

DETECTION DE QTL CHEZ LA POULE PONDEUSE DANS UN CONTEXTE ALIMENTAIRE CHANGEANT

**H. Romé^{1,2}, A. Varenne³, F. Hérault^{1,2}, H. Chapuis⁴, C. Alleno⁵, P. Dehais⁶,
A. Vignal⁶, T. Burlot³, P. Le Roy^{1,2}**

¹*INRA UMR1348 PEGASE Domaine de la Prise 35590 Saint-Gilles,*

²*Agrocampus Ouest UMR1348 PEGASE 65 rue de Saint Briec 35042 Rennes,*

³*Novogen Mauguérand 22800 Le Foël,*

⁴*SYSAAF INRA UR83 Recherches Avicoles 37380 Nouzilly,*

⁵*Zootests Parc technologique du zoopôle 5 Rue Gabriel Calloet Kerbrat 22440 Ploufragan,*

⁶*INRA UMR1388 GenPhySe Auzeville BP52627 31326 Castanet-Tolosan*

helene.rome@rennes.inra.fr

RÉSUMÉ

Les objectifs de sélection appliqués chez les poules pondeuses intègrent aussi bien des caractères de production que des caractères de qualité des œufs. De nombreux QTL influençant ces deux groupes de performances ont été détectés. Il est par ailleurs établi que l'environnement a un effet sur ces caractères. Toutefois aucune étude n'a encore estimé les interactions entre QTL et environnement. La présente étude vise à progresser sur cette thématique en recherchant des QTL exprimés dans des environnements différents. Pour cela, 438 coqs d'une lignée pure commerciale ont été génotypés à l'aide de la puce Affymetrix® Axiom® HD 600k SNP. Les données de production et de qualité des œufs ont été acquises sur 31 381 de leurs filles croisées. La moitié des filles a été nourrie avec un régime bas en énergie métabolisable (2 455 kcal) et l'autre moitié avec un régime haut en énergie métabolisable (2 881 kcal). Ces poules ont été placées en cages collectives de 12 pleines ou demi-sœurs. La production d'œufs a été mesurée de 18 à 75 semaines, et découpée en quatre intensités de ponte, I1 (18 à 30 semaines), I2 (31 à 49 semaines), I3 (50 à 75 semaines) et Iglob (18 à 75 semaines). Les caractères de qualité (couleur de la coquille, solidité, forme, poids, et qualité interne) ont été mesurés à 50 et 70 semaines. La performance d'un coq a été estimée par la moyenne des performances de ses filles dans un régime. L'analyse GWAS a permis d'identifier de très nombreux QTL. Par ailleurs, une interaction QTL avec l'environnement a été mise en évidence pour 65 d'entre eux. Cela soulève la question de la nécessité de prendre en considération l'interaction du génotype avec l'environnement pour la sélection génomique.

ABSTRACT

Detection of QTL influencing egg production in layers receiving various diets

For decades, laying hens have been selected on few major traits by the breeder. These traits include production and quality data. Many QTL have been already detected for these traits, but few studies looked at an interaction QTL by environment. Thus, this study was done to look for QTL in various environments. For this, 438 Sires from a commercial pure line have been genotyped using the Affymetrix® Axiom® HD 600k SNP array. Production and quality data were collected on their 31,381 cross-breed daughters. Half of them were fed with a diet of low energy (2,455 kcal) and half with a high energy diet (2,881 kcal). These laying hens were housed in collective cages of 12 half-sib hens. Production was measured from 18 to 75 weeks of age, and divided in four laying intensities, I1 (from 18 to 30 weeks of age), I2 (from 31 to 49 weeks of age), I3 (from 50 to 75 weeks of age) and Iglob (from 18 to 75 weeks of age). Quality traits (egg shell color, strength, form, weight and internal quality) were measured at 50 and 70 weeks of ages. Sire performance was estimated as the mean of his daughters' performances in one condition. GWAS analysis detected numerous QTL. Besides, a QTL by environment interaction was shown for 65 of them. Thus, this brings the question to take into account the genotype by environment interaction for genomic evaluation.

INTRODUCTION

Depuis plusieurs décennies, les poules pondeuses ont été sélectionnées sur certains caractères de production et de qualité des œufs afin d'améliorer les performances. Toutefois, les zones du génome, appelées Quantitative Trait Loci (QTL), affectant ces caractères quantitatifs restent mal connues. Par ailleurs, s'il est établi que l'environnement joue un rôle sur certains caractères, l'existence d'une expression variable des QTL en fonction de l'environnement est rarement envisagée dans les études visant à détecter des QTL.

Aujourd'hui, 33 études ont permis la détection de QTL influençant les caractères de production et de qualité des œufs chez la poule (Chicken QTLdb). Mais, suite à ces localisations chromosomiques, peu de gènes impliqués dans le déterminisme génétique des caractères ont été identifiés. L'étude des interactions avec l'environnement demeure donc difficile à ce stade de la connaissance.

Récemment, le développement d'une puce portant 600 000 marqueurs du génome de la poule par Affymetrix, la puce 600K SNP Affymetrix® Axiom® HD (Kranis et al., 2013), a permis d'envisager la mise en place d'une sélection génomique chez la poule pondeuse (Le Roy et al., 2014). Cet outil de génotypage à haut débit devrait également fournir une localisation plus fine des QTL déjà identifiés et même détecter de nouveaux QTL. De plus, par sa densité, cette puce pourrait permettre de passer outre l'hypothèse classique d'additivité entre les effets génétiques et environnementaux sur les caractères.

Ainsi, le but de cette étude est, dans un premier temps, de détecter des QTL influençant les caractères de production et de qualité des œufs en utilisant la puce haute densité 600k SNP et, dans un deuxième temps, d'observer si les QTL détectés varient en fonction de l'environnement. Pour cela, les poules pondeuses étudiées ont été séparées en deux groupes et nourries avec deux régimes alimentaires différents.

1. MATERIELS ET METHODES

1.1. Animaux

La population étudiée est constituée de 438 Coqs d'une lignée commerciale pure, créée et sélectionnée par l'entreprise de sélection NOVOGEN, et de 31 381 de leurs filles croisées. Les poules ont été écloses en trois lots en Novembre 2010, Mai 2011 et Novembre 2011. A 18 semaines, elles ont été mises dans des fermes de production dans des cages collectives de 12 demi-sœurs de père. Leur production s'est étalée de 18 à 75 semaines. Une moitié de ces poules a été nourrie avec un régime « Haute énergie (HE) » contenant 2 881 kcal d'énergie métabolisable (ME) (1342 cages). L'autre moitié a été nourrie avec un régime « Basse énergie (BE) » contenant 2 455 kcal de ME (1346 cages). Dans les deux cas, les poules ont

été nourries ad libitum. Bien que la consommation individuelle n'ait pas pu être mesurée, il a été constaté qu'en moyenne les poules ayant reçu le régime « Basse Energie » ont ingéré 123g d'aliment par jour et par poule, soit 20g de plus que les poules ayant reçu le régime "Haute Energie" (103g). La quantité d'énergie totale ingérée est donc très proche entre les deux régimes.

1.2. Phénotypes

Les données de ramassage des œufs ont été mesurées quotidiennement de 18 à 75 semaines. Par la suite, 4 intensités de ponte ont été définies (I1 : de 18 à 30 semaines, I2 : de 31 à 49 semaines, I3 : de 50 à 75 semaines et Iglob : de 18 à 75 semaines). Les données de qualité des œufs ont été mesurées par la société Zootests et ont concerné 12 caractères : la couleur de la coquille (L*A*B*, A*, B*,L*), la force de fracture (FF), la force de déformation (Def), la forme de l'œuf (SI), le diamètre (Dia), l'Unité Haugh (HU), le ratio de jaune (YR), l'inclusion dans le jaune (Inc) et le poids d'œuf (PO). Ces caractères ont été mesurés à 50 et à 70 semaines, respectivement sur 27 747 et 25 964 œufs pour les poules nourries avec les régimes HE et BE.

Pour chaque lot, les données ont été ajustées pour les effets environnementaux ($P < 0,20$), tels la place dans le bâtiment, l'âge réel des poules ou le délai d'attente avant la mesure des œufs, à l'aide de la procédure SAS GLM. Les données extrêmes, celles à plus de quatre écarts-types de la moyenne, ont été éliminées. La performance d'un coq a ensuite été calculée comme la moyenne des performances de ses filles. Ainsi, une moyenne par père prenant en compte toutes les données a été calculée et, dans l'objectif d'étudier l'interaction des QTL avec le régime, deux moyennes supplémentaires par coq ont été calculées en considérant séparément les données des poules nourries avec les régimes HE et BE.

Le corps de données phénotypiques concerne donc 16 caractères, représentés chacun par 3 moyennes (une moyenne à partir des données globales, une moyenne à partir des données « BE » et une moyenne à partir des données « HE »), soit 48 variables mesurées sur 438 individus.

1.3. Génotypes

Les échantillons de sang ont été prélevés au niveau de la veine brachiale des coqs et l'ADN en a été extrait. L'ADN a été hybridé sur la puce de génotypage 600K Affymetrix® Axiom® (Kranis et al., 2013) par Ark-Genomics (Edimbourg, UK). Au total 438 coqs ont été génotypés pour 580 961 marqueurs. Ces marqueurs couvrent les chromosomes 1 à 28, deux groupes de liaison (LGE22C19W28_E50C23 et LGE64), les deux chromosomes sexuels Z et W et un groupe de SNP non-assignés. Pour différentes raisons techniques, il est possible que le génotype d'un

animal pour un SNP particulier soit considéré comme inconnu à l'issue de cette hybridation. Les génotypes disponibles ont été filtrés selon 5 étapes successives. Dans un premier, il a été vérifié que les SNP conservés étaient génotypés sur plus de 5% des animaux, afin de ne pas biaiser la suite de la filtration. Puis il a été vérifié que les animaux conservés étaient génotypés sur plus de 95% des SNP, ensuite que la fréquence de l'allèle rare était supérieure à 5%, que les SNP conservés étaient génotypés sur plus de 95% des animaux et que les SNP conservés respectaient l'équilibre de Hardy-Weinberg. Ainsi, 284 643 SNP ont été conservés pour l'étude et aucun animal n'a été exclu.

1.4. Analyse d'association entre marqueurs et phénotypes

Chacune des 48 variables (16 caractères*3 moyennes) a été soumise indépendamment à une analyse d'association visant à détecter les QTL qui l'influence (Genome Wide Association Study). L'effet de chaque SNP (1 à 284 643) sur chaque variable (1 à 48) a été estimé à l'aide d'un modèle mixte. Ce modèle prend en compte les relations de parenté entre les individus via leur pedigree, en utilisant le programme BLUPF90 (Miszta et al., 2002). Pour tester la significativité de cet effet SNP par rapport à 0, un seuil a été estimé pour chaque chromosome ($P < 1\%$) avec la méthode décrite par Müller et al. (2011) en utilisant le logiciel Muller (Ricard et al., 2013). Un seuil à l'échelle du génome ($P < 5\%$) a ensuite été calculé en appliquant la correction de Bonferroni (seuil à $P < 0,05/32$ chromosomes = 0.0016 à l'échelle du chromosome). Pour le groupe de SNP avec une position inconnue, le seuil a été fixé à $P < 1,4e-5$ (0,05/3681 SNP). Tout ensemble de SNP adjacents ayant des effets significatifs à l'échelle du génome ($P < 5\%$) a été défini comme étant un QTL. L'ensemble des SNP adjacents ayant des effets significatifs à l'échelle du chromosome ($P < 1\%$) a été considéré comme l'intervalle de confiance de la position de ce QTL. L'effet du QTL a été estimé par l'effet du SNP le plus fort effet sur cet intervalle.

1.5. Test de l'interaction entre QTL et régime

Lorsqu'un QTL a été détecté sur l'une des 3 mesures d'un caractère, les estimées de l'effet du QTL obtenues dans les deux conditions BE et HE ont été comparées. Un test z a été utilisé pour tester la significativité de l'interaction entre le QTL et le régime alimentaire. Une correction de Bonferroni a été appliquée pour tenir compte des tests multiples.

2. RESULTATS ET DISCUSSION

L'analyse conjointe des données des 2 régimes a permis la détection de 11 QTL ayant un effet sur au moins un caractère de production et 58 QTL ayant un

effet sur au moins un caractère de qualité des œufs. Lorsque les données ont été analysées en séparant les conditions BE et HE, 27 QTL supplémentaires pour la production et 42 QTL supplémentaires pour la qualité ont été détectés. Au total, 30 QTL influençant une intensité de ponte et 26 QTL influençant au moins un caractère de qualité des œufs ont une interaction significative avec le régime alimentaire (tableau 1), c'est-à-dire ont un effet différent selon l'aliment consommé par les poules.

2.1. Couleur de la coquille ($L^*A^*B^*$, A^* , B^* et L^*)

Pour la couleur de la coquille, 22 QTL ayant un effet sur au moins un des caractères ont été détectés : 21 QTL ont été détectés sur dix chromosomes et 1 QTL sur le groupe de SNP non-assignés. Cela suggère que la couleur de la coquille a un déterminisme polygénique. La plupart des QTL ont un effet sur $L^*A^*B^*$, A^* et B^* ou sur $L^*A^*B^*$ et B^* , mais peu de QTL communs pour A^* , L^* et B^* ont été identifiés. Seulement deux QTL ayant un effet sur $L^*A^*B^*$, A^* , B^* et L^* ont été détectés. Le premier est situé sur le chromosome 3, entre 90 Mb et 94 Mb : il explique de 6,2% à 7,7% de la variance phénotypique. Le deuxième est localisé sur le chromosome Z, entre 7,8 Mb et 9,1 Mb : il explique jusqu'à 5,7% de la variance phénotypique. Sur le chromosome 12, deux QTL ont été détectés pour $L^*A^*B^*$, A^* et L^* . Le premier est situé à environ 2,9 Mb et explique 10,1% de la variance phénotypique. Le deuxième se situe vers 9 Mb et explique 5,0% de la variance phénotypique. D'autres études ont déjà mis en évidence la présence de QTL pour $L^*A^*B^*$ dans ces régions (Schreiweis et al., 2006; Wolc et al., 2014). Il semble que ces régions jouent un rôle majeur dans le déterminisme génétique de la couleur de la coquille. L'étude d'interaction a permis de mettre en évidence 7 QTL en interaction avec le régime. Deux QTL pour A^* ont été mis en évidence comme étant en interaction avec le régime sur le chromosome 12 et le chromosome 19. Ce dernier QTL a également été retrouvé pour $L^*A^*B^*$ et est là encore en interaction avec le régime. Pour $L^*A^*B^*$ un autre QTL en interaction avec le régime a été mis en évidence sur le chromosome 13. Pour finir, trois QTL pour B^* ont été mis en évidence comme étant en interaction avec le régime sur les chromosomes 9, 10 et 19 (Tableau 1).

2.2. Solidité de la coquille (Def and FF)

En considérant les mesures globales, 7 QTL ont été détectés pour la solidité de la coquille. Ainsi, 5 QTL ont été détectés pour Def et 2 QTL pour FF. Ces deux caractères ne présentent aucun QTL en commun. Pour Def, un QTL majeur expliquant 5,7% de la variance phénotypique a été détecté sur le chromosome 1 entre 118 Mb et 119 Mb. De plus, l'étude d'interaction a montré que ce QTL était en interaction avec le régime (tableau 1). Un QTL en

interaction avec le régime a été mise en évidence sur le chromosome 20 (tableau 1).

Pour FF, 2 QTL ont été détectés sur le chromosome 9 et le chromosome 28. De plus, l'étude d'interaction a mis en évidence trois QTL en interaction avec le régime. Par exemple, le QTL situé sur le groupe de liaison LGE22C19W28_E50C23 explique 4,4% de la variance phénotypique en haute énergie alors qu'il n'explique que 0,1% de la variance phénotypique en basse énergie.

2.3. Forme de l'œuf (SI et Dia) et Poids de l'œuf (PO)

En considérant les données globales, 11 QTL ayant un effet sur au moins un caractère de la forme ou du poids de l'œuf ont été détectés. Ces QTL sont répartis sur 8 chromosomes. Un QTL commun à SI, Dia et PO a été détecté sur le chromosome 26 entre 1,2 Mb et 1,3 Mb. Ce QTL explique 4% de la variance phénotypique pour PO et Dia mais uniquement 1,5% de la variance phénotypique pour SI. Cela suggère que la même mutation peut influencer ces trois caractères. Sur le chromosome 10, trois QTL ont été détectés entre 6,9 Mb et 11,5 Mb : un pour PO et les deux autres pour SI. Parmi ces QTL celui pour PO est en interaction avec le régime. Dans ce cas ce QTL explique jusqu'à 4% de la variance phénotypique en haute énergie. Quatre autres QTL pour SI ont été trouvés comme étant en interaction avec le régime (tableau 1).

2.4. Qualité interne de l'œuf (YR, HU et Inc)

Pour la qualité interne de l'œuf, 18 QTL ont été détectés dans la population avec les données globales. Aucun QTL commun entre HU, YR et Inc n'a été trouvé. Néanmoins sur le chromosome 20, un QTL pour Inc a été détecté vers 11 Mb. Ce QTL explique 3,1% de la variance phénotypique. Proche de cette position, deux QTL pour YR ont été détectés aux alentours de 12 Mb. Par ailleurs un QTL pour HU a été rapporté dans cette région (Liu et al., 2011). Cela suggère que, cette région pourrait jouer un rôle dans la régulation de la qualité interne de l'œuf.

L'étude d'interaction a mis en évidence 9 QTL en interaction avec le régime. Par exemple, le QTL détecté pour Inc sur le chromosome 20 explique 3,3% de la variance phénotypique en haute énergie contre 1,2% en basse énergie (tableau 1).

2.5. Production d'œuf (Iglob, I1, I2, I3)

Pour la production d'œuf, 11 QTL ayant un effet sur au moins un caractère de production ont été détectés. Pour I3, uniquement un SNP de position non connue a été détecté comme ayant un effet significatif : ce QTL explique 8,2% de la variance phénotypique. Un QTL commun à Iglob, I1 et I2 a été détecté sur le chromosome 9 entre 1,4 Mb et 1,9 Mb : il explique jusqu'à 5% de la variance phénotypique. Comme d'autres QTL ont été détectés sur ce chromosome, il joue probablement un rôle important dans la régulation de la production.

Pour la production, l'effet de nombreux QTL dépend du régime. Ainsi, sur le chromosome 28 un QTL pour I1 explique 10,8% de la variance phénotypique en basse énergie alors qu'il explique moins de 0,01% de la variance phénotypique en basse énergie (tableau 1).

CONCLUSION

Cette étude a mis en évidence l'existence de QTL en interaction avec le régime. De nouvelles recherches seraient nécessaires afin d'étudier l'implication de tels QTL dans une évaluation génomique. En effet, il est raisonnable de penser que l'existence de QTL en interaction avec le régime pourrait nécessiter la mise en place d'une évaluation génomique différente en fonction de l'environnement.

REMERCIEMENTS

Cette étude a reçu le soutien financier de l'Agence Nationale pour la Recherche à travers le projet UtOpIGe ANR-10-GENOM_BTV-015. HR est une doctorante financée par la région Bretagne et le département de génétique animale de l'INRA

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Kranis, A., Gheyas, A. A., Boschiero, C., Turner, F., Yu, L., Smith, S., Talbot, R., Pirani, A., Brew, F., Kaiser, P., Hocking, P. M., Fife, M., Salmon, N., Fulton, J., Strom, T. M., Haberer, G., Weigend, S., Preisinger, R., Gholami, M., Qanbari, S., Simianer, H., Watson, K. A., Woolliams, J. A., and Burt, D. W., 2013. BMC Genomics (14), 59
2. Le Roy, P., 2014. 6ème Jeudi de la WPSA communication.
3. Liu, W., Li, D., Liu, J., Chen, S., Qu, L., Zheng, J., Xu, G., and Yang, N., 2011. PLoS One 6, e28600
4. Misztal, I., Tsuruta, S., Strabel, T., et al. (2002). Proc 7th WCGALP, CD-ROM communication No 28-07.
5. Muller, B. U., Stich, B., and Piepho, H. P., 2011. Heredity (106), 825-831
6. Ricard, A., Filangi, O., and Elsen, J. M., 2013, <https://forge-dga.jouy.inra.fr/documents/354>.
7. Schreiweis, M. A., Hester, P. Y., Settari, P., and Moody, D. E., 2006. Anim Genet (37), 106-112

8. Wolc, A., Arango, J., Jankowski, T., Dunn, I., Settar, P., Fulton, J. E., O'Sullivan, N. P., Preisinger, R., Fernando, R. L., Garrick, D. J., and Dekkers, J. C., 2014. J Anim Breed Genet (131), 173-182

Tableau 1. QTL détectés par analyse GWAS et identifiés comme étant en interaction avec le régime

Trait	Chr	IC	Top.SNP	var.BE	var.HE	Z
I1	2	0	AX-76077863	0.043	0.018	***
I1	3	1.58	AX-76419483	0.067	0.021	***
I1	5	0	AX-80930397	0.039	0.010	***
I1	7	0	AX-77012992	0.029	0.011	***
I1	7	0	AX-77016706	0.036	0.022	***
I1	7	0	AX-80893669	0.034	0.014	***
I1	9	0.44	AX-77171569	0.062	0.005	***
I1	9	0	AX-77135601	0.048	0.026	***
I1	13	0	AX-75744855	0.037	0.022	***
I1	17	0	AX-80760906	0.065	0.017	***
I1	20	0	AX-80880305	0.079	0.002	***
I1	21	0	AX-80905421	0.047	0.010	***
I1	23	0	AX-76290736	0.044	0.002	***
I1	27	0	AX-80987112	0.039	0.012	***
I1	28	0	AX-76381233	0.108	0.000	***
I1	8	0	AX-77077116	0.046	0.062	***
I1	9	0	AX-77169137	0.000	0.041	***
I1	12	1.12	AX-75723040	0.000	0.042	***
I1	9	0.43	AX-80827245	0.016	0.035	***
I2	2	0.41	AX-76077923	0.049	0.018	***
I2	9	0.12	AX-77171569	0.044	0.007	***
I2	11	0.24	AX-80983023	0,051	0.000	***
I2	20	0.41	AX-80824756	0.045	0.007	***
I2	2	0.91	AX-76077923	0.049	0.018	***
I2	11	0.03	AX-75672366	0,051	0.009	***
I3	0	0	AX-80981418	0.095	0.013	***
I3	2	3.98	AX-76076063	0.078	0.014	***
I3	4	0	AX-76718404	0.044	0.001	***
I3	9	0	AX-77135601	0.063	0.011	***
I3	13	0	AX-75744855	0,050	0.019	***
I3	20	0	AX-80880305	0,057	0.000	***
I3	0	0	AX-80920048	0.083	0.014	***
Iglob	0	0	AX-80981418	0.048	0.011	***
Iglob	4	0.21	AX-76673240	0.045	0.005	***
Iglob	9	0.29	AX-77171569	0.046	0.005	***
Iglob	11	4.64	AX-75669504	0,054	0.005	***
Iglob	17	0	AX-80760906	0.023	0.008	***
Iglob	20	0	AX-80880305	0.046	0.000	***
Iglob	11	0.39	AX-75673388	0.000	0.043	***

Trait	Chr	IC	Top.SNP	var.BE	var.HE	Z
A	12	0	AX-75708682	0,056	0.025	***
A	19	0.11	AX-80807957	0.039	0.011	**
B	9	0,05	AX-77140457	0.043	0.006	***
B	10	0	AX-75604270	0.043	0.009	***
B	19	0.43	AX-75930918	0.043	0.003	***
Def	20	0	AX-76222200	0.030	0.012	***
Def	1	0.96	AX-75229976	0.076	0.029	***
FF	24	0.01	AX-76310210	0.049	0.013	**
FF	2	0.24	AX-75975697	0.018	0,057	***
FF	a	0.9	AX-76765987	0.001	0.045	***
HU	9	0.12	AX-77169059	0.012	0,052	***
HU	27	0.12	AX-76362135	0.017	0.045	***
Inc	19	0.19	AX-75926202	0.038	0.001	***
Inc	3	0.47	AX-76557077	0.027	0.049	*
Inc	20	0.19	AX-76200144	0.012	0.034	***
Inc	24	0.19	AX-76299694	0.015	0.039	*
LAB	19	0.11	AX-80807957	0.041	0.014	**
LAB	13	0.12	AX-80969992	0.021	0.045	**
PO	10	0.17	AX-75622982	0.024	0,050	*
SI	0	0	AX-75573817	0.008	0,054	***
SI	1	0.17	AX-75487093	0.019	0,054	***
SI	9	0.31	AX-77167515	0.016	0.047	***
SI	19	0	AX-75934213	0.013	0.041	***
YR	10	0.24	AX-75574436	0,051	0.009	**
YR	26	0.03	AX-76346991	0.042	0.006	***
YR	a	0.9	AX-76765592	0.034	0.006	*

IC : Intervalle de confiance en Mb.

Top.SNP : SNP ayant le plus fort effet dans le QTL.

var.BE, var.HE : part de variance expliquée par le SNP en « basse » et « haute » énergie.

Z : test d'interaction

* : significatif à 10%

** : significatif à 5%

*** : significatif à 1%