

Programme de cartographie fine de QTL sur les chromosomes porcins 1, 2, 4 et 7 : résultats préliminaires

*Marie-Pierre SANCHEZ (1), Juliette RIQUET (2), Nathalie IANNUCELLI (2), Jean GOGUE (3), Yvon BILLON (4),
Olivier DEMEURE (2), Jean-Claude CARITEZ (4), Germaine BURGAUD (4), Katia FEVE (2),
Christophe PERY (3), Hervé LAGANT (1), Pascale LE ROY (1), Jean-Pierre BIDANEL (1), Denis MILAN (2)*

INRA

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

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

(3) Domaine expérimental de Galle, 18520 Avord

(4) Domaine expérimental du Magneraud, 17700 Surgères

Programme de cartographie fine de QTL sur les chromosomes porcins 1, 2, 4 et 7 : résultats préliminaires

Un programme de cartographie fine a été mis en place à l'INRA afin de préciser la localisation des QTL de croissance et de composition corporelle mis en évidence dans une population F2 Large White (LW) x Meishan (programme PorQTL) et de rechercher des QTL de qualité de viande. Il repose sur l'utilisation des événements de recombinaison au cours des générations successives de croisements en retour (backcross, BC). Des truies LW ont été inséminées avec la semence congelée des verrats F1 de PorQTL et 4 verrats BC1, hétérozygotes sur les régions des chromosomes (SSC) 1, 2, 4 et 7, ont été sélectionnés. Ces verrats BC1 ont été testés sur descendance avec des truies LW. Les analyses statistiques ont révélé des effets sur la croissance pour SSC1 et sur la composition corporelle pour les 4 régions. Toutefois, sur SSC1, SSC4 et SSC7, les effets sont plus faibles que ceux mis en évidence dans le programme PorQTL. Au contraire, les effets que nous retrouvons dans la région du gène IGF-2 sur SSC2 sont plus forts que ceux mis en évidence dans PorQTL. De plus, nous mettons en évidence des QTL de qualité de la viande sur SSC1 et SSC2. Les analyses moléculaires révèlent une hétérogénéité entre les familles de verrats BC1. Elles nous permettent de localiser plus précisément le QTL de composition corporelle dans la partie haute de SSC4. Pour chaque région, des verrats BC2 recombinants ont été sélectionnés parmi les descendants des verrats BC1 hétérozygotes au QTL et ils seront à leur tour testés sur descendance pour réduire davantage l'intervalle de confiance de la position des QTL.

Fine mapping of QTL located on pig chromosomes 1, 2, 4 and 7: preliminary results

A QTL fine mapping programme was carried out at INRA in order to refine the positions of QTL affecting growth and body composition traits previously detected in an F2 population of Large White (LW) x Meishan (PorQTL programme) and to search for QTL affecting meat quality. The programme is based on the use of recombination events during successive generations of backcrossing (BC). LW sows were inseminated with frozen semen of F1 boars issued from PorQTL and 4 BC1 boars were selected because they were heterozygous on parts of chromosomes (SSC) 1, 2, 4 and 7. These BC1 boars were progeny tested with LW sows. Statistical analyses revealed significant effects for growth traits on SSC1 and for body composition traits on the four regions. However, the effects were of lower magnitude on SSC1, SSC4 and SSC7 than those obtained in the PorQTL programme. On the contrary, the effects of the IGF-2 gene region on SSC2 were of larger magnitude than those detected in the PorQTL programme. In addition, QTL affecting meat quality were detected on SSC1 and SSC2. Molecular analyses revealed heterogeneity between the BC1 boar families and allowed us to map the QTL affecting body composition in the upper part of SSC4. For each chromosome, recombinant BC2 boars were selected among the offspring of BC1 boars heterozygous for the QTL. They will also be progeny tested with LW sows in order to more accurately map the QTL investigated.

INTRODUCTION

Le programme PorQTL, conduit par l'INRA entre 1992 et 1998, a permis de mettre en évidence des zones chromosomiques affectant les caractères quantitatifs (Quantitative Trait Loci ou QTL) à partir d'un croisement F2 entre les races porcines Large White (LW) et Meishan (MS) (voir la synthèse de BIDANEL et al, 2000). Les QTL mis en évidence se répartissent sur tout le génome porcine mais ceux présentant les effets les plus importants sur les caractères de composition corporelle et de croissance se situent sur les chromosomes (SSC) 1, 2, 4 et 7. Toutefois, ces QTL restent localisés de façon peu précise, l'intervalle de confiance de leur position étant dans tous les cas égal ou supérieur à 20 cM. Avant d'envisager l'utilisation de ces QTL en sélection, il est donc nécessaire de préciser leurs positions. Dans ce but, un programme de cartographie fine de QTL a été mis en place à l'INRA en 1998 à partir de la semence congelée des verrats F1 du programme PorQTL. L'objectif de ce programme est de confirmer la présence des QTL de composition corporelle et de croissance mis en évidence dans PorQTL et d'affiner leur position sur SSC1, SSC2, SSC4 et SSC7. Par ailleurs, cette expérimentation est mise à profit pour rechercher, dans ces mêmes régions, des QTL affectant d'autres caractères, non mesurés dans PorQTL, tels certains critères de qualité de la viande. Ce programme repose sur l'utilisation raisonnée des événements de recombinaison au cours des générations successives de croisements en retour (ou backcross, BC) vers la race LW. Nous présentons ici les résultats obtenus sur les animaux de la 1^{ère} génération (BC1).

1. MATERIEL ET METHODES

1.1. Principe du protocole de cartographie fine de QTL par croisements en retour

Le principe de la cartographie fine par générations successives de croisements en retour est décrit sur la figure 1. En croisant un verrat hétérozygote Qq à un QTL donné avec des truies qq, des descendants BC1 recombinants à différentes positions de la zone candidate sont obtenus. Parmi eux, des verrats recombinants peuvent être choisis à l'aide des marqueurs moléculaires pour « couvrir » la zone en recombinaisons. Ces verrats doivent ensuite être testés sur descendance avec des truies qq pour estimer leurs génotypes au QTL. Deux groupes de verrats BC1 sont alors définis : ceux ayant conservé l'allèle Q et ceux l'ayant perdu après que la recombinaison ait eu lieu. En testant un panel de verrats recombinants en plusieurs points sur le chromosome, on peut ainsi arriver à localiser précisément le QTL. Dans l'exemple décrit sur la figure 1, l'effet du QTL est retrouvé dans la descendance des 3 derniers verrats mais pas dans celle des 4 premiers, ce qui signifie que le QTL se situe précisément entre les marqueurs c et d. En génotypant des marqueurs supplémentaires entre c et d, il sera possible de préciser la position des recombinaisons des verrats 4 et 5 et donc de réduire encore l'intervalle de confiance. On pourra ensuite sélectionner parmi les animaux BC2 des verrats présentant d'autres points de recombinaison et les tester à leur tour sur descendance et ainsi de suite sur plusieurs générations successives jusqu'à ce que l'on puisse localiser le QTL avec la précision souhaitée.

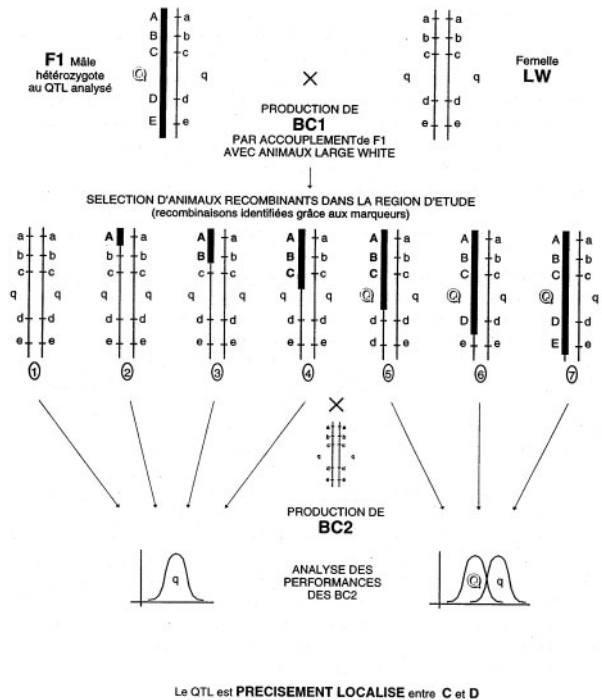


Figure 1 - Principe du protocole de cartographie fine par croisements en retour

1.2. Animaux et mesures

La première génération de croisements en retour (BC1) a été produite sur le domaine expérimental INRA du Magneraud (Surgères, Charente-Maritime) en inséminant des truies LW avec de la semence congelée des 5 verrats F1 du programme PorQTL. Quatre mâles BC1 (P1, P2, P3 et P4), hétérozygotes LW/MS dans 1 à 4 régions QTL ont été choisis (figure 2) : les 4 verrats étaient hétérozygotes sur SSC1 et SSC4, le verrat P1 étant recombinant sur SSC4. Sur SSC2, les verrats P1 et P3 étaient hétérozygotes et enfin, sur SSC7, seul le verrat P4 était hétérozygote (figure 2). Ces 4 verrats ont été testés sur descendance sur l'unité expérimentale porcine du domaine de Galle (Avord, Cher) dans le but de confirmer, sur une première génération de BC, les effets mis en évidence dans le programme PorQTL et de rechercher d'autres effets sur des critères de qualité de la viande. Pour cela, chacun des verrats BC1 a été croisé avec une dizaine de truies LW pour produire la 2^{ème} génération de croisement en retour (BC2).

Les porcelets BC2 ont été pesés à la naissance, au sevrage (28 jours) et au début de la période de contrôle (70 jours). À la fin de la période de contrôle (100 kg), les animaux ont à nouveau été pesés et 6 épaisseurs de lard ont été mesurées par ultrasons au niveau des épaules, du dos et des reins de part et d'autre de la colonne vertébrale. À 105 kg de poids vif, les animaux ont été abattus dans un abattoir commercial (Fleury-les-Aubrais, Loiret). Le jour de l'abattage, la carcasse a été pesée et mesurée. Les composantes de la teneur en viande maigre (G1, G2 et M2) et l'épaisseur de muscle M6 ont été enregistrées par un capteur gras/maigre (CGM). Les épaisseurs de lard au niveau des épaules, du dos et des reins ont également été mesurées sur la fente de la carcasse avec une règle. Le lendemain de l'abattage, la découpe nor-

malisée de la demi-carrosse droite a été réalisée et les morceaux ont été pesés. Des critères de qualité de la viande ont été mesurés sur certains muscles de la carcasse. Les pH ont été mesurés sur les muscles adducteur, long dorsal, fessier superficiel et long vaste. Sur ces deux derniers muscles, les temps d'imbibition et les coordonnées trichromatiques (L^* , a^* , b^*) ont également été enregistrés.

L'ensemble de ces mesures a conduit à l'analyse de 39 caractères : 7 de croissance, 20 de composition corporelle et 12 de qualité de la viande. La description détaillée de ces caractères ainsi que les effectifs par père figurent dans le tableau 1.

1.3. Analyses moléculaires

Les descendants BC2, leurs parents et leurs grands-parents ont été génotypés pour 28 marqueurs microsatellites balisant les 4 régions testées : 24 cM sur SSC1 et SSC2, 36 cM sur SSC4 et 58 cM sur SSC7. Au total, ont été génotypés : 6 marqueurs à l'extrémité du bras long de SSC1 (entre 152 et 176 cM), 8 marqueurs à l'extrémité p-terminale de SSC2 (entre 0 et 24 cM), 6 marqueurs entre 48 et 84 cM sur SSC4 et enfin, 8 marqueurs dans la région du SLA sur SSC7 (entre 54 et 112 cM). Le nom et la position des microsatellites sont donnés dans la figure 2.

1.4. Analyses statistiques

1.4.1. Correction des données pour les effets de milieu

Les données ont été corrigées pour les effets de milieu à l'aide de la procédure GLM du logiciel SAS (1999). La bande de contemporains a été incluse dans le modèle pour tous les caractères. Tous les caractères, sauf les coordonnées trichromatiques, ont également été ajustés pour le sexe. Certains des caractères ont également été corrigés pour une covariable : le poids à la naissance pour GMQ1, le poids au sevrage pour GMQ2, le poids en début de contrôle pour GMQ3, le poids en fin de contrôle pour les caractères de composition corporelle et la série d'abattage pour les pH et les temps d'imbibition.

1.4.2. Analyses de détection de QTL

Les données corrigées pour les effets de milieu ont été analysées indépendamment pour chaque père par le logiciel « QTLMAP » développé à l'INRA par LE ROY et al (1998).

Ce logiciel suppose que la population étudiée est un mélange de familles de plein frères et de demi frères. La présence du QTL est testée par la comparaison des deux hypothèses : H_0 « il n'y a pas de QTL à la position x » et H_1 « il y a un QTL à la position x ». Tous les cM, la vraisemblance des données est maximisée sous chaque hypothèse et la statistique de test est le rapport de ces vraisemblances calculé en chaque position. Les seuils de rejet de H_0 sont calculés par 1000 simulations des performances sous H_0 . Les quantiles de la distribution des 1000 simulations nous donnent les valeurs des seuils au niveau du chromosome. Afin d'obtenir des seuils corrigés pour le nombre de tests effectués sur l'en-

semble du génome, nous avons appliqué une correction de Bonferroni. Des seuils de 5 %, 1 % et 0,1 % au niveau du génome correspondaient respectivement à des seuils de 0,27 %, 0,05 % et 0,005 % au niveau du chromosome.

2. RESULTATS ET DISCUSSION

2.1. Description des QTL détectés

Les résultats significatifs pour les caractères de croissance, de composition corporelle et de qualité de la viande figurent dans les tableaux 2, 3 et 4, respectivement. Lorsqu'un seul caractère sur les 39 analysés était significatif dans une même famille, nous ne pouvions pas exclure l'hypothèse que ce soit un faux positif : ces résultats ne sont donc pas commentés par la suite. La dernière colonne de chaque tableau donne la valeur de l'effet de substitution allélique (grand-mère LW - grand-père F1). Le signe indique donc une différence entre races (LW - MS) lorsque le père F1 est hétérozygote et sous l'hypothèse que deux allèles différents sont fixés dans les populations grand parentales. La figure 2 résume l'ensemble des résultats obtenus.

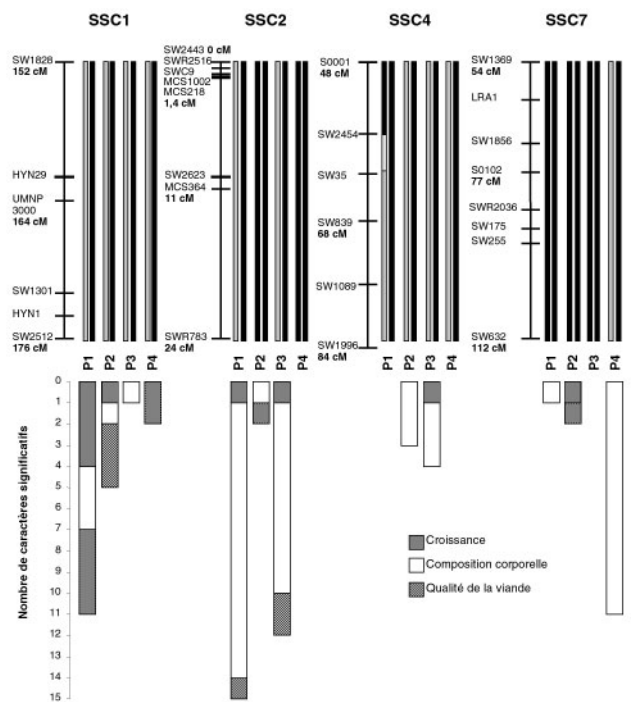


Figure 2 - Haplotypes des verrats BC1 (P1, P2, P3 et P4) pour les 4 chromosomes étudiés (MS □, LW ■ ou inconnu □) et nombre de caractères significatifs obtenus dans chaque famille de verrats BC1.

2.1.1. Croissance

Pour les caractères de croissance, nous retrouvons des effets significatifs uniquement sur SSC1 (tableau 2). Le rapport de vraisemblance est significatif au niveau du chromosome (5 ou 1 % selon les caractères). La région localisée entre 167 et 176 cM sur SSC1 affecte la croissance précoce (GMQ1, PSEV et PDC) mais également la croissance en engraisse-

Tableau 1 - Caractères analysés : description et effectifs par famille

Description du caractère	Nom	Nombre de descendants mesurés par père			
		P1	P2	P3	P4
CROISSANCE					
Poids (kg) :					
- à la naissance	PNAIS	43	67	71	29
- au sevrage	PSEV	43	67	71	29
- en début de contrôle	PDC	43	67	71	29
- en fin de contrôle	PFC	43	67	71	29
Gain moyen quotidien (g.j ⁻¹) :					
- entre la naissance et le sevrage	GMQ1	43	67	71	29
- entre le sevrage et le début de contrôle	GMQ2	43	67	71	29
- au cours de la période de contrôle	GMQ3	43	67	71	29
COMPOSITION CORPORELLE					
Epaisseur de lard mesurée aux ultrasons à 140 jours (mm) :					
- moyenne	USmoy	43	59	56	28
- au niveau des reins	USrein	43	59	56	28
- au niveau du dos	USdos	43	59	56	28
- au niveau du cou	UScou	43	59	56	28
Epaisseur de lard mesurée sur la carcasse (mm) :					
- moyenne	ELmoy	33	61	57	28
- au niveau des reins	ELrein	33	61	57	28
- au niveau du dos	ELdos	33	61	57	28
- au niveau du cou	ELcou	33	61	57	28
Teneur en viande maigre (%)	TVM	44	68	69	29
Epaisseur de gras G1 mesurée entre les 3 ^{èmes} et 4 ^{èmes} dernières vertèbres lombaires, à 8 cm de la ligne médiane dorsale (mm)	G1	44	68	69	29
Epaisseur de gras G2 mesurée entre les 3 ^{èmes} et 4 ^{èmes} dernières côtes, à 6 cm de la ligne médiane dorsale (mm)	G2	44	68	69	29
Epaisseur de muscle M2 (noix de côtelette) mesurée entre les 3 ^{èmes} et 4 ^{èmes} dernières côtes, à 6 cm de la ligne médiane dorsale (mm)	M2	44	68	69	29
Epaisseur de muscle M6 (noix de côtelette + muscles intercostaux) mesurée entre les 3 ^{èmes} et 4 ^{èmes} dernières côtes, à 6 cm de la ligne médiane dorsale (mm)	M6	44	68	69	29
Longueur de la carcasse (mm)	Long	33	61	57	28
Poids des morceaux de découpe (kg) :					
- pieds	Pieds	33	61	57	28
- jambon	Jambon	33	61	57	28
- poitrine	Poitrine	33	61	57	28
- hachage	Hachage	33	61	57	28
- bardière	Bardière	33	61	57	28
- longe	Longe	33	61	57	28
QUALITE DE LA VIANDE					
pH ultime (24h après l'abattage) des muscles :					
- adducteur	pH24ad	33	61	57	27
- fessier superficiel	pH24fs	33	61	57	27
- long dorsal	pH24ld	33	61	57	27
- long vaste	pH24lv	33	61	57	27
Coordonnées trichromatiques des muscles :					
- L* fessier superficiel	L_fs	33	61	57	27
- a* fessier superficiel	a_fs	33	61	57	27
- b* fessier superficiel	b_fs	33	61	57	27
- L* long vaste	L_lv	33	61	57	27
- a* long vaste	a_lv	33	61	57	27
- b* long vaste	b_lv	33	61	57	27
Temps d'imbibition (10s) des muscles :					
- fessier superficiel	Imb_fs	33	61	57	27
- long vaste	Imb_lv	33	61	57	27

Tableau 2 - Résultats obtenus avec le logiciel QTLMAP pour les caractères de croissance.

SSC	Père	Caractère	Position	Rapport de vraisemblance (cM)	Significativité ^(a)	Effet ^(b)
1	P1	GMQ1	167	6,99	+	-29,6
1	P1	PSEV	176	6,60	+	0,65
1	P1	PDC	176	10,2	++	1,91
1	P1	PFC	173	10,5	++	-2,55
1	P2	GMQ3	176	8,72	+	-29,4
2	P1	PFC	1	9,41	++	-2,45
2	P3	GMQ3	1	6,48	+	-26,9
4	P3	GMQ1	83	7,27	+	-14,5
7	P2	GMQ3	71	8,06	+	30,4

les caractères en italique ont été considérés comme des faux-positifs

^(a) + et ++ : seuils de 5 et 1 % au niveau du chromosome, respectivement

^(b) Effet de substitution allélique : allèle reçu de la grand-mère LW - allèle reçu du grand-père F1, en unité du caractère (tableau 1)

ment (PFC). Le sens des effets varie selon la période considérée. Ces résultats confirment la présence du QTL de croissance précoce à l'extrémité du bras long de SSC1 mais avec des effets plus importants que ceux obtenus par BIDANEL et al. (2001). Ce QTL a également été mis en évidence dans deux autres populations F2 : MS x LW (PASZEK et al, 1999) et MS x lignée synthétique (ROHRER, 2000). Les effets de cette région sur la croissance plus tardive n'ont, quant à eux, été mis en évidence que dans la dernière étude (ROHRER, 2000).

2.1.2. Composition corporelle

De nombreux caractères de composition corporelle sont affectés par des QTL situés sur les 4 régions et plus particulièrement sur SSC2 et SSC7 (tableau 3). Les rapports de vraisemblance atteignent le seuil de significativité au niveau du génome pour toutes les régions sauf celle de SSC1. Dans cette région, des effets, significatifs à 5 % au niveau du chromosome sont toutefois détectés pour 3 caractères dans la famille du père P1. L'allèle favorable provient du grand-père F1. Selon le caractère ou la famille, la position la plus probable du QTL se situe entre 152 et 176 cM, c'est-à-dire dans la même région que les effets mis en évidence dans le programme PorQTL sur la composition de la carcasse (MILAN et al, 2002). Toutefois, nous ne retrouvons pas ici les effets très forts sur les épaisseurs de lard dorsal mesurées aux ultrasons mis en évidence par BIDANEL et al (2001).

En revanche, le nombre de caractères affectés par l'extrémité p-terminale de SSC2, région qui contient le gène IGF-2, est plus important que dans le programme PorQTL. Au total, 13 et 9 caractères présentent des effets significatifs dans les familles des verrats P1 et P3, respectivement. Dans chacune de ces familles, 5 caractères atteignent le seuil de significativité au niveau du génome. Pour le ver P1, les épaisseurs de lard mesurées sur l'animal vivant ou sur la carcasse, les poids de la bardièrre et de la longe, M2 et la TVM sont affectés par cette région. L'allèle provenant du grand-père F1 est favorable sauf pour ELcou. Ce caractère se distingue également par sa position à 10 cM alors que la position la plus probable de tous les autres caractères est 0 ou 1 cM. Pour le ver P3, des épaisseurs de lard, le poids de la bardièrre et

la TVM sont affectés par cette région, l'allèle favorable provenant de la grand-mère LW. La position la plus probable du QTL varie de 2 à 15 cM. Les effets de cette région ont été décrits dans le programme PorQTL mais également dans de nombreuses autres études à partir de populations F2 sanglier x LW (KNOTT et al, 1998 ; JEON et al, 1999), Piétrain x LW (NEZER et al, 1999) ou MS x LW (DE KONING et al, 2001). Récemment, les effets détectés à l'extrémité du chromosome ont pu être attribués à une substitution nucléotidique dans le gène IGF-2 (VAN LAERE et al, 2003). Cependant, pour certains caractères, la position la plus probable du QTL est 10 ou 15 cM alors que le gène IGF-2 se situe à 0 cM sur le chromosome. Il n'est donc pas exclu qu'un autre QTL affectant la composition corporelle soit présent dans cette région.

Sur SSC4, les effets sur les épaisseurs de lard dorsal, mis en évidence dans le programme PorQTL (BIDANEL et al, 2001 ; MILAN et al, 2002), sont retrouvés à la même position (57-59 cM) dans deux familles. Quelques différences méritent cependant d'être notées. Tout d'abord, les caractères affectés sont des épaisseurs de lard mesurées sur l'animal vivant pour le ver P2 et celles mesurées sur la carcasse pour le ver P3. Ensuite, l'allèle provenant de la grand-mère LW est favorable pour le ver P2 et défavorable pour le ver P3. Enfin, les effets sont beaucoup plus importants pour le ver P3 que pour le ver P2. Outre les effets détectés dans la cadre du programme PorQTL, des effets de cette région sur des épaisseurs de lard ont également été mis en évidence dans les populations F2 Sanglier x LW (KNOTT et al, 1998) et MS x LW (DE KONING et al, 2001).

Pour SSC7, les effets ne sont mis en évidence que dans une famille, celle du ver P4. Neuf mesures d'épaisseurs de lard, la longueur de carcasse et la TVM présentent des rapports de vraisemblance significatifs, cinq d'entre eux étant significatifs au niveau du génome. Selon le caractère, le QTL est localisé entre 54 et 89 cM. Les résultats obtenus sont comparables à ceux obtenus dans le programme PorQTL pour les épaisseurs de lard mesurées sur l'animal vivant (BIDANEL et al, 2001) et sur les caractères de carcasse (MILAN et al, 2002). De nombreuses autres études ont mis en évidence les effets de la région du SLA sur la composition

Tableau 3 - Résultats obtenus avec le logiciel QTLMAP pour les caractères de composition corporelle.

SSC	Père	Caractère	Position	Rapport de vraisemblance (cM)	Significativité ^(a)	Effet ^(b)
1	P1	Elcou	163	9,1	+	4,59
1	P1	Jambon	166	6,8	+	-0,32
1	P1	TVM	163	6,05	+	-1,51
<i>1</i>	<i>P2</i>	<i>G2</i>	<i>176</i>	<i>6,95</i>	<i>+</i>	<i>0,62</i>
<i>1</i>	<i>P3</i>	<i>G1</i>	<i>152</i>	<i>4,92</i>	<i>+</i>	<i>1,6</i>
2	P1	Bardière	0	15,2	***	0,39
2	P1	Elcou	10	11,57	++	-2,75
2	P1	ELdos	0	7,70	+	1,22
2	P1	ELrein	0	9,13	++	2,23
2	P1	G1	0	8,2	+	2,11
2	P1	G2	0	7,92	+	1,93
2	P1	Longe	0	11,1	++	-0,29
2	P1	M2	0	6,30	+	-2,04
2	P1	TVM	0	27,6	***	-1,61
2	P1	UScou	1	7,6	+	1,53
2	P1	USmoy	1	14,5	***	1,56
2	P1	USdos	1	15,5	***	1,38
2	P1	USrein	0	16,0	***	1,72
2	<i>P2</i>	<i>G2</i>	<i>14</i>	<i>6,14</i>	<i>+</i>	<i>-0,98</i>
2	P3	Bardière	8	14,6	**	-0,47
2	P3	ELrein	6	10,37	++	-1,57
2	P3	G1	3	6,07	+	-1,77
2	P3	G2	15	5,28	+	-1,77
2	P3	TVM	4	18,7	***	1,28
2	P3	UScou	2	5,9	+	-1,04
2	P3	USmoy	5	15,3	**	-1,16
2	P3	USdos	6	22,7	***	-1,27
2	P3	USrein	7	11,6	*	-1,18
4	P2	USmoy	58	6,14	+	-1,19
4	P2	USdos	58	5,56	+	-0,94
4	P2	USrein	59	5,90	+	-1,7
4	P3	Elcou	59	6,97	+	2,95
4	P3	ELdos	57	13,1	***	3,1
4	P3	ELrein	57	6,87	+	2,53
7	<i>P1</i>	<i>UScou</i>	<i>105</i>	<i>6,93</i>	<i>+</i>	<i>1,51</i>
7	P4	Elcou	77	5,79	+	2,08
7	P4	ELdos	87	14,0	***	1,92
7	P4	ELrein	62	14,4	***	2,24
7	P4	G1	89	6,27	+	2,25
7	P4	G2	89	9,20	+	2,68
7	P4	TVM	94	7,27	+	-1,02
7	P4	UScou	54	12,1	*	2,06
7	P4	USmoy	57	17,3	***	1,76
7	P4	USdos	77	11,0	++	1,05
7	P4	USrein	58	17,6	***	2,26
7	P4	Long	56	9,34	+	-17,1

les caractères en italique ont été considérés comme des faux-positifs

^(a) + / ++ : seuils de 5 / 1% au niveau du chromosome, respectivement

* / ** / *** : seuils de 5 / 1 / 0,1% au niveau du génome, respectivement

^(b) Effet de substitution allélique : allèle reçu de la grand-mère LW – allèle reçu du grand-père F1, en unité du caractère (tableau 1)

corporelle dans les populations F2 MS x LW (WALLING et al, 1998 ; RATTINK et al, 2000 ; DE KONING et al, 2001), MS x lignée synthétique (ROHRER et KEELE, 1998 ; ROHRER, 2000), MS x porcs miniatures (WADA et al, 2000), lignées chinoises x Yorkshire (WANG et al, 1998) et Berkshire x Yorkshire (MALEK et al, 2001).

2.1.3. Qualité de la viande

Des effets significatifs sur la qualité de la viande sont mis en évidence sur SSC1 et SSC2 (tableau 4). SSC1 semble particulièrement affecter la qualité de la viande puisque des effets sont mis en évidence pour plusieurs caractères dans deux familles différentes. La position la plus probable du QTL varie entre 155 et 175 cM selon le caractère considéré. Deux caractères liés à la couleur de la viande sont affectés par l'extrémité p-terminale de SSC2 dans une famille. Comparativement aux caractères de croissance et de composition corporelle, peu d'études se sont intéressées aux caractères de qualité de la viande et notamment aux mesures de pH. La région autour de 170 cM sur SSC1 n'a, à notre connaissance, jamais été décrite comme pouvant affecter la qualité de la viande chez le porc. Quant à la région du gène IGF-2 sur SSC2, seule l'étude de JEON et al. (1999) a mis en évidence un QTL affectant la réflectance dans une population Sanglier x LW.

2.2. Discussion et conclusion

L'analyse d'une première génération d'animaux BC avait pour objectif de confirmer l'existence de QTL affectant la croissance et la composition corporelle des animaux dans 4 régions localisées sur les chromosomes 1, 2, 4 et 7. Suite au contrôle sur descendance de 4 verrats BC1, nous confir-

mons certains effets observés dans le croisement F2 PorQTL et nous détectons de nouveaux effets. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées afin d'expliquer les différences obtenues dans la population F2 et dans les familles des verrats BC1 :

1. Les effectifs d'animaux mesurés - Dans le programme PorQTL, la présence de QTL a été estimée par l'analyse combinée de 6 familles de verrats F1, chacune ayant un effectif de 120 à 294 descendants. Dans l'analyse BC de ces régions, les effets ont été estimés indépendamment pour chaque famille de verrats BC1 avec des effectifs de 29 à 71 descendants. Nous avons décidé pour les générations suivantes d'augmenter l'effectif à au moins 100 descendants mesurés par verroat.
2. Le type génétique des animaux - Dans la région du QTL, les effets sont estimés par comparaison de la moyenne des performances des descendants LW/MS vs LW/LW. Si l'allèle LW est partiellement ou totalement dominant sur l'allèle MS, le sens des croisements en retour vers la race LW va masquer au moins une partie de ces effets. Cette hypothèse pourrait expliquer les effets plus faibles que nous obtenons sur SSC1 car les analyses des données PorQTL avaient montré une récessivité partielle de l'allèle MS pour ce QTL. Par ailleurs, le fond génétique n'étant pas le même pour les verrats F1 ($1/2$ MS et $1/2$ LW) et BC1 ($1/4$ MS et $3/4$ LW), nous ne pouvons pas écarter l'hypothèse d'une interaction entre le QTL et un locus porté par une autre région du génome. Sur SSC2 par exemple, les effets estimés dans les familles de verrats $1/4$ MS sont beaucoup plus forts que ceux estimés sur les familles de verrats $1/2$ MS.

Tableau 4 - Résultats obtenus avec le logiciel QTLMAP pour les caractères de qualité de la viande.

SSC	Père	Caractère	Position	Rapport de vraisemblance (cM)	Significativité ^(a)	Effet ^(b)
1	P1	pH24ad	169	7,95	+	-0,14
1	P1	pH24fs	167	6,95	+	-0,12
1	P1	pH24ld	168	8,62	+	-0,16
1	P1	pH24lv	167	19,1	***	-0,19
1	P2	L_lv	175	8,93	+	-5,34
1	P2	pH24ld	175	6,94	+	0,21
1	P2	pH24lv	156	8,45	+	-0,094
1	P4	a_fs	165	6,22	+	-0,88
1	P4	lmb_fs	155	6,31	+	-21,5
2	P1	pH24lv	1	6,51	+	-0,076
2	P2	pH24ad	0	6,23	+	-0,07
2	P3	b_lv	0	5,57	+	-0,48
2	P3	L_lv	4	14,7	*	2,25
7	P2	a_fs	101	6,88	+	-0,81

les caractères en italique ont été considérés comme des faux-positifs

^(a) + / ++ : seuils de 5 / 1 % au niveau du chromosome, respectivement

* / ** / *** : seuils de 5 / 1 / 0,1 % au niveau du génome, respectivement

^(b) Effet de substitution allélique : allèle reçu de la grand-mère LW – allèle reçu du grand-père F1, en unité du caractère (tableau 1)

3. Une variabilité allélique au sein des races grand parentales - La cartographie fine de QTL par testage sur descendance de verrats recombinants est basée sur l'hypothèse forte qu'un allèle différent au QTL est fixé dans chacune des races MS et LW. Pour les QTL localisés sur les chromosomes 2 et 7, les effets les plus importants ont été effectivement obtenus à partir des verrats hétérozygotes. Les verrats homozygotes ne présentaient que des effets nuls à faibles. Néanmoins, si plusieurs allèles au QTL sont en ségrégation dans la population LW par exemple, l'analyse de plusieurs verrats hétérozygotes LW/MS dans la région QTL peut ne pas aboutir aux mêmes résultats. Cette hypothèse peut expliquer que seuls les verrats P1 et P2 semblent être hétérozygotes au QTL de SSC1 puisque ils ont reçu le même haplotype LW de leur mère alors que le verrat P3 a reçu un haplotype différent. Le verrat P4 est, quant à lui, issu d'une autre fratrie et il possède donc des haplotypes différents des trois premiers verrats.

L'analyse séquentielle d'animaux BC a pour objectif de réduire l'intervalle chromosomique ou de rechercher le QTL sur la base d'événements de recombinaison. Il semble

notamment que nous puissions localiser le QTL de composition corporelle en deçà du microsatellite SW35 sur SSC4 puisque les effets ne sont pas retrouvés dans la descendance du verrat recombinant qui a pourtant reçu le même haplotype LW que le verrat P3.

L'ensemble de ces résultats constitue la 1^{ère} étape du programme de cartographie fine de QTL qui se poursuit actuellement par l'analyse successive de générations supplémentaires de croisements en retour. L'étape suivante consistera à affiner davantage l'intervalle de confiance des QTL détectés dans la 1^{ère} génération. Des verrats BC2 recombinants ont été sélectionnés à l'aide de marqueurs moléculaires parmi les fils des verrats BC1 hétérozygotes et la présence du QTL est testée dans leur descendance.

REMERCIEMENTS

Ce programme a été partiellement financé dans le cadre du programme européen FatQTL d'étude des QTL de gras. Les auteurs tiennent à remercier l'ensemble du personnel des unités expérimentales porcines du domaine de Galle et du Magneraud pour la quantité et la qualité des mesures réalisées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BIDANEL J.P., MILAN D., IANNUCELLI N., AMIGUES Y., BOSCHER M.Y., BOURGEOIS F., CARITEZ J.C., GRUAND J., LE ROY P., LAGANT H., BONNEAU M., LEFAUCHEUR L., MOUROT J., PRUNIER A., DESAUTÉS C., MORMÈDE P., RENARD C., VAIMAN M., ROBIC A., GELLIN J., OLLIVIER L., CHEVALET C., 2000. *J. Rech. Porcine en France*, 32, 369-383.
- BIDANEL J.P., MILAN D., IANNUCELLI N., AMIGUES Y., BOSCHER M.Y., BOURGEOIS F., CARITEZ J.C., GRUAND J., LE ROY P., LAGANT H., QUINTANILLA R., RENARD C., GELLIN J., OLLIVIER L., CHEVALET C., 2001. *Genet. Sel. Evol.*, 33, 289-309.
- DE KONING D.J., RATTINK A.P., HARLIZIUS B., GROENEN M.A.M., BRASCAMP E.W., VAN ARENDONK J.A.M., 2001. *Livest. Prod. Sci.*, 72, 185-198.
- JEON J.T., CARLBORG O., TORNSTEN A., GIUFFRA E., AMARGER V., CHARDON P., ANDERSSON-EKLUND L., ANDERSSON K., HANSSON I., LUNDSTROM K., ANDERSSON L., 1999. *Nat. Genet.*, 21, 157-158.
- KNOTT S.A., MARKLUND L., HALEY C.S., ANDERSSON K., DAVIES W., ELLEGREN H., FREDHOLM M., HANSSON I., HOYHEM B., LUNDSTRÖM K., MOLLER M., ANDERSSON L., 1998. *Genetics*, 149, 1069-1080.
- LE ROY P., ELSÉN, J.M., BOICHARD, D., MANGIN, B., BIDANEL, J.P., GOFFINET, B., 1998. 6th WCGALP XXVI: 257-260.
- MALEK M., DEKKERS J.C.M., LEE H.K., BAAS T.J., ROTHSCCHILD M.F., 2001. *Mamm. Genome*, 12, 630-636.
- MILAN D., BIDANEL J. P., IANNUCELLI N., RIQUET J., AMIGUES Y., BOSCHER M. Y., BOURGEOIS F., CARITEZ J. C., GRUAND J., LE ROY P., LAGANT H., QUINTANILLA R., RENARD C., GELLIN J., OLLIVIER L., CHEVALET C., 2002. *Genet. Sel. Evol.*, 34, 705-728.
- NEZER C., MOREAU L., BROUWERS B., COPPIETERS W., DETILLEUX J., HANSET R., KARIM L., KVASZ A., LEROY P., GEORGES M., 1999. *Nat. Genet.*, 21, 155-156.
- PASZEK A.A., WILKIE P.J., FLICKINGER G.H., ROHRER G.A., ALEXANDER L.J., BEATTIE C.W., SHOOK L.B., 1999. *Mamm. Genome*, 10, 117-122.
- RATTINK A. P., DE KONING D. J., FAIVRE M., HARLIZIUS B., VAN ARENDONK J. A. M., GROENEN M. A. M., 2000. *Mamm. Genome*, 11, 656-661.
- Sas Institute Inc., 1999, *Sas/Stat® User's Guide*, Version 8, Cary, Nc: Sas Institute Inc.
- ROHRER G.A., 2000. *J. Anim. Sci.*, 78, 2547-2553.
- ROHRER G.A., KEELE J.W., 1998. *J. Anim. Sci.*, 76, 2247-2554.
- VAN LAERE A.S., NGUYEN M., BRAUNSCHWEIG M., NEZER C., COLLETTE C., MOREAU L., ARCHIBALD A.L., HALEY C.S., BUYS N., TALLY N., ANDERSSON G., GEORGES M., ANDERSSON L., 2003. *Nature*, 425, 832-836.
- WADA Y., AKITA T., AWATA T., FURUKAWA T., SUGAI N., INAGE Y., ISHII K., ITO Y., KOBAYASHI E., KUSUMOTO H., MATSUMOTO T., MIKAWA S., MIYAKE S., MURASE A., SHIMANUKI S., SUGIYAMA T., UCHIDA Y., YANAI S., YASUE H., 2000. *Anim. Genet.*, 31, 376-384.
- WALLING G.A., ARCHIBALD A., VISSCHER P.M., HALEY C.S., 1998. 6th WCGALP XXIII: 519-522.
- WANG L., YU T.P., TUGGLE C.K., LIU H.C., ROTHSCCHILD M.F., 1998. *J. Anim. Sci.*, 76, 2560-2567.