifs localisés sur le chromosome 4 pour la croissance, l'adiposité et la longueur de l'intestin. Un réseau complet de marqueurs, comme celui qui est actuellement en cours de mise au point à l'INRA (Génétique cellulaire), pourra également servir à localiser des gènes majeurs identifiés seulement par leurs effets, comme le gène RN responsable du défaut des viandes acides et intervenant dans le potentiel glycolytique du muscle (LE ROY et al, 1994).

La connaissance et l'identification d'un nombre important de gènes, souvent communs à plusieurs espèces, ouvrent d'autres possibilités. On part alors de l'hypothèse qu'un gène connu et identifié peut lui-même exercer un effet sur un caractère zootechnique, et ce gène est considéré comme un candidat possible pour expliquer des différences génétiques. C'est l'approche appelée «*gène-candidat*», récemment illustrée par ROTHSCCHILD et al (1994) sur un gène codant pour le récepteur d'oestrogène (ESR) localisé sur le chromosome 1, et qui a révélé un accroissement de 1,5 porcelet né par portée associé à l'un des variants de ESR. Cette approche viendra enrichir la liste déjà longue de gènes individuels exerçant des effets sur les performances porcines (voir, par exemple, OLLIVIER et SELLIER, 1982 p.511-516) et surtout contribuera à mieux préciser le rôle exact du ou des gènes impliqués. C'est la troisième étape de la cartographie, qui est l'«*accès au gène*» décrit par GELLIN et CHEVALET (1994). Cette approche utilise notamment des connaissances disponibles chez d'autres espèces mieux connues, comme la Souris et l'Homme, selon une démarche de cartographie comparée.

La voie sera ouverte ensuite à la *sélection* ou l'*introgression* assistées par marqueurs et on peut aussi prévoir des possibilités nouvelles pour caractériser la diversité génétique, susceptibles notamment d'accroître l'efficacité des schémas de croisement.

Toutes ces applications nécessiteront la réalisation de nombreux typages. On s'oriente vers une utilisation quasi-exclusive de marqueurs de la catégorie microsatellites qui, outre

leur polymorphisme important, se prêtent à des techniques d'analyse et d'interprétation automatiques (voir par exemple, GELLIN et CHEVALET, 1994, p.39s-41s).

CONCLUSION

Au cours des 3 années du projet PiGMap, un ensemble impressionnant de données génétiques a été recueilli. De quasiment vide, la «*bouteille*» est devenue quasiment pleine. Si on est moins optimiste, on peut considérer la distance qui nous sépare de l'objectif assigné au projet lors de sa préparation, à savoir *une carte génétique couvrant 90 % du génome avec des marqueurs régulièrement espacés de 20 cM*. Le bilan qui vient d'être présenté montre que cet objectif n'est vraisemblablement pas encore atteint. Il faut également regretter la faible précision des distances calculées, encore aggravée pour certains marqueurs de la carte européenne par un nombre élevé de données manquantes. On doit donc s'attendre que les cartes aujourd'hui publiées connaissent à l'avenir quelques remaniements assez profonds.

Il faut en terminant souligner les aspects positifs de cette collaboration européenne. La perspective du contrat a d'abord, et cela dès 1989, stimulé les équipes européennes intéressées et, comme c'est souvent le cas, les collaborations se sont mises en place et des résultats ont été obtenus bien avant que le financement ait été acquis. De cette collaboration a progressivement émergé une stratégie de recherche basée sur l'utilisation de marqueurs de type microsatellites, qui s'est révélée très payante. Il est clair que, sans le soutien de PiGMap, et aussi l'appui constant des responsables de la Division Biotechnologie de la CEE, une telle collaboration entre les laboratoires européens n'aurait pu se mettre en place que plus lentement et de manière plus dispersée. Fort heureusement la poursuite de la collaboration paraît assurée avec la perspective d'un appui européen renouvelé («*PiGMap II*») pour les deux ans à venir.

REMERCIEMENTS

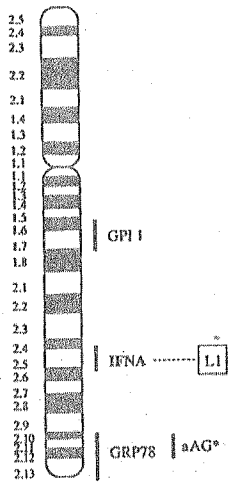
Les travaux de cartographie du porc ont été financés par le projet BRIDGE-PiGMap des Communautés Européennes (DGXII), coordonné par les Drs A.L. ARCHIBALD et C.S. HALEY (Roslin-Edimbourg, Ecosse) et ont bénéficié aussi des soutiens de l'Action Incitative Programmée-INRA Agrotech-Prodige, et du Groupement de Recherches et d'Études sur les Génomes du Ministère de la Recherche et de la Technologie.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

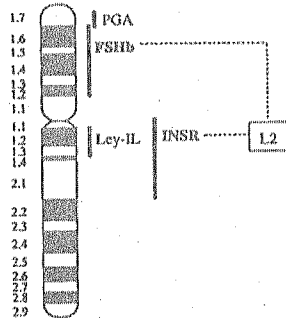
- ANDERSSON L. et al, 1994. *Science*, 263, 1771-1771
- ARCHIBALD A.L. et al, 1995. *Mammalian Genome* (sous presse).
- BURTT A., BELL G., 1987. *Nature*, 326, 803-805.
- ELLEGREN H. et al, 1994. *Genetics*, 137, 1089-1100.
- GELLIN J., CHEVALET C., 1994. *Genet. Sel. Evol.*, 26, 35s-51s.
- HALEY C.S., ARCHIBALD A.L., 1991. *Le projet de cartographie génétique du porc* (version française). Brochure éditée par H. Bazin et A. Klepsch (Division Biotechnologie, CCE), 23p.
- HALEY C.S., KNOTT S.A., ELSÉN J.M., 1994. *Genetics*, 136., 1195-1207
- HAMANN H., GÖTZ K.U., 1995. *Genet. Sel. Evol.* (sous presse).
- HAUSMANN M., POPESCU P., BOSCHER J., KERBOEUF D., DÖLLE J., CREMER C., 1993. *Z. Naturforsch.*, 48c, 645-663.
- HILL W.G., ROBERTSON A., 1966. *Genet. Res.*, 8, 269-294.
- HULTEN M., LUCIANI J.M., KIRTON V., DEVICTOR-VUILLET. *Cytogenet. Cell Genet.*, 22, 37-58.
- LE ROY P., PRZYBYLSKI W., BURLOT T., BAZIN C., LAGANT H., MONIN G., 1994. *Journées Rech. Porcine en France*, 26, 311-314.
- MORTON N.E., 1991. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 88, 7474-7476.
- OLLIVIER L., SELLIER P., 1982. *Ann. Génét. Sél. anim.*, 14, 481-544.
- OLLIVIER L., GELLIN J., POPESCU P., VAIMAN M., 1992. *Journées Rech. Porcine en France*, 24, 1-8.
- ROHRER G.A., ALEXANDER L.J., KEELE J.W., SMITH T.P., BEATTIE C.W., 1994. *Genetics*, 136, 231-245.
- ROTHSCCHILD M.F. et al 1994. 5th World Cong. Genet. Appl. Livest. Prod., 21, 225-228.
- SCHMITZ A., CHAPUT B., FOUCHET P., GUILLY M.N., FRELAT G., VAIMAN M., 1992. *Cytometry*, 13, 703-710.
- YERLE M. et al, 1995. *Mammalian Genome* (sous presse).

Annexe

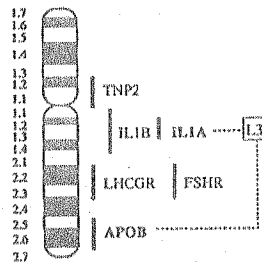
Les gènes - marqueurs de type I - assignés (indiqués dans une boîte) et localisés sur le caryotype du porc.
 (* = gène non localisé par une équipe PiGMap)



1

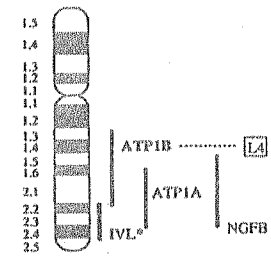


2

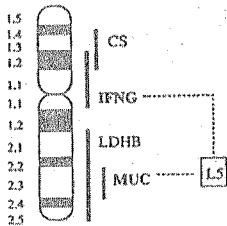


3

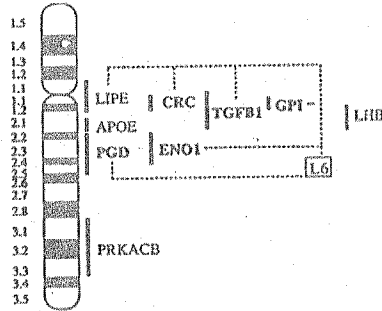
MDH1
PRM1
PRM2



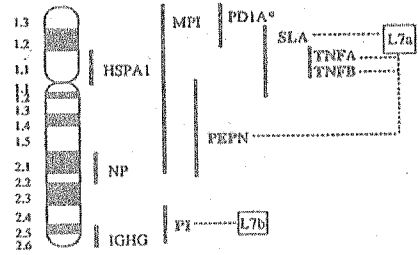
4



5

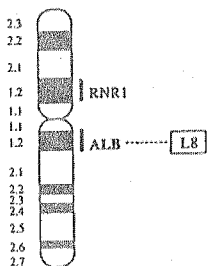


6

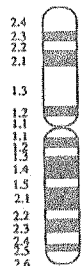


7

PKM2

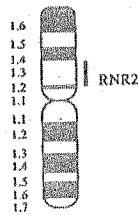


8

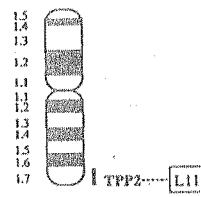


9

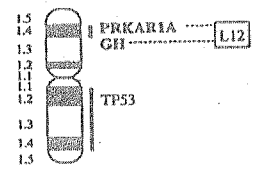
SOD1*



10

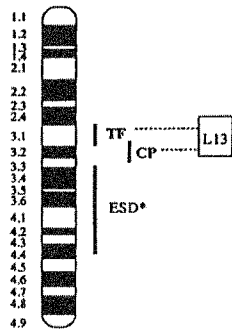


11

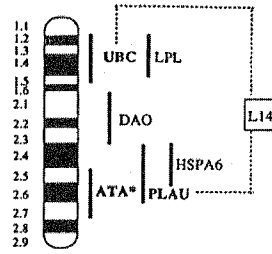


12

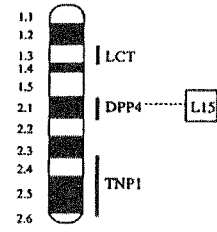
TK1*
UMPH2*



13

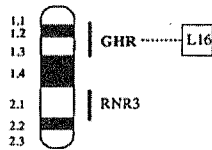


14

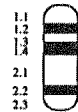


15

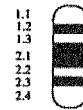
EAG.....L15



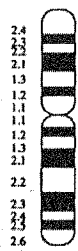
16



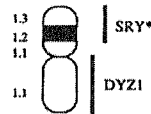
17



18



X



Y

PGK1
GLA
G6PD
HPRT