

Détection de locus à effets quantitatifs dans le croisement entre les races porcines Large White et Meishan : Résultats et perspectives

J.P. BIDANEL (1), D. MILAN (2), Nathalie IANNUCELLI (2), Y. AMIGUES (3), Marie-Yvonne BOSCHER (3), Florence BOURGEOIS (3), J.C. CARITEZ (4), J. GRUAND (5), Pascale LE ROY (1), H. LAGANT (1), M. BONNEAU (6), L. LEFAUCHEUR (6), J. MOUROT (6), Armelle PRUNIER (6), Céline DÉSAUTÉS (7), P. MORMÈDE (7), Christine RENARD (8), M. VAIMAN (8), Annie ROBIC (2), J. GELLIN (2), L. OLLIVIER (1), C. CHEVALET (2)

Institut National de la Recherche Agronomique,

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

(2) Laboratoire de Génétique Cellulaire - BP 27, 31326 Castanet - Tolosan Cedex

(3) LABOGENA- 78352 Jouy-en-Josas Cedex

(4) Unité de Génétique Animale - Domaine du Magneraud, BP 52, 17700 Surgères

(5) Unité de Sélection Porcine - 86480 Rouillé

(6) Station de Recherches Porcines - 35590 Saint-Gilles

(7) Génétique du stress - Institut François Magendie, rue Camille Saint-Saëns, 33077 Bordeaux Cedex

(8) Laboratoire de Radiobiologie Appliquée - 78352 Jouy-en-Josas Cedex

Détection de locus à effets quantitatifs dans le croisement entre les races porcines Large White et Meishan : Résultats et perspectives

Les résultats du programme de détection de QTL dans une population F2 issue du croisement entre les races porcines Meishan (MS) et Large White (LW) réalisé à l'INRA sont présentés. 530 mâles et 573 femelles F2, nés de 6 verrats et 23 truies F1, eux-mêmes issus de 6 verrats LW et 6 truies MS, ont été soumis à des mesures de croissance, d'épaisseur de lard dorsal, de composition de la carcasse, de qualité de la viande, de caractéristiques des tractus génitaux mâle et femelle, de prolificité, de réactivité comportementale et neuroendocrinienne et de caractéristiques sanguines. Le génotype des 1103 porcs F2, de leurs parents et leurs grand - parents a été déterminé à l'aide de séquenceurs automatiques pour un total de 115 marqueurs couvrant l'ensemble du génome. Les données ont été analysées par chromosome (analyse multipoint) à l'aide d'une procédure du maximum de vraisemblance prenant en compte la structure familiale des données. Des QTL hautement significatifs ont été mis en évidence sur les chromosomes 1, 4, 7, 8 et 11 pour les caractères de croissance, sur les chromosomes 1, 6, 7, 8 et X pour l'épaisseur de lard dorsal, sur les chromosomes 2, 4, 7 et X pour les caractères de carcasse, sur les chromosomes 3 et 17 pour les mesures sur le tractus génital mâle, sur les chromosomes 1, 9 et 13 pour les mesures sur le tractus génital femelle, sur les chromosomes 7 et 16 pour le nombre de tétines, sur les chromosomes 3, 4 et 7 pour la teneur en androsténone du gras, sur le chromosome 7 pour le taux de lipides intramusculaires et l'activité de l'enzyme malique dans le muscle long dorsal, sur les chromosomes 2, 3, 7, 8 et 17 pour la réponse neuroendocrinienne à un test d'environnement nouveau et sur les chromosomes 7 et 8 pour les caractéristiques sanguines. D'autres QTL sont suggérés sur l'ensemble des chromosomes, à l'exception des chromosomes 10, 12, 15 et 18. Les perspectives d'utilisation de ces résultats dans les schémas d'amélioration génétique et la poursuite des programmes de recherches sont ensuite discutées.

Mapping quantitative trait loci (QTL) in a cross between Meishan and Large White pig breeds – results and prospects

Results from the QTL mapping experiment performed at INRA in a cross between Meishan (MS) and Large White (LW) pig breeds are presented. Six F1 boars and 23 F1 sows issued from 6 LW boars and 6 MS sows produced 530 F2 males and 573 F2 females. F2 animals were measured for a large number of traits related to growth, backfat thickness, carcass composition, meat quality, male and female reproductive tracts, litter size, behavioural and neuroendocrine reactivity and blood characteristics. The 1103 F2 pigs, their parents and grand - parents were typed for a total of 115 markers covering the entire genome. The data were analysed using a maximum likelihood procedure taking into account the pedigree structure of the data. Highly significant QTLs were evidenced on chromosomes 1, 4, 7, 8 and 11 for growth traits, on chromosomes 1, 6, 7, 8 and X for backfat thickness, on chromosomes 2, 4, 7 and X for carcass composition traits, on chromosomes 3 and 17 for male reproductive tract measurements, on chromosomes 1, 9 and 13 for female reproductive tract measurements, on chromosomes 7 and 16 for teat number, on chromosomes 3, 4 and 7 for fat androsthenone level, on chromosome 7 for intramuscular fat content and malic enzyme activity in longissimus dorsi, on chromosomes 2, 3, 7, 8 and 17 for neuroendocrine response to a novel environment test and on chromosomes 7 and 8 for blood characteristics. Other QTLs were suggested on all pig chromosomes except chromosomes 10, 12, 15 et 18. Prospects for using these results in genetic improvement programs and future research programs are then discussed.

INTRODUCTION

Les progrès récents de la biologie moléculaire ont permis de développer au cours des 10 dernières années des cartes génétiques dans les principales espèces d'animaux d'élevage. Chez le porc, plus de 3800 marqueurs polymorphes, dont 1500 microsatellites, couvrant l'ensemble du génome sont désormais disponibles (M. ROTHSCCHILD, communication personnelle). Ces cartes génétiques ont permis d'envisager la détection et la localisation systématique des principaux gènes responsables de la variabilité des caractères quantitatifs (ou QTL pour l'anglais " Quantitative Trait Loci ").

L'INRA a démarré dès 1991 un programme (" PORQTL ") visant à mettre en évidence les principaux QTL à l'origine des différences génétiques importantes existant entre la race chinoise Meishan (MS) et la race actuellement la plus utilisée en France, la Large White (LW). Ces deux races diffèrent en effet de façon importante pour un grand nombre de caractères d'intérêt économique : reproduction, croissance, composition corporelle, qualité de la viande, comportement,... (voir, par exemple, BIDANEL et al, 1990). Le principe du dispositif expérimental retenu consiste à rechercher, à l'aide d'un réseau de marqueurs couvrant l'ensemble du génome, les QTL en ségrégation dans une population F2 issue du croisement entre les 2 races MS et LW. Les résultats obtenus à partir d'un premier réseau de 65 marqueurs sur un sous-ensemble de caractères ont fait l'objet d'une présentation il y a 2 ans à ces mêmes Journées de la Recherche Porcine (BIDANEL et al, 1998). Cet article présente les résultats obtenus sur l'ensemble des caractères mesurés dans le cadre du programme PORQTL à partir d'un réseau de 116 marqueurs permettant une couverture complète du génome porcin.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. Animaux et caractères mesurés

Six portées F1 LW x MS ont été produites en 1991 dans le Domaine Expérimental du Magneraud en accouplant 6 verrats LW non apparentés à 6 truies MS aussi peu apparentées que possible (1verrat/truie). Un verrot et 3 ou

4 truies ont été conservés comme reproducteurs dans chacune des portées F1 et accouplés de façon hiérarchique, à raison d'un mâle pour 3 ou 4 femelles, de façon à produire des familles de pleins - frères F2 aussi grandes que possible. Un total de 1103 animaux, soit 573 femelles et 530 mâles, ont été utilisés pour la détection de QTL. La structure familiale de la population étudiée est présentée dans le tableau 1.

Les truies F1 ont été conduites en bandes, avec un intervalle de trois semaines entre bandes consécutives. Les bandes de mise bas devenaient ensuite les bandes de post-sevrage et d'engraissement des animaux en croissance. Les jeunes mâles ont été transférés à l'âge de 10 semaines à la Station Expérimentale de Sélection Porcine (SESP, Rouillé, Vienne). Par contre, à l'exception de 68 femelles élevées à la SESP en 1992, les femelles ont été élevées sur l'élevage du Magneraud.

Afin de valoriser au mieux les animaux F2 produits, le protocole de mesures a été organisé de façon à permettre la mesure d'un nombre important de caractères. Les porcelets ont été pesés à la naissance et 21 jours après mise bas et ont fait l'objet d'un dénombrement des tétines. A six semaines d'âge, environ 600 porcelets mâles et femelles ont été placés dans un environnement nouveau pendant 10 minutes afin de mesurer leurs réponses comportementales (vocalisations, locomotion, défécations, activité exploratoire) et neuroendocriniennes (DÉSOUTÉS et al, 1997). Ces dernières, à savoir les dosages plasmatiques de l'adrénocorticotropine (ACTH), du cortisol et du glucose ont été mesurées à partir de prises de sang à la veine jugulaire réalisées avant et après le test.

Un échantillon sanguin a également été transmis au service d'hématologie-immunologie de l'hôpital Poincaré (92380 Garches) pour analyse de caractéristiques sanguines, à savoir le taux d'hémoglobine, le nombre de globules rouges, le nombre et le volume des plaquettes, la concentration plasmatique en fer total et la capacité de saturation en fer de la transferrine. Le taux d'hémoglobine a été mesuré par spectrophotométrie après lyse des hématies. Les nombres de globules rouges et de plaquettes ont été obtenus par passage d'un volume de sang dilué calibré au travers d'un orifice équipé d'un capteur comptant le passage des particules.

Tableau 1 - Répartition par famille des porcs F2 Meishan x Large White

Père (1)											
1		2		3		4		5		6	
M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
49	53	18	19	32	16	33	22	26	28	19	43
19	19	15	13	10	16	13	14	36	14	30	37
22	21	26	12	12	17	14	11	24	51	29	24
12	24	19	18	7	10	18	23	31	37		
								16	31		
Nombre de descendants par père											
102	117	78	62	61	59	78	70	133	161	78	104
219		140		120		148		294		182	

(1) Les valeurs indiquées sont les effectifs par sexe et par famille de mère intra-père

Le dosage de fer total a été réalisé en milieu acide en présence de guanidine. Le fer ferrique (Fe³⁺) est alors libéré de ses liaisons protéiques et peut ainsi être réduit par la vitamine C en Fe²⁺ qui va former un complexe coloré avec le férèneS. La coloration est mesurée à 593 nm. La quantité de fer est proportionnelle à l'absorbance ainsi mesurée. La capacité de saturation en fer a été mesurée en ajoutant une quantité de fer connue en excès sur les molécules de transferrine, en recueillant les molécules de fer non fixées, puis en dosant la quantité de fer total fixée par la transferrine.

À leur arrivée à la SESP à 10 semaines d'âge, les jeunes mâles ont été pesés et placés en contrôle de croissance dans des loges collectives en bâtiment semi-ouvert. Pendant toute la durée du contrôle, ils ont été alimentés à volonté (nourrisseur automatique) avec un aliment à 17% de matières azotées totales, 0,85% de lysine et 3100 kcal d'énergie digestible. Une pesée, une mesure d'épaisseur de lard dorsal et un prélèvement par biopsie d'un échantillon de gras dorsal (en vue d'un dosage de la teneur en androsténone du gras) ont ensuite été réalisés à 100, 120, 140 et 160 jours d'âge. A 120 jours d'âge, les animaux ont en outre été soumis à une hypoglycémie insulinaire. Les concentrations plasmatiques d'hormone de croissance (GH) et de glucose ont été mesurées à partir de prises de sang réalisées avant et 35 minutes après l'injection d'insuline selon des modalités décrites par BONNEAU (1993).

Les porcs mâles ont été abattus à la fin du contrôle de performances, entre 160 et 180 jours d'âge, lorsqu'ils atteignaient un poids vif de 90 kg. Le lendemain de l'abattage, il a été procédé à une découpe parisienne normalisée d'une demi-carcasse (OLLIVIER, 1970) et au prélèvement d'un échantillon de gras dorsal (en vue d'un dosage de la teneur en androsténone du gras et de l'activité d'enzymes du métabolisme lipidique) et d'échantillons de muscle semitendineux (en vue d'un dosage de la teneur en gras intramusculaire, de l'activité d'enzymes du métabolisme lipidique et d'une détermination du nombre de fibres musculaires). Une dissection du tractus génital a également été réalisée afin de mesurer la longueur et le poids des glandes de Cowper, ainsi que le poids des testicules, des épидидymes et des vésicules séminales.

Les teneurs en androsténone ont été déterminées à partir d'un test spécifique développé par le Centre Technique de la Salaison, de la Charcuterie et des Conserves de viandes (7, avenue du Général de Gaulle, 94700, Maisons Alfort). La procédure d'extraction était similaire à celle décrite par CLAUS et al (1988). Le nombre de fibres est estimé comme le produit de l'aire de section transversale du muscle semitendineux et du nombre de fibres par unité de surface (NFUS), mesuré à partir d'une coupe histologique (10 µm) réalisée transversalement aux fibres, et colorée à l'azorubine. La teneur en gras intramusculaire a été mesurée après extraction à froid au méthanol-chloroforme selon la méthode décrite par FOLCH et al (1957). Les activités de trois enzymes du métabolisme lipidique : l'acétyl coenzyme A carboxylase (ACX), de l'enzyme malique cytosolique (EM) et de la glucose 6 phosphate déshydrogénase (G6PDH) ont été

mesurées à partir de broyats de tissus selon les méthodes décrites par CHANG et al (1967) pour l'ACX, HSU et LARDY (1969) pour l'EM et FICHT et al (1959) pour G6PDH.

Les jeunes femelles ont été placées en contrôle de croissance entre 10 et 22 semaines d'âge dans des loges collectives en bâtiment fermé. Elles ont été alimentées à volonté (nourrisseur automatique) pendant toute la durée du contrôle avec un aliment présentant les mêmes caractéristiques que pour les mâles. Elles ont été pesées et ont fait l'objet d'une mesure d'épaisseur de lard dorsal à 90, 120 et 150 jours d'âge. L'apparition du premier oestrus a fait l'objet d'une détection visuelle quotidienne entre 90 et 210 jours d'âge. Elle a été complétée par un dosage qualitatif du taux de progestérone plasmatique à partir d'échantillons sanguins prélevés tous les 10 jours. Les femelles ont ensuite été soumises à un traitement de synchronisation au régumate débutant à 26 ou 29 semaines d'âge, puis inséminées sur oestrus induit avec de la semence de verrats Piétrain et abattues à 30 jours de gestation pour mesure des composantes de la prolificité (taux d'ovulation, nombre d'embryons) et des caractéristiques du tractus génital (poids du tractus génital, poids et longueur des cornes utérines).

Les analyses ont porté sur un ensemble de 92 variables définies à partir des mesures décrites ci-dessus. La liste de ces variables, ainsi que le nombre de données, la moyenne et l'écart-type de chaque variable sont présentés en annexe (p. 381 à 383).

1.2. Marquage moléculaire et construction de la carte

À l'exception du système majeur d'histocompatibilité (SLA), le réseau de marqueurs utilisé est uniquement constitué de microsatellites. Les marqueurs ont été sélectionnés à partir des cartes génétiques publiées (ARCHIBALD et al, 1995 ; ROHRER et al, 1996) et de résultats plus récents du Laboratoire de Génétique Cellulaire en fonction de leur position sur ces cartes, de leur hétérozygotie, ainsi que de la qualité et de la reproductibilité de leur profil sur séquenceur automatique. Le réseau a été mis au point en deux étapes : un premier ensemble de 65 marqueurs, permettant une couverture à 40 centimorgans (cM) en moyenne, a été utilisé dans un premier temps. Ce premier réseau a ensuite été complété de façon à assurer une couverture de l'ensemble du génome. Au total, les animaux ont été typés pour un total de 116 marqueurs répartis sur les 18 autosomes et le chromosome X. Le nombre de marqueurs par chromosome varie de 3 (chromosome 18) à 10 (chromosome 7).

L'ADN a été isolé à partir d'échantillons de sang et de rate. Les typages ont été réalisés en partie au GIE Labogéna (948 animaux), en partie au Laboratoire de Génétique Cellulaire (196 animaux), sur séquenceur automatique (ABI ; Perkin Elmer, Norwalk, CT), en fluorescence sur analyseur automatique de séquences. Ils ont débuté en 1996 et se sont achevés au début de l'année 1999. De deux à dix marqueurs, regroupés en fonction de leur taille et des conditions d'amplification, ont été amplifiés par PCR en un ou deux multiplex. De 8 à 12 marqueurs ont été regroupés en fonc-

tion de la compatibilité de leur analyse, puis déposés sur une même piste du gel de séquence. Après analyse par le logiciel Genescan (ABI, Perkin Elmer) de la taille de tous les fragments amplifiés, le génotype des individus a été déterminé par analyse automatique au moyen des logiciels " GEMMA " (IANUCCELLI et al, 1996) et " Genotyper " (ABI, Perkin Elmer). Les données de typage ont ensuite été vérifiées, validées et stockées dans GEMMA.

Le nombre de méioses informatives étant nettement supérieur à ceux utilisés pour la construction des cartes publiées, il a été jugé préférable de reconstruire une carte génétique à partir des données de expérience PORQTL. Les distances génétiques entre marqueurs ont été calculées pour les mâles, les femelles, puis les animaux des 2 sexes, par analyse multipoint à l'aide du logiciel CRIMAP (GREEN et al, 1990).

1.3. Analyses statistiques

Certaines variables, à savoir les mesures d'androsténone, d'ACTH, de cortisol, de GH et d'activité des enzymes de la lipogénèse ont fait l'objet d'une transformation logarithmique afin de normaliser leurs distribution. Quelques données extrêmes (en dehors de l'intervalle ± 4 écarts-types autour de la moyenne), ainsi que les données de carcasse correspondant à des porcs trop légers (moins de 50 kg) ont été éliminées. Les données analysées ont ensuite fait l'objet d'une correction préalable pour les principaux facteurs de variation du milieu. Un effet du groupe de contemporains a été considéré pour l'ensemble des variables étudiées. A l'exception des caractères de taille de portée, pour lesquels le groupe de contemporains est défini par la bande de saillie, deux définitions ont été utilisées pour cet effet. La première correspond à la bande de contrôle, la seconde à la portée de naissance de l'animal. Les deux définitions ont dans tous les cas conduit à des résultats extrêmement similaires. Les autres facteurs de variation considérés sont le sexe (mesures avant sevrage, de comportement, neurophysiologiques et sanguines), le poids d'abattage (mesures sur les carcasses, les tractus génitaux mâles et femelles, lipides intramusculaires, fibres musculaires), l'âge à la mesure (en covariable pour les mesures de croissance, d'androsténone, comme effet fixé pour les mesures sanguines), l'ordre de passage (test d'environnement nouveau), la durée de gestation et le nombre d'embryons (mesures sur le tractus génital femelle). La recherche de QTL a ensuite été effectuée sur les données ajustées à l'aide des versions " demi-frères " (DF) et " pleins - frères " (PF) du logiciel MAPQTL développé à l'INRA (LE ROY et al, 1998 ; ELSEN et al, 1999). Dans les deux cas, la population est supposée structurée en familles de pères non apparentées. Les analyses DF font l'hypothèse que les pères sont accouplés à autant de mères non apparentées entre elles et aux pères que de descendants. Les analyses PF supposent quant à elles une structure hiérarchique intra-famille de père. Dans une première étape, la probabilité des différentes phases possibles des gamètes parentaux est calculée. La phase du gamète paternel étant dans tous les cas supposée reconstruite avec une bonne précision, seule la phase la plus probable est utilisée dans les étapes ultérieures. La phase des gamètes maternels étant reconstruite de façon moins précise, l'ensemble des phases présentant

une probabilité supérieure à 0,10 est considéré dans les analyses PF.

La détection de QTL proprement dite a été réalisée chromosome par chromosome. Elle a consisté à calculer, en chaque position du chromosome (tous les centimorgans), une statistique de test égale au rapport de la vraisemblance des données sous l'hypothèse de l'existence (V1), puis de l'absence (V0) d'un QTL lié aux marqueurs à cette position. Une variance résiduelle est calculée pour chaque famille de père de façon à améliorer la robustesse de la détection (GOFFINET et al, 1999). Le calcul des seuils de rejet de l'hypothèse nulle constitue une étape particulièrement critique, dans la mesure où la distribution de la statistique de test sous H0 n'est pas connue. Une technique, proposée par CHURCHILL et DOERGE (1994), permet de recréer une situation sans QTL lié en permutant de façon aléatoire les performances intra-famille, les données de marqueurs restant inchangées. L'analyse des données permutées fournit une valeur de la statistique de test sous l'hypothèse H0. En répétant cette opération un grand nombre de fois (10 000 à 50 000 fois), on obtient une distribution empirique de la statistique de test sous H0, quelle que soit la distribution de la variable analysée. Cette technique, utilisée dans le cas des analyses DF, ne peut toutefois être appliquée qu'à des familles dont la taille permet d'obtenir un nombre suffisant de permutations indépendantes. Compte tenu de la taille plus limitée des familles de pleins - frères, il a été jugé préférable d'estimer la distribution de la statistique de test, non plus en permutant les données, mais en les simulant sous l'hypothèse d'un déterminisme polygénique et d'une distribution normale des performances.

Il est également important, dans le cadre d'une recherche systématique de QTL, d'utiliser des seuils de rejet de l'hypothèse nulle prenant en compte le nombre extrêmement élevé de tests élémentaires réalisés (nombre de chromosomes x nombre de caractères indépendants), sous peine d'obtenir un grand nombre de faux résultats positifs. Une décomposition canonique de la matrice des corrélations entre les 92 caractères analysés (WELLER et al, 1996) a permis de montrer que les 40 premières variables canoniques expliquent plus de 96 % de la variabilité totale. Le nombre de tests réalisés équivaut donc à environ 760 tests élémentaires indépendants. Un niveau de signification de 0,05 pour chaque test élémentaire se traduirait par 38 faux QTL. La prise en compte d'un seuil global au niveau de l'expérimentation permet d'éviter ce problème, mais se traduit par des seuils d'autant plus sévères que le nombre de caractères étudiés est important et conduit à rejeter un nombre croissant de résultats positifs. Ainsi, dans le cas de PORQTL, un seuil de 0,05 au niveau de l'expérience correspond à un seuil pour chaque test élémentaire de $6,6 \cdot 10^{-5}$. Ce problème, abondamment discuté dans la littérature (LANDER et KRUGLYAK, 1995 ; WELLER et al, 1998) nous a conduits à présenter le niveau de signification obtenu pour chaque résultat positif. Ces résultats ont été regroupés en 2 catégories : un premier ensemble est constitué des résultats présentant un niveau de signification inférieur ou égal à $1,3 \cdot 10^{-3}$. Un seul faux QTL est espéré dans ce premier ensemble. Le second groupe est constitué des résultats présentant un niveau de signification inférieur ou égal à 1%,

qui se traduit par l'existence de 7 ou 8 faux résultats positifs parmi les QTL identifiés.

2. RÉSULTATS ET DISCUSSION

2.1. Marqueurs et carte génétique

Les principales caractéristiques du réseau de marqueurs utilisé et la répartition des marqueurs sur les 18 autosomes et le chromosome X sont présentés dans le tableau 2 et sur la figure 1, respectivement. La position des marqueurs situés aux extrémités des chromosomes a été déterminée à partir des données de la carte la plus complète publiée à ce jour (ROHRER et al, 1996). Comme l'illustre la figure 1, le réseau couvre de façon satisfaisante l'ensemble des chromosomes sur toute leur longueur. La distance moyenne entre marqueurs adjacents est de 27 centimorgans (cM) sur la carte moyenne. Cette moyenne cache toutefois une certaine variabilité des intervalles entre marqueurs adjacents, avec des marqueurs très proches (4 cM entre les marqueurs S0383 et S0025 sur le chromosome 7 par exemple) et quelques intervalles importants, en particulier sur les chromosomes 10 et 13. Ces disparités sont dues à la difficulté, malgré le grand nombre de marqueurs microsatellites disponibles chez le porc, de trouver des marqueurs de qualité pour certaines portions du génome, mais également à des différences de

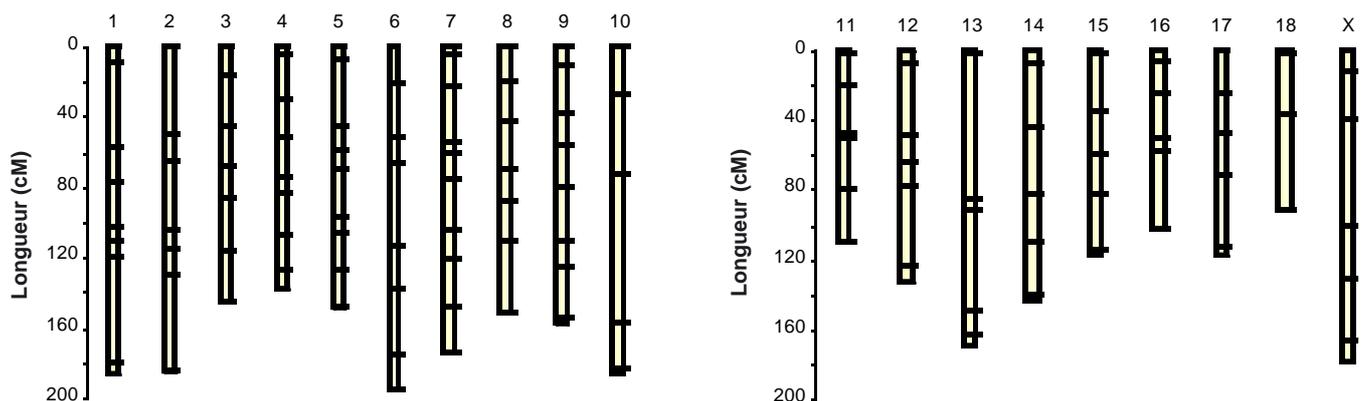
distance par rapport aux cartes publiées. Ainsi, la distance entre les microsatellites S0113 et S0155 est de 8 cM dans la présente étude contre 20 cM sur la carte publiée par ROHRER et al (1996). Ces écarts sont vraisemblablement en grande partie liés à la faible précision des cartes publiées jusqu'à présent, mais peuvent également traduire des différences de taux de recombinaison entre populations (OLLIVIER, 1995). Il convient toutefois de noter que l'ordre des marqueurs est de façon générale conforme à celui rapporté sur la carte publiée par ROHRER et al (1996).

Globalement, la taille du génome couverte par le réseau de marqueurs est sensiblement plus élevée que celle rapportée par ROHRER et al (1996) - 2622 cM contre 2286 cM, soit un écart de près de 15%. Conformément à la plupart des résultats publiés chez les mammifères, la carte femelle est nettement plus longue que la carte mâle (3102 cM si l'on exclut le chromosome X contre 2064 cM, soit une différence de longueur de 50%). Les écarts de distance entre sexes varient selon les régions du génome. Ils peuvent être très importants, comme dans la situation extrême des marqueurs SW1632 et S0382 (chromosome 11), distants de 7 cM chez les mâles et de 88 cM chez les femelles. De façon plus exceptionnelle, les distances peuvent être plus importantes sur la carte mâle que sur la carte femelle (par exemple, 62 cM contre 8 cM entre les marqueurs S0396 et S0113 sur le chromosome 1).

Tableau 2 - Caractéristiques du réseau de marqueurs utilisé

	Moyenne	Minimum	Maximum	Somme
Marqueurs/chromosome	6,1	3	10	115
Allèles/marqueur	5,5	2	14	637
Taille des chromosomes (cM)				
• Carte moyenne	138	89	185	2622
• Carte mâle	115	57	192	2064
• Carte femelle	171	126	229	3256
Intervalle entre marqueurs (cM)				
• Carte moyenne	27,0	3	84	-
• Carte mâle	22,1	2	81	-
• Carte femelle	33,9	4	100	-

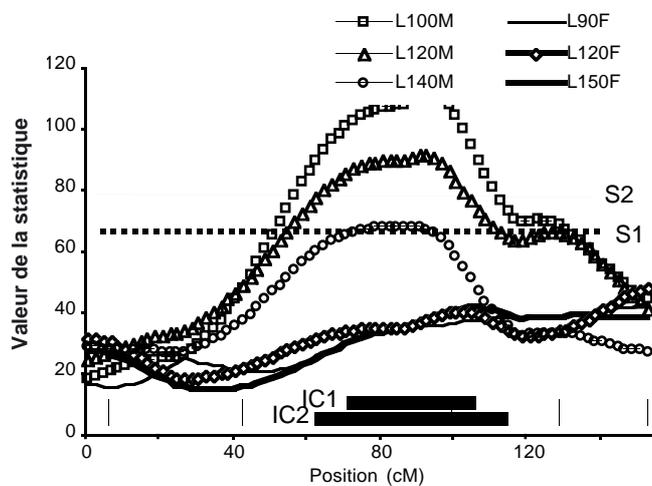
Figure 1 - Réseau de marqueurs utilisé



2.2. Détection de QTL

Un exemple d'évolution de la statistique de test est présenté sur la figure 2. Les bornes de l'intervalle de confiance de la position des 2 QTL les plus significatifs sont calculées de façon empirique en prenant les positions pour lesquelles la probabilité d'existence du QTL est 10 fois moins grande qu'au maximum (OTT, 1991). Comme l'illustre la figure 2, ces intervalles de confiance restent très élevés (de l'ordre de 30 à 40 cM), même pour les QTL les plus clairement mis en évidence.

Figure 2 - Exemple d'évolution de la statistique de test pour l'épaisseur de lard dorsal (ELD) sur le chromosome X



L90F, L100M, L120M, L120F, L140M, L150F = épaisseur moyenne de lard dorsal à 90, 100, 120, 140 et 150 jours d'âge, respectivement, chez les mâles (M) et/ou les femelles (F)

S1, S2 = seuils de signification à 0,01 et $1,3 \times 10^{-3}$, respectivement. IC1, IC2 = intervalle de confiance de la position du QTL pour L100M et L120M, respectivement.

La position des marqueurs est indiquée par les traits verticaux sur l'axe des abscisses.

Les principaux QTL mis en évidence sont reportés par groupe de caractères dans les tableaux 3 à 10. Dans chaque tableau sont mentionnés le caractère et le chromosome concernés ainsi que, pour chacune des 2 analyses DF et PF, les valeurs des statistiques de test obtenues, les niveaux de signification correspondants, la position sur la carte moyenne correspondant au maximum de la statistique et l'effet moyen de substitution allélique. Cet effet moyen est calculé comme la moyenne des effets de substitution allélique estimés pour chacun des 6 pères impliqués dans le dispositif. Dans le cas des analyses DF, pour lesquelles le signe de l'effet de substitution ne peut être estimé, les valeurs présentées correspondent à une moyenne des valeurs absolues des effets de substitution et sont donc présentées sans signe. Inversement, le signe de l'effet de substitution pouvant en général être calculé dans les analyses PF, les valeurs présentées sont des moyennes arithmétiques des effets estimés pour chaque père. Les valeurs nettement inférieures parfois obtenues dans les analyses PF sont en pratique souvent dues au

fait que le signe des effets de substitution allélique varie selon le père. A l'inverse, des valeurs DF et PF proches traduisent de façon générale le fait que les estimations PF sont toutes de même signe. Dans tous les cas, les QTL présentant un niveau de signification inférieur à $1,3 \times 10^{-3}$ (un seul faux positif espéré) sont indiqués en caractère gras.

2.2.1. Croissance

Les QTL mis en évidence pour les caractères de croissance sont présentés dans le tableau 3. Deux régions chromosomiques, situées sur les chromosomes 4 et 7, sont clairement associées à des variations importantes de la plupart des caractères de croissance, aussi bien dans le cadre des analyses DF que PF. Le QTL du chromosome 4 présente un effet plus marqué sur la croissance de mâles que sur celle des femelles. Cet effet, qui représente de 0,3 à 0,4 écart type phénotypique (σ_p), tend à augmenter au cours de la croissance. L'allèle d'origine Meishan est associé à une moindre vitesse de croissance. Ce résultat confirme ceux précédemment obtenus par ANDERSSON et al (1994) et MARKLUND et al (1999) dans un croisement Large White x sanglier, ainsi que par WALLING et al (1998) et WANG et al (1998) dans des croisements entre races chinoises et européennes. L'effet sur le gain moyen quotidien est plus important que dans le croisement Large White x sanglier (MARKLUND et al, 1999), mais comparable à celui rapporté par WALLING et al (1998) dans un croisement Large White x Meishan. La région chromosomique concernée du chromosome 7 est celle du complexe majeur d'histocompatibilité (SLA). L'effet, également de l'ordre de 0,3 à 0,4 σ_p , est dans ce cas plus marqué chez les femelles. De façon quelque peu surprenante, l'allèle Meishan est associé à une augmentation de la vitesse de croissance. Un locus de croissance sur le chromosome 7 est également rapporté par WALLING et al (1998), mais à une position semble-t-il différente et avec un effet favorable de l'allèle Large White. Quatre autres régions situées sur les chromosomes 1, 6, 8 et 11 sont associées à des variations significatives de la croissance, mais avec des niveaux de signification moindres sur un nombre plus réduit de caractères. On peut toutefois noter qu'un locus de gain moyen quotidien du sevrage à 56 kg de poids vif a récemment été mis en évidence dans la même région du chromosome 1 que dans la présente étude par PASZEK et al (1999).

2.2.2. Épaisseur de lard dorsal

Trois régions situées sur les chromosomes 1, 7 et 8 sont clairement associées à des variations importantes d'épaisseur de lard dorsal (tableau 4). Les régions concernées sur les chromosomes 1 et 7 sont celles où des locus de croissance ont été mis en évidence. Les mesures d'épaisseur de lard dorsal ayant été réalisées à âge constant, les effets sur l'épaisseur de lard dorsal sont en partie liées à ces différences de poids corporel. Les effets de substitution allélique sont supérieurs à 0,5 σ_p pour le chromosome X et compris entre 0,25 et 0,35 σ_p pour les deux autres chromosomes. Les allèles du chromosome X d'origine Meishan sont associés à une augmentation de l'adiposité dans les six familles de pères. Inversement, les allèles Meishan du chro-

Tableau 3 - QTL mis en évidence pour les caractères de croissance (1)

Caractère (2)	Chromo-some	Valeur de la statistique		Niveau de signification		Position (4) (cM)		Effet de substitution allélique (5)	
		DF (3)	PF (3)	DF	PF	DF	PF	DF	PF
P90F (kg)	1	30,0	54,1	10⁻³	ns	172	172	1,80	0,86
P120F (kg)	1	25,5	44,8	0,01	ns	172	172	3,10	0,78
P100M (kg)	4	30,6	74,4	9 . 10⁻⁴	3 . 10⁻³	66	75	2,34	-1,82
P120M (kg)	4	33,1	78,2	3 . 10⁻⁴	2 . 10⁻³	60	75	4,04	-2,44
P140M (kg)	4	27,7	73,2	4 . 10 ⁻³	4 . 10 ⁻³	60	76	4,70	-2,66
P160M (kg)	4	26,9	68,6	6 . 10 ⁻³	9 . 10 ⁻³	54	56	5,58	-5,06
P90F (kg)	4	33,2	57,0	3 . 10⁻⁴	ns	64	72	1,96	-0,96
P120F (kg)	4	28,3	54,7	3 . 10 ⁻³	ns	63	72	2,58	-1,70
P150F (kg)	4	30,1	55,8	10⁻³	ns	65	71	3,42	-2,30
GMQM (g/i)	4	18,8	67,3	ns	0,01	48	58	43	-42
GMQ21 (g/i)	6	24,2	55,7	5 . 10 ⁻³	ns	44	41	12	-8
P140M (kg)	7	24,8	67,3	0,01	0,01	65	70	3,74	3,52
P160M (kg)	7	25,3	67,4	8 . 10 ⁻³	0,01	59	67	4,50	4,40
P 90F (kg)	7	31,4	67,9	7 . 10⁻⁴	0,01	67	56	1,94	1,40
P120F (kg)	7	32,3	76,6	4 . 10⁻⁴	2 . 10⁻³	61	64	2,68	2,64
P150F (kg)	7	42,7	89,6	ns	<10⁻⁴	62	62	4,04	4,12
GMQF (g/i)	7	32,2	71,9	5 . 10⁻⁴	3 . 10⁻³	62	65	42	44
GL120α (g/l)	7	27,9	63,2	3 . 10 ⁻³	ns	92	58	0,04	-0,04
P160M (kg)	8	31,7	57,2	6 . 10⁻⁴	ns	10	34	6,22	-5,92
GMQM (g/i)	8	29,4	53,0	2 . 10 ⁻³	ns	9	10	70	-58
PNAIS (g)	11	30,7	69,4	8 . 10⁻⁴	8 . 10⁻³	83	78	106	46

(1) Les résultats en gras présentent un niveau de signification inférieur à $1,3 \times 10^{-3}$. Les autres résultats sont significatifs à 1%

(2) P_{jjj}Y = poids vif à jjj jours d'âge pour le sexe Y (M = mâle entier ; F = femelle) ; GMQF, GMQM = gain moyen quotidien en engraissement chez les femelles et les mâles, respectivement ; GL120α = glycémie basale à 120 jours d'âge ; PNAIS = poids à la naissance

(3) DF, PF = modèles " demi-frères " et " pleins-frères ", respectivement (voir texte)

(4) Dans les deux cas, les positions sont exprimées sur la carte moyenne à partir du zéro de la figure 1 (p.373)

(5) Différence entre l'allèle d'origine Meishan et l'allèle d'origine Large White

Tableau 4 - QTL mis en évidence sur les mesures d'épaisseur de lard dorsal (1)

Caractère (2)	Chromo-some	Valeur de la statistique		Niveau de signification		Position (4) (cM)		Effet de substitution allélique (mm) (5)	
		DF (3)	PF (3)	DF	PF	DF	PF	DF	PF
L100M	1	23,0	92,0	ns	<10⁻⁴	172	168	0,70	0,66
L120M	1	16,7	72,1	ns	5 . 10 ⁻³	162	160	0,96	0,98
L90F	1	29,0	88,6	10⁻³	2 . 10⁻⁴	172	171	0,82	0,34
L120F	1	34,4	96,7	<10⁻⁴	<10⁻⁴	168	158	1,58	0,50
L150F	1	33,7	83,6	2 . 10⁻⁴	5 . 10⁻⁴	156	153	2,02	0,60
L140M	6	25,6	47,7	9 . 10 ⁻³	ns	22	16	1,12	-0,88
L150F	6	15,4	68,3	ns	0,01	53	70	1,18	-0,90
L90F	7	32,7	82,7	4 . 10⁻⁴	6 . 10⁻⁴	66	66	0,74	-0,68
L120F	7	32,6	75,4	4 . 10⁻⁴	2 . 10⁻³	64	75	1,10	-1,10
L150F	7	34,1	92,2	2 . 10⁻⁴	<10⁻⁴	61	72	1,44	-1,34
L100M	8	8,7	68,5	ns	9 . 10 ⁻³	-	134	0,42	0,38
L100M	X	-	111,9	-	<10⁻⁴	-	95	-	1,46
L120M	X	-	91,2	-	<10⁻⁴	-	93	-	1,86
L140M	X	-	67,9	-	0,01	-	90	-	1,92

(1,3,4,5) Voir le tableau 3

(2) L_{jjj}Y = épaisseur moyenne de lard dorsal à jjj jours d'âge pour le sexe Y (M = mâle entier ; F = femelle)

mosome 7 sont associés à une moindre épaisseur de lard dorsal. Sur le chromosome 1, les effets de substitution allélique diffèrent entre pères, pour les mesures réalisées sur les femelles, avec des effets significativement positifs ou négatifs qui traduisent la non fixation vraisemblable des allèles dans les populations grand - parentales. Ces résultats confirment ceux obtenus dans les mêmes régions des chromosomes 1 et X par ROHRER et KEELE (1998a) et du chromosome 7 par ROHRER et KEELE (1998a), WALLING et al (1998), WANG et al (1998) et DE KONING et al (1999).

2.2.3. Caractères de carcasse

Les QTL mis en évidence sur les caractères de carcasse figurent dans le tableau 5. Les mêmes régions des chromosomes 7 et X que pour l'épaisseur de lard dorsal sont associées à des variations de composition de la carcasse. Les allèles Meishan du chromosome X sont associés à la fois à une augmentation de la quantité de gras et une diminution de la quantité de muscle. Les allèles Meishan du chromosome 7 sont quant à eux associés à une diminution du poids des morceaux gras et un accroissement du poids du tissu osseux, mais ont peu d'effet sur le tissu musculaire. L'existence d'effets significatifs sur l'adiposité de la carcasse à poids constant traduit le fait que le locus d'épaisseur de lard dorsal précédemment mis en évidence sur le chromosome 7 n'est

pas uniquement lié à des différences de poids corporel. Des résultats tout à fait similaires ont été obtenus sur ces 2 mêmes chromosomes par ROHRER et KEELE (1998b). Quatre autres régions présentent des résultats significatifs. Le résultat le plus probant concerne le chromosome 2, pour lequel l'effet favorable de l'allèle Large White sur la quantité de muscle correspond à la région du gène IGF-2, pour laquelle des effets similaires ont été mis en évidence dans des croisements Large White x Piétrain (NEZER et al, 1999) et Large White x sanglier (JEON et al, 1999). Il convient par ailleurs de noter que le QTL suggéré sur le chromosome 6 est situé à plus de 50 cM du locus Hal de sensibilité à l'halothane, qui n'est du reste pas en ségrégation dans la présente population.

2.2.4. Caractères de reproduction

Cinq régions chromosomiques ont été identifiées comme associées à des variations de mesures testiculaires chez les mâles (tableau 6). Les effets les plus significatifs concernent des locus affectant le poids des vésicules séminales sur le chromosome 3 et le poids des testicules sur le chromosome 17. Les allèles Meishan sont associés à une augmentation du poids des vésicules séminales sur le chromosome 3, mais un moindre développement testiculaire sur le chromosome 17.

Tableau 5 - QTL mis en évidence pour les caractères de carcasse (1)

Caractère (2)	Chromosome	Valeur de la statistique		Niveau de signification		Position (4) (cM)		Effet de substitution allélique (5)	
		DF (3)	PF (3)	DF	PF	DF	PF	DF	PF
LONGE (kg)	2	33,0	70,0	3 . 10⁻⁴	7 . 10⁻³	0	0	0,20	-0,18
% (J+L)	2	27,9	57,3	5 . 10 ⁻³	ns	0	0	0,78	-0,64
% MU	2	31,2	61,8	8 . 10⁻⁴	ns	2	0	1,6	-1,04
POITR (kg)	4	12,7	78,1	ns	<10⁻⁴	70	65	0,06	0,04
LONGE (kg)	6	25,5	57,7	8 . 10 ⁻³	ns	31	1	0,26	0,08
%(J+L)	6	27,3	60,1	5 . 10 ⁻³	ns	22	23	1,48	0,64
%MU	6	26,2	53,5	7 . 10 ⁻³	ns	20	20	2,32	0,98
BARD (kg)	7	37,4	82,2	<10⁻⁴	<10⁻⁴	63	65	0,32	-0,34
HACH (kg)	7	61,5	156,5	<10⁻⁴	<10⁻⁴	70	70	0,18	0,16
PANNE (kg)	7	69,1	119,9	<10⁻⁴	<10⁻⁴	67	67	0,12	-0,12
%(B+P)	7	52,7	109,2	<10⁻⁴	<10⁻⁴	66	65	1,62	-1,66
PIEDS (kg)	7	100,0	273,4	<10⁻⁴	<10⁻⁴	100	68	0,16	0,36
TETE (kg)	7	99,7	230,1	<10⁻⁴	<10⁻⁴	78	68	0,38	0,14
POITR (kg)	7	40,9	86,7	<10⁻⁴	<10⁻⁴	61	61	0,12	-0,14
%(J+L)	17	25,4	49,5	8 . 10 ⁻³	ns	50	65	0,98	1,30
BARD (kg)	X	-	100, 3	-	<10⁻⁴	-	96	-	0,54
LONGE (kg)	X	-	71,6	-	8 . 10⁻⁴	-	67	-	-0,38
%(B+P)	X	-	73,4	-	7 . 10⁻⁴	-	98	-	1,96
%(J+L)	X	-	109,1	-	<10⁻⁴	-	97	-	-2,18
% MU	X	-	99,7	-	<10⁻⁴	-	97	-	-3,34
X2 (mm)	X	-	71,0	-	4 . 10⁻⁴	-	133	-	1,98
X4 (mm)	X	-	75,9	-	2 . 10⁻⁴	-	132	-	2,76

(1,3,4,5) Voir le tableau 3

(2) LONGE, POITR, BARD, HACH, PANNE, PIEDS, TETE = poids de longe, de poitrine, de hachage, de panne, des pieds et de la tête dans la demi-carcasse soumise à une découpe parisienne normalisée

%(J+L), %(B+P), %MU = pourcentage de jambon + longe, de bardière + panne et taux de muscle estimé dans la carcasse, respectivement ;

X2, X4 = mesures d'épaisseur de lard dorsal sur la carcasse

Les résultats obtenus sur les autres chromosomes sont moins nets. On peut toutefois mentionner qu'une association entre le SLA, qui est inclus dans la région chromosomique mise en évidence dans le cas présent, et ces mêmes caractères avait été observée dans une précédente étude (C. RENARD, communication personnelle).

L'existence de QTL sur les caractères de reproduction femelle est suggérée pour un nombre relativement important de régions chromosomiques, mais sans qu'aucun résultat ne ressorte de façon réellement marquée (tableau 7). Les résultats les plus nets portent sur la longueur ou le poids des cornes utérines. A l'exception du chromosome 9, ceux-ci ne sont toutefois pas associés à des variations significatives de la taille de portée. Les QTL mis en évidence sur le taux d'ovulation (chromosome 7) et le nombre d'embryons (chromosome 8) dans l'étude préliminaire de BIDANEL et al (1998)

n'apparaissent plus de façon significative malgré l'augmentation du nombre d'animaux et de marqueurs. Les QTL mis en évidence dans la présente étude ne correspondent en général pas à ceux mis en évidence par d'autres auteurs (RATHJE et al, 1997 ; ROHRER et al, 1999 ; WILKIE et al, 1999), qui mettent notamment en évidence un locus de taux d'ovulation sur le chromosome 8. Cette situation traduit vraisemblablement le fait que plusieurs QTL sont à l'origine de la plus grande prolificité de la race Meishan et que le dispositif expérimental utilisé reste trop peu puissant pour des caractères à faible héritabilité dans une telle situation.

2.2.5. Caractéristiques des tissus musculaires et adipeux

Trois régions chromosomiques sont associées à des variations importantes de caractéristiques des tissus musculaires et adipeux (tableau 8). La région du SLA sur le chromosome 7

Tableau 6 - QTL mis en évidence sur les caractéristiques du tractus génital mâle (1)

Caractère (2)	Chromo-some	Valeur de la statistique		Niveau de signification		Position (4) (cM)		Effet de substitution allélique (5)	
		DF (3)	PF (3)	DF	PF	DF	PF	DF	PF
PVESS (g)	3	22,8	90,5	ns	< 10⁻⁴	57	59	33,0	23,0
PCOWP (g)	4	25,8	69,6	8 . 10 ⁻³	8 . 10 ⁻³	115	102	25,0	18,6
PEPID (g)	4	9,7	75,2	ns	3 . 10 ⁻³	0	70	4,7	0,1
LCOWP (mm)	7	17,3	69,1	ns	8 . 10 ⁻³	76	32	13,8	-7,0
PTEST (g)	7	24,8	55,1	9 . 10 ⁻³	ns	148	87	32,4	-18,0
PTEST (g)	13	8,8	74,3	ns	3 . 10 ⁻³	83	51	23,8	-5,6
PTEST (g)	17	30,5	63,4	9 . 10⁻⁴	ns	48	55	40,6	-43,6

(1,3,4,5) Voir le tableau 3

(2) PVESS = poids des vésicules séminales ; LCOWP, PCOWP = longueur et poids des glandes de Cowper, respectivement ; PEPID = poids des épидидymes ; PTEST = poids des testicules

Tableau 7 - QTL mis en évidence sur les caractères de reproduction femelle (1)

Caractère (2)	Chromo-some	Valeur de la statistique		Niveau de signification		Position (4) (cM)		Effet de substitution allélique (5)	
		DF (3)	PF (3)	DF	PF	DF	PF	DF	PF
LCORNE (m)	1	28,2	53,8	10⁻³	ns	69	68	0,34	0,18
NTET	4	23,8	63,1	4 . 10 ⁻³	ns	11	21	0,47	0,27
TO	5	12,0	69,7	ns	8 . 10 ⁻³	140	128	0,79	-0,36
PCORNE (kg)	7	15,1	73,8	ns	4 . 10 ⁻³	100	89	0,08	0,04
PCORNAJ (kg)	7	22,0	71,8	ns		103	83	0,07	0,03
NTET	7	25,6	76,4	3 . 10⁻³	10⁻³	121	115	0,38	-0,36
PCORNE (kg)	9	9,7	72,6	ns	4 . 10 ⁻³	0	106	0,10	0,11
PCORNAJ (kg)	9	9,0	81,7	ns	6 . 10⁻⁴	0	105	0,09	0,08
SE	9	6,7	67,9	ns	0,01	10	38	6,2	2,4
LCORNE (m)	11	25,9	58,8	4 . 10 ⁻³	ns	5	5	0,35	0,25
LCORNAJ (m)	13	17,2	83,1	ns	5 . 10⁻⁴	121	105	0,36	-0,27
LCORNE (m)	13	12,5	81,6	ns	6 . 10⁻⁴	142	53	0,27	-0,12
NTET	16	26,6	49,2	7 . 10⁻⁴	ns	40	10	0,37	0,31
NTET	17	8,6	67,9	ns	0,01	40	10	0,37	0,31

(1,3,4,5) Voir le tableau 3

(2) PCORNE, PCORNAJ, LCORNE, LCORNAJ = poids et longueur des cornes utérines à 30 jours de gestation, non ajustés (E) ou ajustés (AJ) pour le poids corporel de la femelle. NTET = nombre de tétines ; TO = nombre de corps jaunes ; SE = % de survie embryonnaire

Tableau 8 - QTL mis en évidence sur les caractéristiques des tissus musculaire et adipeux (1)

Caractère (2)	Chromo- some	Valeur de la statistique		Niveau de signification		Position (4) (cM)		Effet de substitution allélique (5)	
		DF (3)	PF (3)	DF	PF	DF	PF		
AND100 (ppm)	3	38,4	65,7	<10⁻⁴	0,017	45	42	0,25	0,24
AND120 (ppm)	3	39,3	86,5	<10⁻⁴	<10⁻⁴	38	37	0,46	0,31
AND160 (ppm)	4	32,4	61,1	5 . 10⁻⁴	0,04	63	89	0,93	0,60
AND100 (ppm)	7	29,8	74,2	10⁻³	7 . 10⁻³	54	57	0,20	-0,20
AND120 (ppm)	7	54,5	96,6	<10⁻⁴	<10⁻⁴	70	70	0,60	-0,57
AND140 (ppm)	7	46,5	86,3	<10⁻⁴	<10⁻⁴	70	71	0,80	-0,87
AND160 (ppm)	7	34,0	70,8	3 . 10⁻⁴	9 . 10⁻³	51	54	0,94	--0,72
ANDAB (ppm)	7	36,9	56,2	<10⁻⁴	ns	68	-	1,16	-0,89
LIM (%)	7	48,2	86,6	<10⁻⁴	<10⁻⁴	70	66	0,35	0,32
EMT-LD	7	36,0	84,3	<10⁻⁴	<10⁻⁴	67	66	1,25	1,35
AND100 (ppm)	8	14,0	73,6	ns	4 . 10 ⁻³	-	82	0,11	-0,06
NFIB (x1000)	14	8,9	72,1	ns	4 . 10 ⁻³	112	125	2,39	0,66

(1,3,4,5) Voir le tableau 3

(2) AND_{ijj}, ANDAB = Teneur en androsténone du gras dorsal à *jjj* jours d'âge et à l'abattage, respectivement ; LIM = teneur en lipides intra-musculaires du muscle long dorsal ; EMT-LD = activité de l'enzyme malique dans le muscle long dorsal ; NFIB = nombre de fibres musculaires dans le muscle semi-tendineux

présente ainsi des effets marqués sur la teneur en androsténone du gras, la teneur en lipides intra - musculaires, ainsi que l'activité d'une enzyme-clé de la lipogénèse, l'enzyme malique. Quel que soit l'âge, les allèles Meishan sont associés à une moindre teneur en androsténone du gras, avec un effet de substitution allélique de 0,4 à 0,5 σ_p . Les allèles Meishan conduisent par ailleurs à un accroissement de la teneur en lipides intra - musculaire, avec un effet de substitution allélique de 0,6 σ_p , et une augmentation de l'activité de l'enzyme malique, avec un effet supérieur à 1 σ_p . Trois autres régions situées sur les chromosomes 3, 4 et 8 présentent des locus sur la teneur en androsténone du gras. Le QTL du chromosome 3, qui n'apparaît que chez le jeune animal (avant 140 jours d'âge) peut être rapproché du locus mis en évidence sur le poids des vésicules séminales dans cette même région et conduire à émettre l'hypothèse d'un locus unique de précocité sexuelle dans cette région chromosomique. L'effet du QTL du chromosome 4 est plus tardif (à 160 jours d'âge). Dans les 2 cas, l'allèle Meishan est associé à une augmentation du taux d'androsténone. La 3ème région, située sur le chromosome 8, présente des effets nettement plus réduits. Enfin, un locus affectant le nombre de fibres musculaires est suggéré sur le chromosome 14, avec de fortes variations entre pères des effets de substitution allélique.

2.2.6. Mesures comportementales et neuroendocriniennes

Aucun QTL n'a été mis en évidence sur les caractères de comportement. En revanche, plusieurs régions chromosomiques présentent des effets significatifs sur les mesures neuroendocriniennes (tableau 9). Le résultat le plus net concerne la région q télomérique du chromosome 7, où un locus affectant la teneur plasmatique en cortisol avant et surtout après test d'exposition à un environnement nouveau a pu être mis

en évidence. Les allèles Meishan conduisent à des teneurs en cortisol plus élevées de 0,3 (avant test) ou 0,5 (après test) σ_p . Un second locus affectant la teneur de base en cortisol a également été mis en évidence sur le chromosome 2, mais avec des effets de substitution allélique de signe variable selon le père. Des locus affectant la teneur en ACTH ont également été repérés sur le chromosome 17 (ACTH post test) et, quoique de façon moins nette, sur le chromosome 8 (ACTH de base). Les allèles Meishan sont associés à une plus forte valeur d'ACTH sur le chromosome 17 et une moindre valeur sur le chromosome 8. Cette même région du chromosome 8 est associée à des variations de glycémie post - test, avec également des effets positifs des allèles Meishan. Trois autres locus ont été mis en évidence ou suggérés sur la glycémie. Le résultat le plus net concerne la glycémie de base sur le chromosome 3, les 2 QTL suggérés étant quant à eux situés sur les chromosomes 1 (glycémie post - test) et 5 (variation de glycémie liée au test).

2.2.7. Caractéristiques sanguines (tableau 10)

Des locus affectant les caractéristiques sanguines ont été identifiés sur 4 chromosomes différents. La région du gène KIT de coloration " blanc dominant " de la robe sur le chromosome 8 est associée à des variations du nombre de globules rouges et du volume globulaire moyen. Les allèles Meishan conduisent à un accroissement du nombre d'hématies et une diminution de leur taille. Le gène KIT constitue un bon candidat positionnel pour ce QTL, dans la mesure où le gène homologue chez la souris est associé à des variations importantes de ces mêmes caractères (GEISSLER et al., 1980). Un autre QTL affectant le taux d'hémoglobine et l'hématocrite est mis en évidence dans la région du SLA sur le chromosome 7 avec, dans ce cas, un effet négatif des allèles Meishan. Les autres QTL suggérés concernent ces mêmes

Tableau 9 - QTL mis en évidence sur les mesures comportementales et neuroendocriniennes (1)

Caractère (2)	Chromo-some	Valeur de la statistique		Niveau de signification		Position (4) (cM)		Effet de substitution allélique (5)	
		DF (3)	PF (3)	DF	PF	DF	PF	DF	PF
GL42p (g/l)	1	25,7	69,0	8 . 10 ⁻³	9 . 10 ⁻³	91	94	0,08	-0,04
CORTa (ng/ml)	2	29,8	54,4	6 . 10⁻⁴	ns	17	103	18,8	2,8
GL42a (g/l)	3	29,1	71,8	10⁻³	5 . 10⁻³	128	123	0,18	0,06
ΔGL42 (g/l)	5	23,7	73,8	9 . 10 ⁻³	3 . 10 ⁻³	133	131	0,12	-0,10
CORTa (ng/ml)	7	30,0	63,8	5 . 10⁻⁴	ns	146	154	13,0	11,0
CORTp (ng/ml)	7	48,9	103,8	<10⁻⁴	<10⁻⁴	150	154	28,6	25,0
GL42p (g/l)	8	14,4	83,9	ns	5 . 10⁻⁴	143	94	0,04	0,02
ACTHa (pg/ml)	9	10,7	67,1	ns	9 . 10 ⁻³	10	81	16,4	-11,0
ACTHp (pg/ml)	17	7,4	80,8	ns	<10⁻⁴	15	58	26,8	20,6

(1,3,4,5) Voir le tableau 3

(2) ACTHa, ACTHp, CORTa, CORTp, GLYCa, GLY Cp = teneurs plasmatiques en adrénocorticotropine, en cortisol et en glucose avant (a) et après (p) test d'environnement nouveau, respectivement

Tableau 10 - QTL mis en évidence sur les caractéristiques sanguines (1)

Caractère (2)	Chromo-some	Valeur de la statistique		Niveau de signification		Position (4) (cM)		Effet de substitution allélique (5)	
		DF (3)	PF (3)	DF	PF	DF	PF	DF	PF
CCMH (%)	1	21,5	69,0	ns	8 . 10 ⁻³	172	155	0,34	-0,12
NGR (x10 ⁶ /mm ³)	1	13,3	71,1	ns	7 . 10 ⁻³	88	94	0,19	-0,06
HEMOG (g/dl)	1	25,7	66,0	8 . 10 ⁻³	ns	172	148	0,52	-0,29
HEMT (%)	1	24,5	54,0	0,01	ns	165	149	1,64	-0,91
FER (mmol/l)	6	24,8	43,6	9 . 10 ⁻³	ns	14	10	7,6	-4,6
HEMOG (g/dl)	7	30,6	67,4	9 . 10⁻⁴	0,01	69	70	0,39	-0,10
HEMT (%)	7	31,2	69,2	8 . 10⁻⁴	8 . 10⁻³	69	69	1,22	-1,12
NPLA (x10 ³ /mm ³)	7	11,8	74,0	ns	3 . 10 ⁻³	0	0	28,0	-6,7
NGR (x10 ⁶ /mm ³)	8	82,7	161,1	<10⁻⁴	<10⁻⁴	69	65	0,41	0,39
VGM (µm ³)	8	44,8	107,5	<10⁻⁴	<10⁻⁴	69	69	2,28	-1,98

(1,3,4,5) Voir le tableau 3

(2) CCMH = concentration corpusculaire moyenne en hémoglobine ; NBGR = nombre de globules rouges ; HEMOG = taux d'hémoglobine ; HEMTC = hématocrite ; FER = concentration en fer total ; NPLAQ = nombre de plaquettes ; VGM = volume globulaire moyen

caractères, ainsi que sur leur rapport (CCMH) sur le chromosome 1, le nombre de globules rouges sur une région différente de ce même chromosome, la concentration en fer total sur le chromosome 6 et le nombre de plaquettes sur la région p télomérique du chromosome 7.

3. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Un nombre important de QTL affectant des caractères d'intérêt économique a pu être mis en évidence ou suggéré dans le cadre du programme PORQTL. Cette première analyse pose toutefois probablement autant de questions qu'elle n'apporte de résultats. En effet, si certains résultats laissent peu de doute quant à la réalité des effets mis en évidence, d'autres nécessitent confirmation avant d'envisager une utilisation en sélection ou une localisation plus précise. Celle-ci peut être apportée de diverses manières. La confirmation de résultats à partir d'expériences indépendantes constitue un

premier argument fort en faveur de l'existence d'un QTL. Cet argument peut être renforcé en dépassant le stade de la seule constatation de résultats convergents et en procédant à des analyses conjointes des données de plusieurs expérimentations. De telles analyses permettent des gains notables en terme de puissance de détection et de précision de la localisation ou de l'estimation des effets des QTL, comme l'ont récemment montré WALLING et al (1999). Elles nécessitent cependant une certaine homogénéité des dispositifs expérimentaux, notamment des mesures réalisées. Une alternative consiste à procréer de nouveaux descendants à partir des mêmes familles. Pour des raisons à la fois zootechniques (longévité des reproducteurs) et d'efficacité des protocoles expérimentaux, des dispositifs sur plusieurs générations sont le plus souvent mis en place. Cette solution permet en effet, non seulement de confirmer l'existence d'un QTL, mais également d'accroître la précision de sa localisation (voir ci-dessous). Elle peut en outre être associée à un programme d'introggression de régions intéressantes du génome.

D'autre part, les modèles statistiques et génétiques utilisés n'ont permis de tester qu'une hypothèse extrêmement simple, à savoir l'existence, pour différentes portions du génome, d'un QTL affectant chacun des caractères étudiés. Il n'ont par contre pas permis de savoir si les allèles au(x) QTL sont fixés dans les populations grand - parentales, si les différents effets associés à une même région chromosomique sont des effets pléiotropiques ou dus à des QTL liés, ou encore si les effets mis en évidence sur les mesures longitudinales ou des caractères fortement corrélés sont liés à un ou plusieurs QTL. De nombreuses analyses complémentaires restent donc nécessaires.

Des applications de ces résultats dans les programmes d'amélioration génétique sont néanmoins d'ores et déjà envisageables. La perspective la plus immédiate concerne les populations issues de croisement entre races chinoises et européennes, qu'il s'agisse de lignées composites ou de croisements discontinus. On peut en effet assez aisément envisager la mise en place d'une sélection assistée par marqueurs de reproducteurs appartenant à ces populations, afin par exemple d'éliminer les haplotypes associés à une forte adiposité ou accroître la fréquence des haplotypes associés à une forte teneur en gras intra - musculaire. Il importera néanmoins d'étudier au préalable l'intérêt génétique et économique d'un tel dispositif. Dans les populations européennes, il importe par contre de vérifier que des effets similaires peuvent être retrouvés dans les mêmes régions du génome avant d'envisager toute stratégie d'application de ces résultats (introgression d'un gène favorable ou sélection assistée par marqueurs). Une étude de ce type fait actuelle-

ment l'objet d'une collaboration entre l'INRA, l'ITP et les organisations de sélection porcine.

Bien qu'envisageables, ces applications ont une efficacité qui reste limitée par l'imprécision de la localisation des QTL. L'amélioration de cette localisation, qui constitue en outre une première étape indispensable des travaux visant à identifier le(s) gène(s) responsable(s) des variations observées, reste de ce fait une priorité importante. La précision de la localisation peut être améliorée en augmentant le nombre de marqueurs dans la région du génome concernée mais surtout en augmentant le nombre de méioses informatives à partir, par exemple, de générations successives de croisements en retour ou d' " intercross ". L'utilisation de reproducteurs recombinants dans la (les) région(s) chromosomique(s) étudiées permet dans ce cas d'améliorer de façon substantielle l'efficacité des dispositifs expérimentaux. D'autres approches, comme celles basées sur la recherche de régions du génome identiques par ascendance peuvent également permettre une localisation plus précise des QTL.

REMERCIEMENTS

Le programme " PORQTL " a fait l'objet de financements de l'Union Européenne (BRIDGE et BIOTECH+), de l'INRA (AIP " structure des génomes animaux "), du Département de Génétique Animale et du Groupement de Recherches et d'Études sur les Génomes. Les auteurs tiennent à remercier G. BURGAUD et l'ensemble du personnel de l'unité de génétique porcine du Magneraud et de la station expérimentale porcine de Rouillé pour la quantité et la qualité du travail réalisé.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARCHIBALD A.L., BROWN J.F., COUPERWHITE S. et al, 1995. *Mammalian Genome*, 6, 157-175.
- ANDERSSON L., HALEY C.S., ELLEGREN H. et al, 1994. *Science*, 263, 1771-1774.
- BIDANEL J.P., CARITEZ J.C., LEGAULT C., 1990. *Pig News & Information*, 11, 345-348.
- BIDANEL J.P., MILAN D., CHEVALET C. et al, 1998. *Journées Rech. Porcine en France*, 30, 117-125.
- BONNEAU M., 1993. *Am. J. Physiol.*, 264, E54-E59.
- CHANG H.C., SEIDMAN I., TEEBOR G., LANE D.M., 1967. *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 28, 682-686.
- CHURCHILL G.A., DOERGE R.W., 1994. *Genetics*, 138, 963-971.
- CLAUS R., MAHLER G., MUNSTER E., 1988. *Archiv für Lebensmittelhygiene*, 39, 87-90.
- DE KONING D.J., JANSS L.L.G., RATTINK A.P. et al, 1999. *Genetics*, 152, 1679-1690.
- DÉSAUTÉS C., BIDANEL J.P., MORMÈDE P., 1997. *Physiol. Behav.*, 62, 337-347.
- ELSEN J.M., MANGIN B., GOFFINET B., BOICHARD D., LE ROY P., 1999. *Genet. Sel. Evol.*, 31, 213-224.
- FICHT W.H., WILL R., CHAIKOF I.L., 1959. *J. Biol. Chem.*, 234, 1048-1051.
- FOLCH J., LEES M., LOANE-STANLEY G.H., 1957. *J. Biol. Chem.*, 226, 497-509.
- GEISSLER E.N., McFARLAND E.C., RUSSELL E.S., 1980. *Genetics*, 97, 337-361.
- GOFFINET B., LE ROY P., BOICHARD D., ELSEN J.M., MANGIN B., 1999. *Genet. Sel. Evol.*, 31, 341-350.
- GREEN P., FALLS K., CROOKS S., 1990. *Cri-Map version 2.4*. Washington University School of Medicine, St. Louis, USA.
- HSU R.Y., LARDY H.A., 1969. *Methods in enzymology*. Academic Press, New-York, USA and London, UK, 17, 230-235.
- IANNUCELLI E., WOLOSZYN N., ARHAINX J., GELLIN J., MILAN D., 1996. In : *Proc. XXVth International Conference on Animal Genetics*, July 21-25, 1996, Tours, France, 88 (résumé).
- JEON J.T., CARLBORG O., TÖRNSTEN A. et al, 1999. *Nature Genet.*, 21, 157-158.
- LANDER E., KRUGLYAK L., 1995. *Nature Genet.*, 11, 241-247.
- LE ROY P., ELSEN J.M., BOICHARD D. et al. 1998. In : *Proc. 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Armidale, Australia, 26, 257-260.
- MARKLUND L., NYSTRÖM P.E., STERN S., ANDERSSON-EKLUND L., ANDERSSON L., 1999. *Heredity*, 82, 134-141.
- NEZER C., MOREAU L., BROUWERS B. et al, 1999. *Nature Genet.*, 21, 155-156.

- OLLIVIER L., 1970. Ann. Génét. Sél. Anim., 2, 311-324.
- OLLIVIER L., 1995. Genome, 38, 1048-1051.
- OTT J., 1991. Analysis of human genetic linkage. The John Hopkins University Press, Baltimore, USA and London, UK.
- PASZEK A.A., WILKIE P.J., FLICKINGER G.H. et al, 1999. Mammalian Genome, 10, 117-122.
- RATHJE T.A., ROHRER G.A., JOHNSON R.K., 1997. J. Anim. Sci., 75, 1486-1494.
- ROHRER G.A., ALEXANDER L.J., HU Z. et al, 1996. Genome Res., 6, 371-391.
- ROHRER G.A., KEELE J.W., 1998a., J. Anim. Sci., 76, 2247-2254.
- ROHRER G.A., KEELE J.W., 1998b., J. Anim. Sci., 76, 2255-2262.
- ROHRER G.A., FORD J.J., WISE T.H., VALLET J.L., CHRISTENSON R.K., 1999. J. Anim. Sci., 77, 1385-1391.
- WALLING G.A., ARCHIBALD A.L., VISSCHER P.M., HALEY C.S., 1998. In : Proc. 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Armidale, Australia, 23, 519-522.
- WALLING G.A., VISSCHER P.M., ANDERSSON L. et al, 1999. In : Proc. British Society of Animal Science, p 45 (résumé).
- WANG L., YU T.P., TUGGLE C.K., LIU H.C., ROTHSCHILD M.F., 1998. J. Anim. Sci., 76, 2560-2567.
- WELLER J.I., WIGGANS G.R., VANRADEN P.M., RON M., 1996. Theor. Appl. Genet., 92, 998-1002.
- WELLER J.I., SONG J.S., HEYEN D.W., LEWIN H.A., RON M., 1998. Genetics, 150, 1699-1706.
- WILKIE P.J., PASZEK A.A., BEATTIE C.W. et al, 1999. Mammalian Genome, 10, 573-578.

ANNEXE

Effectifs, moyenne et écart-type des caractères analysés

Caractères	Sexe	Sigle	Définition (1)	Effectif	Moyenne	Écart-type
Poids corporel (kg)						
- à la naissance	M+F	PNAIS	Mesuré	1103	1,20	0,27
- à 21 jours d'âge	M+F	P21	Mesuré	1103	5,20	1,24
- à 90 jours d'âge	F	P90F	Mesuré	553	37,7	6,0
- à 100 jours d'âge	M	P100M	Mesuré	520	38,6	5,9
- à 120 jours d'âge	F	P120F	Mesuré	560	59,4	9,4
- à 120 jours d'âge	M	P120M	Mesuré	520	50,7	8,7
- à 140 jours d'âge	M	P140M	Mesuré	516	61,9	11,6
- à 150 jours d'âge	F	P150F	Mesuré	547	80,4	11,6
- à 160 jours d'âge	M	P160M	Mesuré	505	71,7	14,1
- GMQ 0-21 jours (g/j)	M+F	GMQ21	$10^3 (P21 - PNAIS)/D1$	1103	199	54
- GMQ en engraissement (g/j)	F	GMQF	$10^3 (P150F - P70)/D2$	540	711	120
- GMQ en engraissement (g/j)	M	GMQM	$10^3 (P160M - P70)/D2$	498	530	162
Test d'hypoglycémie insulinique						
- Taux GH pré-test (ng/ml)	M	GHa	Mesuré	428	5,1	3,0
- Taux de GH post test (ng/ml)	M	GHp	Mesuré	430	13,2	8,1
- Variation du taux de GH (ng/ml)	M	ΔGH	GHp-GHa	424	8,1	8,1
- Glycémie pré test (g/l)	M	GL42a	Mesuré	431	0,83	0,12
- Glycémie post test (g/l)	M	GL42p	Mesuré	431	0,26	0,09
- Variation de glycémie (g/l)	M	$\Delta GL42$	GL42p-GL42a	431	-0,57	0,11

(1) D1 = durée de l'intervalle naissance - pesée à 21 jours ; D2 = durée d'engraissement ; p70 = poids à 70 jours d'âge ; PCA = poids de carcasse ; Pab = poids d'abattage

Caractères	Sexe	Sigle	Définition (1)	Effectif	Moyenne	Écart-type
Épaisseur de lard dorsal (mm)						
- à 90 jours d'âge	F	L90F	Mesuré	548	14,5	3,1
- à 100 jours d'âge	M	L100M	Mesuré	522	10,6	2,2
- à 120 jours d'âge	F	L120F	Mesuré	549	20,1	4,1
- à 120 jours d'âge	M	L120M	Mesuré	522	12,3	2,9
- à 140 jours d'âge	M	L140M	Mesuré	514	14,0	3,6
- à 150 jours d'âge	F	L150F	Mesuré	539	25,2	5,0
Mesures sur la carcasse						
- Rendement de carcasse (%)	M	RDT	100(PC A/Pab)	488	74,7	2,3
- Poids de longe (kg)	M	LONGE	Mesuré	482	8,15	1,38
- Poids de jambon (kg)	M	JAMB	Mesuré	482	5,83	0,89
- Poids de bardière (kg)	M	BARD	Mesuré	482	2,91	0,99
- Poids de panne (kg)	M	PANNE	Mesuré	481	0,41	0,21
- Poids de poitrine (kg)	M	POITR	Mesuré	482	3,00	0,64
- Poids de hachage (kg)	M	HACH	Mesuré	482	4,74	0,82
- Poids de la tête (kg)	M	TETE	Mesuré	477	4,84	0,81
- Poids des pieds (kg)	M	PIEDS	Mesuré	480	1,04	0,21
- Poids de la hampe (kg)	M	HAMPE	Mesuré	482	1,15	0,32
- Poids des reins (kg)	M	REIN	Mesuré	479	0,11	0,02
- Épaisseur de lard X2 (mm)	M	X2	Mesuré	484	17,9	5,2
- Épaisseur de lard X4 (mm)	M	X4	Mesuré	484	17,2	5,1
- Épaisseur de muscle X5 (mm)	M	X5	Mesuré	484	34,9	9,3
- % (jambon + longe)	M	%(J+L)	(JAMB+LONGE)/ (0,01*PCA)	482	53,1	2,9
- % (bardière + panne)	M	%(B+P)	(BARD+PANNE)/ (0,01*PCA)	482	12,4	3,1
- % muscle	M	%MU	Prédit	482	47,2	4,5
Teneur en androsténone du gras (ppm)						
- à 100 jours d'âge	M	AND100	Mesuré	418	0,56	0,67
- à 120 jours d'âge	M	AND120	Mesuré	431	1,06	1,43
- à 140 jours d'âge	M	AND140	Mesuré	435	1,46	1,91
- à 160 jours d'âge	M	AND160	Mesuré	383	1,74	2,00
- à 80 kg de poids vif	M	ANDAB	Mesuré	485	2,31	2,37
Caractéristiques musculaires						
- Poids du semi - tendineux (kg)	M	PDS-ST	Mesuré	393	0,21	0,04
- Nombre de fibres musculaires (x 1000)	M	NFIB	Estimé	393	53,2	9,3
- Surface relative de la partie blanche (%)	M	SPB	Mesuré	393	63,6	5,2
- Teneur en lipides intramusculaires (%)	M	LIM	Mesuré	243	1,70	0,54
Activité des enzymes de la lipogénèse						
- ACX (long dorsal) (nmol/g)	M	ACX-LD	Mesuré	243	0,40	0,28
- ACX (bardière) (nmol/g)	M	ACX-BA	Mesuré	228	1,17	1,09
- EM (long dorsal) (µmol/min/g)	M	EM-LD	Mesuré	244	2,41	1,13
- EM (bardière) (µmol/min/g)	M	EM-BA	Mesuré	227	12,27	7,16
- G6PDH (long dorsal) (µmol/min/g)	M	G6P-LD	Mesuré	239	0,29	0,24
- G6PDH (bardière) (µmol/min/g)	M	G6P-BA	Mesuré	228	16,86	8,48
Reproduction mâle						
- Longueur des glandes de Cowper (mm)	M	LCOWP	Mesuré	485	263	47
- Poids des glandes de Cowper (g)	M	PCOWP	Mesuré	485	162	71
- Poids des testicules (g)	M	PTEST	Mesuré	487	393	116
- Poids des épидидymes (g)	M	PEPID	Mesuré	487	114	24
- Poids des vésicules séminales (g)	M	PVSS	Mesuré	481	137	92

(1) D1 = durée de l'intervalle naissance - pesée à 21 jours ; D2 = durée d'engraissement ; p70 = poids à 70 jours d'âge ; PCA = poids de carcasse ; Pab = poids d'abattage

Caractères	Sexe	Sigle	Définition (1)	Effectif	Moyenne	Écart-type
Reproduction femelle						
- Taux d'ovulation	F	TO	Mesuré	502	16,3	2,8
- Nombre d'embryons	F	NE	Mesuré	468	12,5	3,8
- % survie embryonnaire	F	SE	100*(NE/TO)	466	77,3	21,1
- Poids du tractus génital (kg)	F	TRACT	Mesuré	465	3,06	1,02
- Poids des cornes utérines (kg)	F	PCORNE	Mesuré	465	1,18	0,28
- Longueur des cornes utérines (m)	F	LCORNE	Mesuré	465	3,54	0,78
- Nombre de tétines	M+F	NTET	Mesuré	1103	14,9	1,6
Test d'environnement nouveau						
- ACTH pré-test (pg/ml)	M+F	ACTHa	Mesuré	368	73	89
- ACTH post-test (pg/ml)	M+F	ACTHp	Mesuré	365	206	131
- Variation de teneur en ACTH(pg/ml)	M+F	ΔACTH	ACTHp-ACTHa	348	135	112
- Cortisol pré-test (ng/ml)	M+F	CORTa	Mesuré	340	85	43
- Cortisol post-test (ng/ml)	M+F	CORTp	Mesuré	342	162	49
- Variation de teneur en cortisol (ng/ml)	M+F	ΔCORT	CORTp-CORTa	337	78	31
- Glycémie pré-test (g/l)	M+F	GL120a	Mesuré	366	1,18	0,25
- Glycémie post-test (g/l)	M+F	GL120p	Mesuré	363	1,29	0,26
- Variation de glycémie (g/l)	M+F	ΔGL120	GL120p-GL120a	363	0,11	0,19
- Locomotion	M+F	LOC	Mesuré	367	24,7	17,5
- Vocalisations	M+F	VOC	Mesuré	368	74,2	63,2
- Défécatations	M+F	DEF	Mesuré	367	2,4	1,9
Caractéristiques sanguines						
- Nombre de globules rouges GR (x 10 ⁶ /mm ³)	M+F	NGR	Mesuré	583	6,65	0,67
- Taux d'hémoglobine (g/dl)	M+F	HEMOG	Mesuré	585	10,2	1,4
- Volume globulaire moyen (μm ³)	M+F	VGM	Mesuré	584	52,1	6,1
- Indice de distribution des GR	M+F	IDR	Mesuré	559	26,3	5,1
- Hématocrite (%)	M+F	HEMT	VGM*NGR	584	34,6	4,3
- Concentration corpusculaire moyenne en hémoglobine (%)	M+F	CCMH	HEMOG/HEMT	583	29,6	1,4
- Taux corpusculaire moyen d'hémoglobine (pg)	M+F	TCMH	HEMOG/NGR	583	15,5	2,1
- Nombre de plaquettes (x 10 ³ /mm ³)	M+F	NPLA	Mesuré	557	613	155
- Volume des plaquettes (μm ³)	M+F	VPLA	Mesuré	445	8,6	0,9
- Thrombocrite (%)	M+F	THT	NPLA*VPLA	444	0,53	0,14
- Concentration en fer total (μmol/l)	M+F	FER	Mesuré	197	21,3	10,4
- Capacité de saturation en fer de la transferrine (μmol/l)	M+F	SATUR	Mesuré	197	22,0	11,4

(1) D1 = durée de l'intervalle naissance - pesée à 21 jours ; D2 = durée d'engraissement ; p70 = poids à 70 jours d'âge ; PCA = poids de carcasse ; Pab = poids d'abattage