

Recherche de QTL pour des caractères de production et de reproduction dans les populations porcines Large White et Landrace Français à l'aide d'un dispositif grand-parental

Thierry TRIBOUT (1), Nathalie IANNUCELLI (2), Tom DRUET (1), Hélène GILBERT (1), Juliette RIQUET (2), Ronan GUEBLEZ (3), Marie-José MERCAT (3), Jean-Pierre BIDANEL (1), Denis MILAN (2), Pascale LE ROY (4)

(1) INRA, UR337 Station de Génétique Quantitative et Appliquée, F-78352 Jouy-en-Josas

(2) INRA, UR444 Laboratoire de Génétique Cellulaire, F-31326 Castanet-Tolosan

(3) IFIP - Institut du porc, Pôle Génétique, BP 3, 35650 Le Rheu

(4) INRA, UMR598 Génétique Animale, F-35042 Rennes

thierry.tribout@jouy.inra.fr

Recherche de QTL pour des caractères de production et de reproduction dans les populations porcines Large White et Landrace Français à l'aide d'un dispositif grand-parental

Une recherche de QTL pour des caractères de production et de reproduction a été réalisée sur l'ensemble du génome dans les populations porcines collectives Large White et Landrace Français. Cette étude s'appuyait sur un dispositif grand parental incluant 239 individus génotypés (166 mâles et 73 femelles), répartis dans 8 familles de demi-frères et demi-sœurs de père (5 familles Large White et 3 familles Landrace Français) identifiées grâce à la base de données nationale porcine. Les animaux ont été génotypés pour 144 marqueurs microsatellites. Trois caractères de production (51 262 performances d'âge ajusté au poids vif de 100 kg (AGE100) et de poids vif et d'épaisseur de lard dorsal mesurés en fin de période de contrôle en ferme (PVIF, ELD)) et trois caractères de reproduction (nombre total de porcelets nés, nombre de porcelets nés vivants et nombre de porcelets morts nés enregistrés sur 53 205 portées - NTOT, NVIV et NMOR, respectivement) ont été considérés. Au total, 10 QTL significatifs au seuil de 5 % à l'échelle du chromosome ont été détectés pour ELD (SSC2, 3 et 17), PVIF (SSC4), NMOR (SSC6, 11 et 14) et NVIV (SSC7, 16 et 18). Les effets de substitution moyens estimés sont élevés (compris entre 0,3 et 1,3 écart type phénotypique), mais aucun de ces QTL n'est significatif à l'échelle du génome.

Detection of quantitative trait loci for reproduction and production traits in Large White and French Landrace pig populations using a granddaughter design.

A genome-wide scan was performed in Large White and French Landrace pig populations in order to identify QTL affecting reproduction and production traits. This experiment was based on a granddaughter design, including 5 Large White and 3 French Landrace families identified in the French porcine national database. Animals were genotyped for 144 microsatellite markers. Three production traits (live weight and average backfat thickness recorded at the end of on-farm test period, age of animals adjusted at 100 kg live weight) recorded on 51 262 animals and three reproduction traits (total number of piglets, number of piglets born alive and number of stillborn piglets) recorded on 53 205 litters were considered. Ten QTL were detected with a chromosome-wide significance level of 5%, for average backfat thickness (SSC2, 3, 17) and live weight (SSC4) at the end of the on-farm test, and for the number of stillborn piglets (SSC6, 11, 14) and of living piglets born (SSC7, 16, 18) per litter. The average substitution effects of these QTL were high (comprised between 0.3 and 1.3 phenotypic standard deviation), but none of the 10 QTL detected reached a genome-wide significance level.

INTRODUCTION

Le principe de la détection de QTL (Quantitative Trait Loci, ou régions du génome ayant un effet sur un caractère quantitatif) est d'observer dans une famille issue d'un reproducteur hétérozygote pour un marqueur donné s'il existe une différence de performance moyenne entre les deux groupes de descendants ayant reçu l'un ou l'autre allèle de ce parent (voir par exemple Le Roy, 2001). Si une telle différence existe, elle est expliquée par la coségrégation des allèles au marqueur et à un gène affectant le caractère et situé à proximité du marqueur. La région dans laquelle se situe ce gène est appelée QTL.

Deux types d'approches existent pour rechercher des QTL dans les populations d'élevage. La première, de loin la plus utilisée chez le porc, consiste à produire expérimentalement des parents hétérozygotes aux QTL en croisant des animaux de races dont les performances diffèrent très fortement - par exemple Large White et Meishan (Bidanel et al., 2001), ou Berkshire et Yorkshire (Malek et al., 2001). Les dispositifs expérimentaux s'appuyant sur de tels croisements sont puissants, puisque la probabilité d'hétérozygotie aux QTL des individus parents est élevée (on fait l'hypothèse que la plupart des QTL expliquant les différences entre races sont porteurs d'allèles différents dans chacune des populations croisées). Les QTL ainsi détectés expliquent cependant *a priori* les différences de performances entre races, mais ne sont pas nécessairement en ségrégation au sein des populations commerciales, ce qui complique leur éventuelle utilisation dans les programmes de sélection.

Une seconde approche consiste à s'appuyer sur des familles de grande taille existant au sein d'une population commerciale soumise à un contrôle de performances en routine, ce qui évite d'avoir à mettre en place un dispositif expérimental long et coûteux. On espère alors que les fondateurs de ces familles sont hétérozygotes pour une partie des QTL en ségrégation dans la population. La probabilité qu'un fondateur soit homozygote à un QTL peut néanmoins être grande (la famille est alors non informative pour ce QTL), si bien qu'à nombre d'individus génotypés identique, les dispositifs de détection de QTL intra population sont moins puissants que ceux reposant sur des croisements entre populations divergentes. Cette moindre puissance peut cependant être compensée par le grand nombre de familles disponibles et la taille importante de ces familles. Un autre avantage est que les QTL détectés au sein d'une population commerciale sont par la suite *a priori* plus facilement utilisables pour la sélection de celle-ci. Cette approche a été utilisée avec succès dans les populations bovines laitières dans lesquelles certains taureaux d'insémination artificielle sont à l'origine de familles de très grande taille (Boichard et al., 2003), mais beaucoup plus rarement chez le porc (Evans et al., 2003) où la diffusion des verrats est plus restreinte.

En France, plusieurs éléments favorables à la conduite d'une détection de QTL au sein des populations femelles collectives en sélection étaient réunis :

- la forte diffusion par insémination artificielle au cours des années 1990 de certains verrats hyperprolifériques, qui a eu pour conséquence la création de familles paternelles de grande taille dans les populations collectives Large White (LW) et Landrace Français (LF) ;
- l'existence de la base de données nationale porcine, au sein de laquelle les performances de production et de reproduction, ainsi que les informations généalogiques des individus des populations Large White et Landrace Français étaient disponibles ;
- la banque d'ADN porcine, permettant de disposer d'ADN pour au moins une partie des individus de la population.

Les huit plus grandes familles disponibles dans les populations collectives Large White et Landrace Français ont été utilisées pour réaliser une détection de QTL intra-population. Cet article présente le dispositif familial et les méthodes utilisées, ainsi que les premiers résultats obtenus.

1. MATÉRIELS ET MÉTHODES

1.1. Matériels

1.1.1. Dispositif familial utilisé

L'étude s'appuyait sur un dispositif grand-parental (Weller et al., 1990), incluant 3 générations dans chaque famille (Figure 1) :

- génération 1 : un mâle fondateur, supposé hétérozygote pour les QTL, et génotypé pour des marqueurs génétiques ;
- génération 2 : les fils et filles de ce mâle fondateur, également génotypés, parmi lesquels on cherche des allèles en ségrégation pour les QTL (ces individus seront appelés «parents» dans la suite de cet article) ;
- génération 3 : les fils et filles des individus «parents», pour lesquels on dispose de performances.

Classiquement, dans un dispositif grand-parental, les performances des individus de la 3^{ème} génération sont utilisées pour prédire le «mérite génétique» (MG) de leur parent génotypé. Ce sont les valeurs de MG des parents, et non pas les performances propres de ceux-ci, qui servent à tester dans chaque famille la coségrégation avec les allèles au marqueur du mâle fondateur. Le MG d'un parent estimé à l'aide des performances de nombreux descendants est en effet une estimation plus précise qu'une performance individuelle unique de son niveau de performances réel. L'utilisation des MG permet donc d'accroître la puissance de détection du dispositif.

Dans la présente étude, les performances propres des parents - lorsque ceux-ci en disposaient - ont été combinées aux performances de leurs descendants afin d'augmenter la précision de la prédiction des valeurs de MG, certains parents des familles du dispositif n'ayant que peu ou pas de produits disponibles.

1.1.2. Choix des familles

De 1996 à 2001, une recherche régulière de grandes familles paternelles dans les populations Large White et

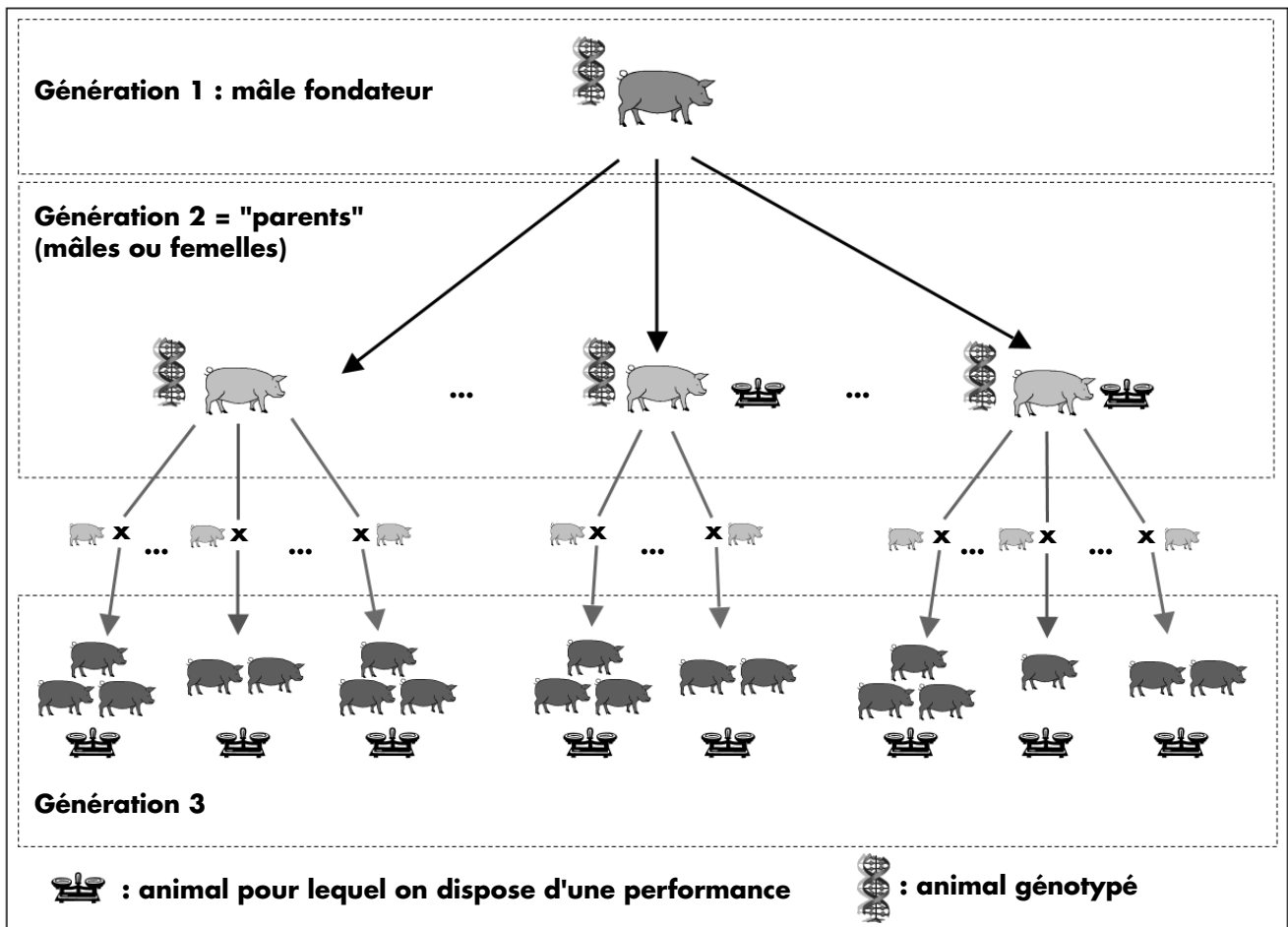


Figure 1 - Représentation du dispositif grand-parental pour une famille

Landrace Français a été effectuée dans la base de données nationale porcine mise en place pour l'évaluation génétique des populations collectives (Tribout et al., 1998). Idéalement, chaque famille devait compter un minimum de 30 individus parents par mâle fondateur, disposant chacun d'au moins 40 produits ayant une performance.

Lorsqu'une famille était repérée, des échantillons d'ADN du verrot fondateur et de ses fils et filles étaient fournis par la Banque d'ADN Porcine (principalement pour les verrats nés après 1998) ou prélevés en ferme sur les animaux encore vivants (mâles les plus anciens et femelles).

1.1.3. Caractères étudiés

Les caractères considérés dans cette étude sont ceux dont les performances sont enregistrées en routine par les éleveurs et sont stockées dans la base de données nationale porcine :

- nombre total de porcelets nés par portée, nombre de porcelets nés vivants par portée, nombre de porcelets morts nés par portée (NTOT, NVIV et NMOR, respectivement) enregistrés sur les truies de race pure des élevages de sélection et de multiplication ;
- poids vif (PVIF) et moyenne des 6 épaisseurs de lard mesurées par ultrasons au niveau des reins, du dos et du cou, de part et d'autre de la colonne vertébrale (ELD), enregistrés sur les jeunes candidats à la reproduction en fin de période de contrôle en ferme (148 jours d'âge et 95 kg de poids vif en moyenne) ;

- âge des candidats à la reproduction en fin de période de contrôle en ferme, ajusté à un poids vif de 100 kg (AGE100).

Au final, 5 familles Large White et 3 familles Landrace Français ont été retenues pour l'étude, rassemblant un total de 239 individus parents (166 mâles et 73 femelles). Les tailles des familles étaient très variables et sont présentées dans les tableaux 1a et 1b. Le nombre moyen de fils/filles génotypés pour chacun des 8 mâles fondateurs était de 30 pour les caractères de production et de 24 pour les caractères de reproduction. En moyenne, chaque individu parent disposait de 215 produits contrôlés pour les caractères de production et de 70 filles ayant en moyenne 3,9 portées connues pour les caractères de reproduction.

1.2. Méthodes

1.2.1. Marqueurs utilisés

Un total de 558 marqueurs microsatellites cartographiés sur la carte USDA (Rohrer et al., 1994) ou sur la carte PIGMaP (Archibald et al., 1995) ont été testés pour 7 des 8 mâles fondateurs, présentant un taux d'hétérozygotie moyen de 52%. Parmi ces marqueurs, 144 microsatellites couvrant les 18 paires d'autosomes ont été retenus sur la base de leur informativité et de leur position sur le génome. La distance moyenne entre deux marqueurs consécutifs était de

Tableau 1a - Caractéristiques des 8 familles du dispositif pour les caractères de production

Famille	Nombre de parents mâles génotypés	Nombre de parents femelles génotypés	Nombre de produits avec performances de production par parent génotypé			
			moyenne	minimum ^A	maximum	écart type
LW1	26	3	135	0	691	170
LW2	23	2	297	0	2310	498
LW3	19	3	307	0	1470	425
LW4	34	8	388	0	2401	589
LW5	3	12	191	29	1828	466
LF1	14	12	119	0	1278	330
LF2	16	2	107	0	1130	270
LF3	31	31	145	0	1122	244
total	166	73	nombre total d'individus avec performances : 51 262			

^A les parents n'ayant aucun produit avec performance disposaient d'une performance propre

Tableau 1b - Caractéristiques des 8 familles du dispositif pour les caractères de reproduction

Famille	Nombre de parents mâles génotypés	Nombre de parents femelles génotypés	Nombre de filles avec performances de reproduction par parent génotypé (chaque fille a en moyenne 3,9 portées)			
			moyenne	minimum	maximum	écart type
LW1	17	3	39	7	136	34
LW2	18	2	97	6	718	160
LW3	15	3	94	3	385	113
LW4	30	8	121	1	736	181
LW5	3	12	51	4	453	115
LF1	9	12	46	2	377	105
LF2	5	2	86	11	383	133
LF3	25	31	43	1	318	71
total	122	73	nombre total de portées utilisées : 53 205			

13,3 cM (écart type = 9,7 cM), et l'informativité moyenne était de 0,77.

1.2.2. Calcul des valeurs de mérite génétique des individus parents

La valeur du mérite génétique MG_{ij} du $j^{\text{ème}}$ parent du $i^{\text{ème}}$ mâle fondateur a été calculée en généralisant l'approche décrite par VanRaden et Wiggans (1991) afin d'inclure les éventuelles performances propres des individus parents, de manière à augmenter la précision de la prédiction de MG_{ij} pour les animaux ayant peu de produits contrôlés.

Pour les caractères de production (une seule performance par individu), MG_{ij} a été calculé de la manière suivante :

$$MG_{ij} = \frac{y_j + \frac{\lambda_1}{2} \sum_{d=1}^D \left[\frac{q_d (y_d - \hat{u}_{m(d)})/2}{1 + (\lambda_1 q_d)} \right]}{W}, \text{ où}$$

$$W = 1 + \frac{\lambda_1}{4} \sum_{d=1}^D \left(\frac{q_d}{1 + q_d \lambda_1} \right), \lambda_1 = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_a^2} = \frac{\text{variance résiduelle}}{\text{variance génétique additive}}$$

D est le nombre de produits du parent j ayant une performance, y_j et y_d sont respectivement la performance du parent j et de son $d^{\text{ème}}$ produit ajustées pour les effets d'environnement habituellement considérés pour ces caractères (bande d'engraissement, portée de naissance, ...), $\hat{u}_{m(d)}$ est la valeur génétique additive estimée (BLUP) du second parent du $d^{\text{ème}}$ produit de j , et q_d est égal à 2 ou 4/3 selon que le second parent du $d^{\text{ème}}$ produit de j est connu ou inconnu.

Le calcul de MG_{ij} pour les caractères de reproduction a été fait selon le même principe, à l'exception du fait que chaque femelle des générations 2 et 3 peut avoir plusieurs performances, et qu'en conséquence l'effet d'environnement permanent de la truie est préalablement absorbé dans les équations des effets génétiques additifs de la matrice de coefficients des équations du modèle mixte :

$$MG_{ij} = \frac{\frac{\lambda_2}{K + \lambda_2} \sum_{k=1}^K y_{j,k} + \frac{\lambda_1 \lambda_2}{2} \sum_{d=1}^D \left[\frac{q_d \sum_{k=1}^{n_d} \left(y_{d,k} - \frac{\hat{u}_{m(d)}}{2} \right)}{\lambda_2 n_d + \lambda_1 n_d q_d + \lambda_1 \lambda_2 q_d} \right]}{W}, \text{ où}$$

$$W = \frac{K\lambda_2}{K + \lambda_2} + \frac{\lambda_1\lambda_2}{4} \sum_{d=1}^D \left(\frac{q_d n_d}{\lambda_2 n_d + \lambda_1 \lambda_2 q_d + \lambda_1 n_d q_d} \right)$$

$$\lambda_1 = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_a^2} = \frac{\text{variance résiduelle}}{\text{variance génétique additive}},$$

$$\lambda_2 = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_{env\ perm}^2} = \frac{\text{variance résiduelle}}{\text{variance d'environnement permanent de la truie}},$$

K est le nombre de performances propres du parent j , D est le nombre de filles du parent j ayant au moins une performance, n_d est le nombre de performances de la $d^{\text{ème}}$ fille du parent j , q_d est égal à 2 ou 4/3 selon que le second parent du $d^{\text{ème}}$ produit de j est connu ou inconnu, $\hat{u}_{m(d)}$ est la valeur génétique additive estimée (BLUP) du second parent du $d^{\text{ème}}$ produit de j . Enfin, $y_{j,k}$ et $y_{d,k}$ sont respectivement la $k^{\text{ème}}$ performance du parent j et de sa $d^{\text{ème}}$ fille, ajustées pour les effets d'environnement classiquement considérés pour la prolificité (rang de portée, âge de la truie à la mise bas, mois de mise bas, interaction élevage x année x type de fertilisation, verrat père de la portée).

Les effets d'environnement et les valeurs génétiques $\hat{u}_{m(d)}$ nécessaires au calcul des MG_{ij} ont été estimés à l'aide du logiciel PEST (Groeneveld et al., 1990), en utilisant des modèles mixtes à effet génétique individuel monocaractères incluant les effets d'environnement classiques pour ces caractères, et en considérant les populations Large White et Landrace Français séparément. L'ensemble des performances enregistrées entre 1992 et 2003 dans ces populations ont été utilisées, et 5 générations d'ancêtres ont été retenues pour les calculs. Les composantes de la variance utilisées dans PEST et pour le calcul de λ_1 et λ_2 ont été estimées à l'aide de la version 4.5 du logiciel VCE

(Neumaier et Groeneveld, 1998) sur les données décrites ci-dessus.

1.2.3. Détection des QTL

La détection de QTL a été réalisée par régression des phénotypes sur les génotypes dans chaque famille de mâle fondateur, selon le modèle décrit par Boichard et al. (2003), en utilisant le logiciel QTLMAP développé à l'INRA (Elsen et al., 1999). Seule la phase la plus probable de chaque mâle fondateur a été retenue pour calculer les transmissions de phase dans les familles.

Pour chaque caractère et chaque chromosome, le niveau de signification de la statistique de test à l'échelle du chromosome a été déterminé empiriquement en réalisant 30 000 permutations des phénotypes intra-famille (Churchill et Doerge, 1994).

Pour chaque QTL détecté, les mâles fondateurs dont la contribution de la famille à la vraisemblance de la population était supérieure ou égale au seuil dans une distribution de χ^2 à 1 degré de liberté et pour une erreur de première espèce de 5 % (=3,84) ont été considérés hétérozygotes pour le QTL. L'effet de substitution moyen du QTL a ensuite été calculé comme la moyenne des estimées de l'effet de substitution de ce QTL pour les mâles fondateurs considérés hétérozygotes.

2. RÉSULTATS

Les QTL détectés à un niveau de signification de 5 % à l'échelle du chromosome sont présentés dans le tableau 2.

Des QTL significatifs à l'échelle du chromosome et d'effets importants (effets moyens de substitution compris entre 0,3 et 1,3 écart type phénotypique) ont été détectés pour tous les caractères, à l'exception de l'âge ajusté à 100 kg et du nombre de porcelets nés totaux par portée. Le nombre de

Tableau 2 - QTL détectés à un niveau de signification à l'échelle du chromosome (p-value) de 5 %

Caractère	$\sigma_{ph} - h^2^A$	SSC	Position du QTL (cM) [I.C. à 5 %] ^B	p-value	Fondateurs hétérozygotes ^C		Effet de substitution moyen ^D
					LW	LF	
ELD (mm)	1,5 - 0,47	2	15 [3 - 29]	0,037	1	3	1,0
		3	105 [97 - 129]	0,009	2	2	1,2
		17	28 [15 - 55]	0,014	2 - 3	1	2,0
PVIF (kg)	8,7 - 0,29	4	62 [38 - 73]	0,050	5	2	7,4
NMOR (porcelet)	1,4 - 0,09	6	88 [79 - 94]	0,018	1	2 - 3	0,6
		11	66 [49 - 84]	0,035	1	2	1,0
		14	28 [21 - 37]	0,045	3	1 - 3	0,4
NVIV (porcelet)	3,1 - 0,10	7	27 [24 - 38]	0,036	3	2	1,3
		16	9 [2 - 32]	0,050	4		2,5
		18	1 [1 - 8]	0,013	5	1	1,2

^A écart type phénotypique et héritabilité du caractère (moyenne des paramètres des 2 races) ;

^B intervalle de confiance (LOD drop-off) à 5 % de la position du QTL ;

^C numéro de la famille intra population ;

^D exprimé en unité du caractère

familles dans lesquelles ces QTL semblent en ségrégation varie entre 1 et 3 selon la région considérée.

Les résultats suggèrent un QTL pour le poids vif en fin de période de contrôle en ferme ($p=0,050$) sur le chromosome SSC4, et trois QTL d'adiposité en fin de période de contrôle en ferme sur SSC2 ($p=0,037$), SSC3 ($p=0,009$) et SSC17 ($p=0,014$). Plusieurs locus affectant l'adiposité et la vitesse de croissance ont été détectés dans les mêmes régions que les QTL de la présente étude par d'autres auteurs à partir de croisements entre populations divergentes (cf par exemple la base de données PigQTLdb : Hu et al., 2005). Ceci suggère qu'une partie des locus en ségrégation entre populations est également en ségrégation au sein des populations Large White et Landrace Français.

Trois QTL ont été détectés pour le nombre de porcelets morts nés par portée sur les chromosomes SSC6 ($p=0,018$), SSC11 ($p=0,035$) et SSC14 ($p=0,045$). Trois autres QTL sont suggérés pour le nombre de porcelets nés vivants par portée sur les chromosomes SSC7 ($p=0,036$), SSC16 ($p=0,050$) et SSC18 ($p=0,013$). Les résultats rapportés dans la littérature pour les caractères de prolificité chez le porc sont beaucoup moins nombreux que pour les caractères de production (Hu et al., 2005), probablement en raison de la lourdeur des protocoles nécessaires à leur étude. A notre connaissance, aucun des QTL détectés par les autres auteurs pour la taille de portée ne semble correspondre à nos résultats.

A l'exception du QTL ayant un effet sur le nombre de porcelets nés vivants par portée sur le chromosome SSC16 pour lequel un seul verrot Large White semble être hétérozygote, l'ensemble des allèles des autres régions semble être en ségrégation dans les deux populations considérées.

3. DISCUSSION

Plusieurs QTL en ségrégation ont été détectés dans les populations Large White et Landrace Français pour l'adiposité, la croissance et la prolificité. Ces résultats suggèrent que la variance phénotypique observée dans les populations commerciales est en partie due à des QTL à effet important qui sont toujours en ségrégation. Cette persistance des ségrégations peut paraître étonnante, puisqu'une sélection intense et efficace est réalisée sur ces caractères depuis de nombreuses années (à l'exception peut-être du nombre de porcelets morts nés par portée). Une identification plus fine des effets des haplotypes en ségrégation dans les populations est obligatoire avant toute possibilité d'utilisation éventuelle de ces QTL. Ces effets devront être évalués pour le caractère sur lequel la détection a été validée, mais également pour les autres caractères d'intérêt zootechnique, afin de vérifier que le maintien des allèles en ségrégation n'est pas dû à des effets pléiotropes défavorables sur d'autres caractères.

Pour cette étude, nous avons eu la chance de disposer des informations contenues dans la base de données nationale porcine et tiré avantage de familles existant au sein des populations collectives Large White et Landrace Français. La banque d'ADN porcine a également été un atout puis-

qu'elle a permis de disposer d'ADN pour une partie des individus des familles retenues. Ces «outils» nous ont permis de rechercher des QTL sans avoir à mettre en place un dispositif expérimental long et coûteux. En particulier, l'étude de caractères de prolificité aurait nécessité dans un contexte expérimental de mettre des femelles à la reproduction, augmentant la durée et le coût du protocole. La recherche de QTL au sein de populations commerciales est donc une approche très intéressante, présentant cependant la limite intrinsèque de ne permettre la recherche de QTL que pour les caractères mesurés en routine par les éleveurs. Ceci exclut la possibilité d'étudier des caractères dont la mesure en élevage est trop compliquée ou trop coûteuse pour être réalisée sur un grand nombre d'animaux (comportement, qualité de la viande, ...). Or, disposer d'outils moléculaires pour ces caractères permettrait précisément de faciliter leur intégration aux programmes de sélection.

Pour chaque QTL détecté, le niveau de signification (p -value) présenté dans le tableau 2 correspond à la probabilité d'avoir détecté un QTL sur ce chromosome alors qu'il n'y en a pas («risque de première espèce» = α - ici, $\alpha \leq 0,050$). Cette probabilité a été calculée en considérant uniquement le test de la présence du QTL sur le chromosome considéré. Un tel test a été réalisé sur chacun des 18 chromosomes du génome ; de ce fait, pour un caractère, la probabilité de détecter un QTL qui n'existe pas s'élève à $18 \times 0,050 = 0,90$. Il serait donc nécessaire de considérer un risque de première espèce plus sévère pour chaque chromosome, afin de garantir que la probabilité qu'au moins un QTL ait été détecté à tort soit effectivement de 0,050 sur l'ensemble du génome. Aucun des dix QTL détectés dans cette étude n'atteint cependant le seuil de signification de 0,050 à l'échelle du génome (correspondant approximativement à une p -value de $0,050/18 = 0,003$). Cette puissance limitée est vraisemblablement due au nombre restreint de familles disponibles pour notre étude et à la faible taille de certaines de ces familles. Les familles de très grande taille sont en effet peu nombreuses dans les populations porcines sélectionnées, la diffusion des verrats de centre d'insémination artificielle étant dans une certaine mesure limitée dans un souci de maintien de la variabilité génétique des noyaux de sélection. Par ailleurs, le stockage d'ADN des reproducteurs mâles des populations collectives dans la Banque d'ADN Porcine n'a été rendu systématique qu'en 2002 ; de nombreux parents de familles potentielles repérées pour l'étude n'ont ainsi pas pu être génotypés, car réformés avant que leur ADN ait pu être prélevé. Cependant, compte tenu du fait que nous avons considéré 18 chromosomes et 6 caractères (correspondant à 4 caractères indépendants), le nombre attendu de résultats "faux positifs" pour une erreur de première espèce de 5% est de 4, ce qui est inférieur aux 10 QTL détectés. Ceci laisse supposer que plusieurs des QTL trouvés dans cette étude correspondent effectivement à de vrais effets de locus. Ce constat ouvre la perspective éventuelle d'une possibilité future d'amélioration alternative des populations (sélection assistée par marqueurs, par exemple), en particulier pour les caractères les moins héréditaires. Cependant, l'intérêt de la mise en œuvre de tels outils doit être évalué en tenant compte des objectifs de sélection des populations.

CONCLUSION

Plusieurs QTL ont été détectés pour l'adiposité, la croissance et la taille de portée à la naissance, en dépit de la sélection intense réalisée sur ces caractères depuis de nombreuses années. Des analyses complémentaires devront être réalisées, par exemple en complétant le jeu de données par la prise en compte les performances de prolificité des truies croisées de ces familles, afin d'augmenter la puissance du dispositif. D'autres caractères seront également considérés, tels que la taille de portée au sevrage et les intervalles entre événements de reproduction. Par ailleurs, il sera nécessaire de confirmer les QTL détectés dans cette étude, et, le cas échéant, de les cartographier plus finement et de caractériser la ségrégation

des allèles à ces locus dans les populations commerciales en vue d'une éventuelle utilisation en sélection.

REMERCIEMENTS

Les génotypages ont été réalisés sur la plateforme CRGS du Génopole Toulouse Midi Pyrénées. Ce projet a été financé partiellement par le Ministère de l'Agriculture et de la Pêche dans le cadre de son programme «Actions Innovantes» et par le Génopole Toulouse Midi Pyrénées. Les auteurs remercient les Organisations de Sélection Porcine collectives pour leur participation à ce projet, en particulier la mise à disposition des performances et pedigrees et la collecte de sang sur les animaux présents en élevage.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Archibald A.L., Haley C.S., Brown J.F. et al., 1995. The PIGMaP consortium linkage map of the pig (*Sus scrofa*) Mamm. Genome, 6, 157-175.
- Bidanel J.P., Milan D., Iannuccelli N. et al., 2001. Detection of quantitative trait loci for growth and fatness in pigs. Genet. Sel. Evol., 33, 289-309.
- Boichard D., Grohs C., Bourgeois F., Cerqueira F., Faugeras R., Neau A., Rupp R., Amigues Y., Boscher M.Y., Leveziel H., 2003. Detection of genes influencing economic traits in three French dairy cattle breeds. Genet. Sel. Evol., 35, 77-101.
- Churchill G.A., Doerge R.W., 1994. Empirical threshold values for quantitative trait mapping. Genetics, 138, 963-971.
- Elsen J.M., Mangin B., Goffinet B., Boichard D., Le Roy P., 1999. Alternative models for QTL detection in livestock. I. General information. Genet. Sel. Evol., 31, 213-224.
- Evans G.J., Giffra E., Sanchez A. et al., 2003. Identification of quantitative trait loci for production traits in commercial pig populations. Genetics, 164, 621-627.
- Groeneveld E., Kovac M., Wang T., 1990. PEST, a general purpose BLUP package for multivariate prediction and estimation. Proc. 4th WCGALP, 21, 488-491.
- Hu Z.L., Dracheva S., Jang W., Maglott D., Bastiaansen J., Rothschild M.F., Reecy J.M., 2005. A QTL resource and comparison tool for pigs: PigQTLDB. Mamm. Genome, 16, 792-800.
- Le Roy P., 2001. Principes et protocoles pour la détection de QTL. Séminaire du Département de Génétique de l'INRA, Batz-sur-Mer, Septembre 2001, 1-5.
- Malek M., Dekkers J.C.M., Lee H.K., Baas T., Rothschild M.F., 2001. A molecular genome scan analysis to identify chromosomal regions influencing economic traits in the pig. I. Growth and body composition. Mamm. Genome, 12, 630-636.
- Neumaier A., Groeneveld E., 1998. Restricted maximum likelihood of covariances in sparse linear models. Genet. Sel. Evol., 30, 3-26.
- Rohrer G.A., Alexander L.J., Keele J.W., Smith T.P., Beattie C.W., 1994. A microsatellite linkage map of the porcine genome. Genetics, 36, 231-245.
- Tribout T., Bidanel J.P., Ducos A., Garreau H., 1998. Continuous genetic evaluation of on farm and station tested pigs for production and reproduction traits in France. Proc. 6th WCGALP, 23, 491-494.
- VanRaden P.M., Wiggans G.R., 1991. Derivation, calculation, and use of national animal model information. J. Dairy Sci., 76, 2737-2746.
- Weller J.I., Kashi Y., Soller M., 1990. Power of daughter and granddaughter designs for determining linkage between marker loci and quantitative trait loci in dairy cattle. J. Dairy Sci., 73, 2525-2537.

