

UTILISATION DE SNP POUR LA CARTOGRAPHIE DE QTL DE VITESSE DE CROISSANCE, COMPOSITION DE LA CARCASSE, QUALITE DE LA VIANDE ET DE NOMBREUX PARAMETRES PHYSIOLOGIQUES DANS UN CROISEMENT F2 DE LIGNEES DE POULET GRASSE ET MAIGRE

Demeure Olivier^{1,2}, Duclos Michel J.³, Bacciu Nicola^{1,2}, Le Mignon Guillaume^{1,2}, Filangi Olivier^{1,2}, Pitel Frédérique⁴, Boland Anne⁵, Lagarrigue Sandrine^{1,2}, Cogburn Larry A.⁶, Simon Jean³, Le Roy Pascale^{1,2}, Berri Cécile³, Le Bihan-Duval Elisabeth³

¹ INRA, UMR1348 PEGASE, F-35042 Rennes, France, ² Agrocampus Rennes, UMR1348 PEGASE, F-35042 Rennes, France, ³ INRA, UR83 Recherches Avicoles, F-37380 Nouzilly, France, ⁴ INRA-ENVT, UMR444 Génétique Cellulaire, F-31326 Castanet-Tolosan, France, ⁵ CEA, IG, Centre National de Génotypage, 2 rue Gaston Crémieux, CP 5721, F-91057 Evry, France, ⁶ Department of Animal and Food Sciences, University of Delaware, Newark, DE 19717, USA

olivier.demeure@rennes.inra.fr

RÉSUMÉ

La disponibilité du génome du poulet ouvre de nouvelles perspectives pour apporter des solutions en sélection. L'identification des régions chromosomiques (QTL) contrôlant les caractères est une première étape vers la sélection assistée par marqueurs (SAM). Cette étude vise à exploiter un dispositif F2 issu du croisement des lignées INRA divergentes pour l'engraissement à l'aide d'une carte génétique de moyenne densité (120 microsatellites et 1302 SNP) permettant d'étudier des régions du génome jusqu'alors non couvertes. La recherche de QTL a été réalisée pour les caractères de vitesse de croissance, composition de la carcasse à 9 semaines, qualité de la viande et certains paramètres physiologiques. Deux stratégies de cartographie par analyse de liaison intra-famille proposées par le logiciel QTLMap ont été utilisées : détectations classiques 1-QTL, ou prise en compte simultanée de 2 positions afin d'identifier 2 QTL portés par un même groupe de liaison et affectant le même caractère. Ces analyses ont permis d'identifier 93 QTL, pour la plupart jamais décrits dans la littérature. Dans le détail, 69 QTL ont été identifiés par analyse 1-QTL et 24 par analyse 2-QTL, illustrant l'intérêt d'utiliser plusieurs modèles. Un élément important dans l'optique d'une SAM est d'identifier des marqueurs aussi proches que possible des mutations causales ; l'utilisation d'une carte génétique de 1422 marqueurs a ainsi permis d'identifier les QTL avec des intervalles de localisation réduits à 14,2cM en moyenne en comparaison des 32cM observés en utilisant les 120 microsatellites uniquement.

ABSTRACT

Genome-wide interval mapping using SNP identifies new QTL for growth, body composition and meat quality in an F2 intercross between Fat and Lean chicken lines

Availability of the chicken genome brings new possibilities for improving selection. The identification of chromosomal regions (QTL) controlling the traits is a first step to marker assisted selection (MAS). This study aims at using a F2 design produced by crossing INRA divergently selected fat and lean lines and a medium density genetic map (120 microsatellites and 1302 SNP) allowing the study of genomic regions previously not covered. QTL mapping was performed for growth and body composition at 9 weeks, meat quality and some physiological parameters. Two genetic models were tested using familial interval mapping: 1-QTL or 2-QTL, the later testing if 2 QTL affecting the same trait are carried by a given linkage group. These analyses allowed the identification of 93 QTLs, most of them never described in the literature. In details, 69 QTLs were identified by single-QTL analysis and 24 through multi-QTL, illustrating the efficiency of this strategy. One of the most important point for a possible MAS is to identify markers as close as possible from the causal mutations; using a genetic map with 1422 markers has permitted to identify QTLs with reduced interval localizations of 14,2cM in average compared to the 32cM observed when using only the 120 microsatellites.

INTRODUCTION

Depuis des décennies, l'amélioration génétique des volailles a été réalisée avec succès en utilisant une sélection basée sur des informations de généalogie et de performances. Pour des caractères tels que la vitesse de croissance, ce type de sélection a été très efficace en raison de la facilité de mesurer ces caractères à faible coût. Pour des caractères tels que la composition de la carcasse (poids de filet, poids de tissu adipeux abdominal...) ou de qualité de la viande (couleur, pH, pouvoir de rétention en eau...) les coûts de mesure et l'obligation de réaliser une sélection sur collatéraux réduit la pression de sélection et donc son efficacité. Au cours du temps, le gain génétique obtenu sur la vitesse de croissance n'a pas profité aux caractères de qualité et s'est même accompagné d'une augmentation de l'adiposité de la carcasse (Arthur and Albers, 2003). Cette évolution peut s'expliquer par la forte corrélation ($r=0,74$) qui existe entre le poids vif et l'engraissement de la carcasse. Malgré cette corrélation défavorable, des lignées divergentes (dites grasse et maigre) pour l'engraissement abdominal, mais avec un poids vif constant, ont été sélectionnées à l'INRA (Leclercq *et al*, 1980). Les travaux menés sur ces lignées ont permis de mettre en évidence des quantitative trait loci (QTL) affectant la vitesse de croissance, la composition de carcasse et différents critères de qualité de la viande dont les allèles ne sont pas nécessairement fixés dans les lignées grasse (LG) ou maigre (LM) (Lagarrigue *et al*, 2006). Cependant, les résultats obtenus lors de ces analyses ne peuvent être utilisés directement en sélection car les intervalles de confiance des QTL identifiés sont très larges, en raison de l'utilisation de cartes génétiques de faibles densités (microsatellites). Depuis quelques années, la disponibilité de la séquence du génome du poulet a permis l'identification de nombreux single nucleotide polymorphisms (SNP) et donc l'utilisation de cartes génétiques de haute densité.

Notre étude visait à utiliser une carte génétique composée de 1422 marqueurs SNP et microsatellites pour cartographier plus finement des QTL affectant 26 caractères de croissance, composition corporelle, qualité de la viande et paramètres physiologiques dans un croisement de seconde génération (F2) entre LG et LM. Bien que limitée en comparaison des puces 54K SNP désormais disponibles, cette densité de marqueurs permet de couvrir l'ensemble du génome connu et d'identifier la plupart des recombinaisons intervenues dans le dispositif, et qui constituent ici la principale limite à la précision de cartographie.

1. MATERIELS ET METHODES

1.1. Animaux

Un protocole expérimental de type F2 a été généré par croisement de lignées divergentes pour l'engraissement abdominal à poids vif constant

(Leclercq *et al*, 1980). Un total de 579 animaux F2 ont été produits en croisant 5 mâles F1 avec 9 à 10 femelles F1 chacun. Les animaux ont été produits en 5 lots élevés dans des conditions similaires tant en termes d'alimentation qu'en termes de gestion des cycles jour/nuit.

1.2. Mesures phénotypiques

Le poids vif des animaux a été mesuré à 1, 3, 5, 7 et 9 semaines d'âge (PV1, PV3, PV5, PV7, PV9). Les caractères de composition de la carcasse étaient le poids et pourcentage de muscles *Pectoralis minor* (PPmin, %Pmin) et *Pectoralis major* (PPmaj, %Pmaj), le pourcentage de filet (%filet), le poids et pourcentage (PGA, %GA) de gras abdominal, le poids et pourcentage (PCuis, %Cuis) de cuisse, et le diamètre et la longueur (DTars, LTars) de tarse à 9 semaines d'âge. Pour les caractères physiologiques, la température rectale (TC) et les niveaux plasmatiques de glucose (Gluc), d'acides gras non estérifiés (AGNE) et d'IGF-I (IGF-I) ont été mesurés à 7 semaines d'âge après une nuit de jeun. La qualité de la viande a été évaluée au niveau du filet (*Pectoralis major*) à l'aide des mesures du pH à 15 min (pH15) et à 24h post-mortem (pHu), des pertes en eau par exsudation (pertes) après deux jours de conservation à 4°C, et de la luminosité (L^*) et des indices de rouge (a^*) et de jaune (b^*) pour la couleur de la viande à 24h post-mortem. Pour la moitié des animaux, le potentiel glycolytique du muscle (PG) et les concentrations en acide lactique (lactate) et en glycogène résiduel (glycogène) à 15 min post-mortem ont été mesurés comme décrit par Le Bihan-Duval *et al* (2008).

1.3. Carte génétique et génotypage

Parmi 9216 SNP qui avaient été génotypés sur l'ensemble des mâles F1 du dispositif, les 1536 SNP les plus informatifs et les mieux répartis sur le génome ont été sélectionnés. Tous les animaux ont été génotypés pour ces 1536 SNP ainsi que pour 120 microsatellites. Les erreurs de ségrégation mendélienne ont été corrigées à l'aide du logiciel MendelSoft (de Givry *et al*, 2005).

La localisation génétique des 1656 marqueurs a été extraite de la carte consensus internationale. Pour les marqueurs non présents sur cette carte les positions ont été extrapolées à partir des informations des marqueurs flanquants et de leur position sur le génome de la poule. Seuls 1422 des 1656 marqueurs ont été utilisés car 234 n'avaient pas de position physique ou n'étaient pas validés par le contrôle qualité (compatibilité mendélienne et pourcentage de génotypage minimum de 85%).

1.4. Cartographie de QTL

La cartographie des QTL a été réalisée avec le logiciel QTLMap (www.inra.fr/qtlmap) (Le Roy *et al*, 2010). Lorsqu'ils ont un effet sur le caractère, le sexe et le lot des animaux ont été utilisés comme effets fixes et le

poids à 9 semaines (PV9) comme co-variable pour ajuster les valeurs phénotypiques (hors poids PV1, PV3, PV5 et PV7). La présence d'un QTL a été testée par un test de rapport de vraisemblance. Les hypothèses H0 « pas de QTL en ségrégation » contre H1 « un QTL en ségrégation à la position testée » ont dans un premier temps été comparées en balayant toutes les positions couvertes par le jeu de marqueurs sur le génome. Dans un deuxième temps, une troisième hypothèse H2 « deux QTL liés en ségrégation sur le groupe de liaison » a été testée à toutes les positions possibles contre H0 quand le test H1 vs H0 n'était pas significatif, ou contre H2 dans le cas contraire.

Pour toutes ces analyses, seules les ségrégations de QTL au niveau des pères ont été testées. Les seuils de signification ont été déterminés en simulant des performances sous l'hypothèse d'un modèle polygénique pour H0. Pour les tests 2-QTL, les performances ont été simulées sous l'hypothèse H1, la position la plus probable et l'effet du QTL obtenus lors du test 1-QTL étant alors utilisés pour définir l'effet du QTL sur les performances. Mille (tests 2-QTL) ou 10000 (tests 1-QTL) simulations ont été réalisées pour obtenir les seuils au niveau du chromosome pour chaque combinaison "groupe de liaison x caractère". Le niveau de signification des effets de substitution des QTL estimés pour chaque famille de père à la position du maximum de vraisemblance a été testé par un test t de Student. Les valeurs des effets QTL rapportées correspondent à la moyenne des valeurs absolues des effets de substitution estimés chez les pères hétérozygotes ($P < 0,05$). Les intervalles de confiances ont été déterminés par la méthode de drop-off (Ott, 1991).

2. RESULTATS ET DISCUSSION

Carte génétique

Les 1422 marqueurs utilisés couvrent l'ensemble des 28 premiers chromosomes et du chromosome sexuel GGAZ, avec au moins 17 marqueurs par chromosome à l'exception des chromosomes 16, 25 et 27 pour lesquels il manque de l'information de séquence ou qui étaient mal représentés dans le jeu initial de 9216 marqueurs. La distance moyenne entre deux marqueurs est de 2,1cM, soit beaucoup moins que les 18,7cM obtenus dans les premières études avec uniquement les microsatellites.

Tests 0 vs 1-QTL

Les analyses 1-QTL ont permis l'identification de 69 QTL répartis sur 24 chromosomes et affectant les 26 caractères étudiés, à l'exception de PV1 et PV3 (Tableau 1). Quelques QTL présentent des niveaux de signification importants au niveau chromosomique ($P < 0,001$). Les effets de substitution des QTL (en écart-type phénotypique σ_p) vont de 0,40 σ_p (pHu sur GGA19) à 1,03 σ_p (PPmin sur GGA7), avec une moyenne de 0,55 σ_p .

Nos résultats indiquent la co-localisation, attendue, de QTL pour des variables corrélées (poids à différents âges ou expression d'un poids sous forme de poids brut ou de pourcentage de poids vif). Plusieurs co-localisations intéressantes de QTL affectant des caractères de nature différente sont aussi observées : sur GGA2 (PPmin et pertes), GGA6 (pertes et PG), GGA9 (L*, PPmin, PPmaj et %filet), GGA10 (pH15 et %GAB), GGA11 (a* et b*), GGA19 (PPmin, pHu et L*), GGA20 (lactate, PV5 et PV7), GGA24 (glycogène et PG), et GGA27 (PGA, %GAB, pertes et TC). Si certains QTL affectant des caractères similaires avaient déjà été décrits dans la littérature dans certaines de ces régions (Abasht *et al.*, 2006), la plupart de nos résultats correspondent à la mise en évidence de nouvelles régions chromosomiques. Par ailleurs, les intervalles de confiance vont de 2 à 36cM avec une moyenne de 14,2cM. Cette distance moyenne est largement inférieure à celle observée lors de l'analyse des microsatellites seuls (32cM).

Analyses 2-QTL

Les analyses 2-QTL ont été faites pour tester la présence de deux QTL en ségrégation sur un même chromosome et affectant un même caractère. En testant l'hypothèse H1 vs. H2, six paires de QTL ont été détectées (Tableau 2). Pour chacune, l'un des QTL correspond au QTL identifié en analyse 1-QTL, le second étant un QTL nouvellement identifié. Certains des QTL observés ont des intervalles de confiance incluant des QTL décrits dans la littérature et affectant les mêmes caractères (PV5 sur GGA3 et PV7 sur GGA4), ce qui suggère qu'il pourrait s'agir d'une même mutation ségrégeant dans différents dispositifs. L'hypothèse H0 vs. H2 QTL a ensuite été testée, avec pour résultat l'identification de 9 paires de QTL ($P < 0,05$). Les effets moyens des QTL vont de 0,48 σ_p (PV3 sur GGA18) à 0,93 σ_p (PPmaj sur GGA5), avec une moyenne de 0,66 σ_p . La distance moyenne entre QTL est de 53cM, avec une amplitude de 8 à 210cM. L'hypothèse faite dans ce type d'analyse est que, lorsque deux QTL proches mais avec des effets antagonistes sont en co-ségrégation, ils ne peuvent pas être détectés en analyse 1-QTL. Le fait que l'on observe des distances de 210cM entre certains des QTL détectés (soit une indépendance génétique) est donc un résultat inattendu. Cependant ce type de résultat peut s'expliquer par le fait qu'estimer des effets QTL simultanément permet un gain de puissance et de précision sur la position du QTL. Ces cas particuliers mis à part, la distance moyenne entre les QTL est de 15cM, ce qui est plus en accord avec l'hypothèse de QTL proches et avec des effets antagonistes. Par ailleurs, deux des QTL détectés ont des positions similaires à celles de QTL affectant les mêmes caractères et préalablement décrits dans la bibliographie (PPmaj sur GGA5 et %filet sur GGA3).

Gènes candidats

Pour certaines régions QTL hautement significatives, la liste des gènes présents dans l'intervalle de confiance et l'identification des candidats potentiels ont été obtenus par l'outil AnnotQTL (Lecerf *et al*, 2011). Ainsi, il a été observé une co-localisation entre le QTL affectant la teneur plasmatique en IGF-I et le gène codant pour la protéine IGF-I. Ce résultat suggère une mutation responsable d'une variation d'expression du gène ou affectant la stabilité du transcrit. Ce même type de QTL avait été mis en évidence dans un autre dispositif expérimental basé sur la croissance de lignées divergentes pour la vitesse de croissance (Nadaf *et al*, 2009).

Une autre région pour laquelle un gène candidat intéressant a été identifié est celle du chromosome 19 portant un QTL affectant le poids et le pourcentage de tissu adipeux abdominal. En effet, cette région porte le gène acetyl-CoA carboxylase A (*ACACA*) qui est largement décrit pour son importance dans le métabolisme des lipides. Par ailleurs, l'étude d'un SNP localisé dans ce gène a mis en évidence une association avec des caractères d'engraissement chez le poulet (Tian *et al*, 2010). Cependant ce SNP n'étant pas présent dans notre jeu de marqueurs, il n'est pas possible de tester cette hypothèse avec nos données.

Des études complémentaires devront être menées pour ces régions, avec pour objectif de rechercher des mutations causales et proposer des outils pour de la sélection assistée par marqueurs.

CONCLUSION

Cette étude a permis l'identification de 93 QTL affectant des caractères de vitesse de croissance, de composition corporelle, de qualité de la viande ainsi que certains paramètres physiologiques, dont la plupart n'avaient jamais été décrits auparavant. Ceci est très certainement lié à l'utilisation de lignées divergentes ainsi qu'à une densité de marqueurs importante permettant une bonne couverture de l'ensemble du génome connu. Une autre conséquence de cette meilleure couverture du génome est une réduction sensible de l'intervalle de confiance moyen à 14,2cM contre 32cM en utilisant uniquement les microsatellites. De plus, l'utilisation de modèles multi-QTL a permis l'identification de nombreux nouveaux QTL. L'ensemble de ces résultats a conduit à la mise en évidence de premiers gènes candidats dont l'étude approfondie pourrait apporter de nouveaux outils de sélection.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abasht B., Dekkers J.C.M., Lamont S.J., 2006. *Poult Sci*, (85), 2079-2096.
- Arthur J.A., Albers G.A.A., 2003. *Poultry Genetics, Breeding and Biotechnology*, W.M. Muir, Ed. (CABI Publishing, Cambridge, Ma), 1-12.
- de Givry S., Palhière I., Vitezica Z., Schiex T., 2005. ICLP-05 workshop on Constraint Based Methods for Bioinformatics, page 9p., Sitges, Spain,
- Lagarigue S., Pitel F., Carré W., Abasht B., Le Roy P., Neau A., Amigues Y., Sourdoux M., Simon J., Cogburn L., Aggrey S., Leclercq B., Vignal A., Douaire M., 2006. *Genet Sel Evol*, (38), 85-97.
- Le Bihan-Duval E., Debut M., Berri C.M., Sellier N., Sante-Lhoutellier V., Jegou Y., Beaumont C., 2008. *BMC Genet*, (9), 53.
- Le Roy P., Elsen J.M., Gilbert H., Moreno C., Legarra A., Filangi O., 2010. QTLMap, IDDN.FR.001.160029.000.R.C.2010.000.31235. Logiciel référencé sous licence CeCILL-version 2 (type GPL) et déposé auprès de l'APP le 23.04.2010 au nom de l'INRA.,
- Lecerf F., Bretaudeau A., Sallou O., Desert C., Blum Y., Lagarrigue S., Demeure O., 2011. *Nucleic Acids Res*,
- Leclercq B., Blum J.C., Boyer J.P., 1980. *Br Poult Sci*, (21), 107-113.
- Nadaf J., Pitel F., Gilbert H., Duclos M.J., Vignoles F., Beaumont C., Vignal A., Porter T.E., Cogburn L.A., Aggrey S.E., Simon J., Le Bihan-Duval E., 2009. *Physiol Genomics*, (38), 241-249.
- Ott J., 1991. John Hopkins University Press, London: , p. 67.
- Tian J., Wang S., Wang Q., Leng L., Hu X., Li H., 2010. *Anim Biotechnol*, (21), 42-50.

Tableau 1. Résultats des analyses 1-QTL

GGA	Caractère	Position (cM)	Intervalle de confiance (cM)	Niveau de signification	Effet (σ_p)
1	DTar	81	76 - 85	*	0,59
1	IGF-I	150	141 - 153	***	0,55
1	%Cuis	160	150 - 165	*	0,52
1	pertes	180	176 - 184	*	0,68

2	PPmin	234	232 - 240	***	0,69
2	pertes	239	231 - 246	*	0,66
2	TC	263	256 - 267	*	0,62
3	PV7	97	92 - 100	*	0,62
3	Ltars	174	163 - 180	*	0,44
3	Gluc	189	184 - 194	*	0,47
3	PV5	250	247 - 257	*	0,65
4	%filet	22	16 - 28	*	0,49
4	PPmaj	22	16 - 30	*	0,42
4	pHu	110	89 - 122	*	0,41
4	PV7	159	145 - 166	*	0,6
4	PV5	160	149 - 166	*	0,57
5	TC	120	119 - 121	***	0,75
6	lactate	12	1 - 24	***	0,91
6	pertes	46	41 - 52	**	0,48
6	PG	49	39 - 57	*	0,53
6	%Cuis	79	72 - 82	*	0,57
6	PCuis	79	71 - 82	*	0,45
7	Gluc	4	0 - 13	*	0,42
7	PPmin	34	31 - 56	*	1,03
7	%filet	39	31 - 58	*	0,49
7	PPmaj	39	30 - 66	*	0,49
8	PCuis	6	0 - 13	*	0,5
8	%Cuis	63	56 - 77	**	0,47
9	L*	58	57 - 66	*	0,52
9	PPmin	62	57 - 69	*	0,42
9	%filet	66	61 - 70	***	0,55
9	PPmaj	66	59 - 82	*	0,65
10	pH15	58	50 - 73	*	0,44
10	%GA	60	56 - 68	*	0,6
10	PGA	63	56 - 75	*	0,65
11	TC	36	31 - 44	**	0,44
11	b*	48	41 - 52	***	0,47
11	a*	54	49 - 58	***	0,75
11	pertes	69	63 - 69	*	0,54
13	lactate	7	7 - 9	*	0,76
14	pertes	51	38 - 60	*	0,51
15	pH15	12	9 - 18	***	0,43
18	Gluc	30	23 - 38	***	0,52
19	DTars	18	0 - 22	***	0,54
19	PPmin	41	35 - 49	*	0,47
19	pHu	42	37 - 51	*	0,4
19	L*	45	41 - 53	**	0,84
19	%GA	52	47 - 53	***	0,52
19	PGA	52	48 - 53	***	0,52
20	lactate	0	0 - 23	*	0,54

20	PV5	3	1 - 6	*	0,6
20	PV7	3	1 - 6	*	0,6
20	%GA	51	28 - 52	*	0,59
20	PGA	51	29 - 52	*	0,6
21	lactate	16	10 - 22	***	0,85
21	AGNE	34	31 - 36	*	0,54
23	a*	14	3 - 24	*	0,48
24	glycogène	0	0 - 7	*	0,72
24	PG	1	0 - 7	*	0,55
26	PGA	45	18 - 46	*	0,45
27	DTars	28	19 - 36	*	0,46
27	Ltars	32	18 - 40	*	0,51
27	%Cuis	48	33 - 53	*	0,6
27	%GA	51	47 - 53	**	0,5
27	PGA	51	47 - 53	*	0,55
27	pertes	52	48 - 53	***	0,61
28	LTars	41	28 - 51	*	0,59
28	%filet	51	47 - 51	*	0,45
Z	PPmin	89	86 - 99	***	0,59

*, 5%, **, 1%, ***: 0,1% au niveau chromosomique ; σ_p : écart-type phénotypique

Tableau 2. Résultats des analyses 2-QTL

GGA	Caractère	Position1 (cM)	Position2 (cM)	Test	Effet1 (σ_p)	Effet2 (σ_p)	Niveau de signification
3	%filet	39	249	H0 vs. H2	0,59	0,75	*
3	PV5	96	252	H1 vs. H2	0,66	0,52	**
3	PV7	96	249	H1 vs. H2	0,64	0,65	*
3	PV3	96	264	H0 vs. H2	0,51	0,54	*
4	PV7	132	150	H1 vs. H2	0,57	0,72	*
5	%filet	122	130	H0 vs. H2	0,71	0,62	*
5	PPmaj	122	130	H0 vs. H2	0,93	0,60	*
7	a*	58	70	H0 vs. H2	0,87	0,77	*
8	PCuis	10	59	H1 vs. H2	0,62	0,49	*
9	L*	8	58	H1 vs. H2	0,60	0,56	*
9	PV3	67	76	H0 vs. H2	0,72	0,69	*
12	%filet	29	50	H0 vs. H2	0,62	0,56	*
12	PPmaj	29	50	H0 vs. H2	0,57	0,65	*
18	PV3	14	37	H0 vs. H2	0,48	0,65	*
24	PG	1	43	H1 vs. H2	0,56	0,75	*

*, 5%, **, 1% au niveau chromosomique ; σ_p : écart-type phénotypique