

# Régions chromosomiques influençant les caractères de production et de qualité des œufs de poule

H. ROMÉ, P. LE ROY  
PEGASE, INRA, Agrocampus Ouest, 35590, Saint-Gilles, France  
Courriel : pascal.leroy@rennes.inra.fr

La production mondiale d'œufs de poule est en croissance. En 2012, elle a atteint 6,4 millions de tonnes. Les caractères de production sont essentiels pour les éleveurs. Les critères de qualité évoluent en fonction des attentes et des besoins de l'industrie agroalimentaire et des consommateurs. Le défi pour les sélectionneurs est donc d'associer une bonne production avec une haute qualité, tout en pouvant s'adapter aux marchés.

Les décennies de sélection dans la filière « poule pondeuse » ont permis l'amélioration conjointe des caractères de production et de qualité des œufs. Nau *et al* (2010) signalent que les meilleures pondeuses pondent jusqu'à 310 œufs par an. Néanmoins, cette sélection a été réalisée sans comprendre ou identifier les mécanismes moléculaires sous-jacents à leur déterminisme génétique. La prise en compte de ces derniers dans une démarche de sélection pourrait apporter des marges de progrès. La détection des zones chromosomiques impliquées dans la régulation de la production et de la qualité des œufs est une première étape dans l'analyse des mécanismes impliqués. Ainsi, de nombreux « *Quantitative Trait Loci* » (QTL) et quelques gènes candidats ont déjà été détectés. Cette revue a pour but de les présenter et de mettre en relation les différentes études afin d'en dégager des conclusions générales quant à l'amélioration génétique conjointe de tous ces caractères.

## 1 / Les jeux de données et les méthodes d'analyse disponibles

### 1.1 / Les caractères étudiés

Les QTL évoqués ici ont été identifiés via la base de données « *Chicken QTLdb* » (<http://www.animalgenome.org/QTLdb/chicken.html>) en effectuant une recherche sur le terme « *egg production* ». Dans cet article, nous avons considéré l'ensemble des QTL « publiés », sans prendre en compte les éventuelles différences quant aux risques, pour ces QTL, d'être des faux positifs, risque qui peut varier d'une étude à l'autre. De même, en fonc-

tion des méthodes et des dispositifs, la précision des positions des QTL peut varier. Aussi, afin de vérifier les localisations éventuelles, les positions des QTL et des gènes candidats ont été étudiées au cas par cas : lorsque plusieurs études ont localisé un QTL dans une région chevauchante la position donnée correspond à la région commune des études. Au total, 41 études ont détecté 442 QTL ayant un effet sur la production et/ou la qualité des œufs.

Il est possible de distinguer trois catégories de caractères ayant trait respectivement, à la production, à la qualité de la coquille et à la qualité interne de l'œuf. La première catégorie regroupe les caractères de production, tels que l'âge à la ponte du premier œuf (AFE), le nombre d'œufs pondus (EN) ou l'intensité de ponte (EPR) qui correspond au pourcentage d'œufs pondus sur une période définie. S'y ajoutent des critères ayant trait au poids (EW) et à la forme de l'œuf, tels que la longueur (LLE), le diamètre (SLE) ou la forme (ESSshape) qui est le plus souvent calculée comme le ratio du poids d'œuf sur le diamètre. Enfin, entrent dans cette catégorie le nombre d'œufs qualifiés (QEN) et le ratio d'œufs qualifiés (QER), qui sont respectivement le nombre et le pourcentage d'œufs ne présentant pas de défauts. Il est attendu qu'un œuf soit de taille et de poids conformes au référentiel commercial, qu'une poule soit au plus tôt et pour le plus longtemps à sa capacité maximum de ponte (un œuf par jour) et que ses œufs satisfassent les attentes des consommateurs.

La catégorie « qualité de la coquille » ou « qualité externe » regroupe des caractères tels que la couleur (ESC), la

luminosité (LSS), la teneur en rouge (RSS), la teneur en jaune (YSS), l'épaisseur (EST) et la rigidité (ESSTIF). Elle regroupe aussi la gravité spécifique (SGRAV), qui est le ratio entre la masse de l'œuf et le volume d'eau équivalent à cette masse à une température spécifiée, la force de fracture (ESS), qui est la force nécessaire pour fracturer la coquille, le pourcentage de coquille (ESP) et le poids de la coquille (ESW). Cette catégorie peut être subdivisée en deux groupes qui sont « la couleur de la coquille » (ESC, LSS, RSS et YSS) et « la solidité de la coquille » qui est fortement en lien avec l'épaisseur de la coquille (EST, ESSTIF, SGRAV, ESS, ESP et ESW). En fonction du marché ciblé, un œuf doit être brun, blanc ou teinté, mais sa couleur doit toujours être homogène. La coquille doit être suffisamment solide, afin de correctement protéger l'œuf des infections microbiennes, mais également pour faciliter le conditionnement.

La troisième catégorie, « la qualité interne », regroupe les caractères ayant trait à la qualité de l'albumen, tels que le pourcentage (ALBPCT), le poids (AW), la hauteur (AH) et l'unité Haugh (HU) qui est calculée à partir de la hauteur d'albumen et qui reflète sa viscosité. Elle regroupe aussi les caractères de la qualité du jaune, tels le poids (YW), la couleur (YC), le ratio de jaune (YOLKIND), ou encore à des qualités sensorielles comme l'arrière-goût (AFTTAS) ou les inclusions (EMTSP) qui sont des tâches de sang ou de viande visibles à la surface de l'albumen ou du jaune. Au-delà de leur rôle nutritif pour le développement de l'embryon, les constituants internes de l'œuf sont des matières premières importantes pour l'industrie

agro-alimentaire. L'unité Haugh, qui est liée à la viscosité de l'albumen, est également un indicateur de la fraîcheur de l'œuf.

Le tableau 1 reprend les définitions des différents caractères et leurs ontologies (<http://www.atol-ontology.com/index.php/fr/>).

## 1.2 / Les populations étudiées

Les études ont été réalisées sur 27 populations différentes. Certaines études

**Tableau 1.** Caractères étudiés, identifiants et descriptions, selon les bases « Animal Trait Ontology for Livestock » (ATOL), « Vertebrate Trait Ontology » (VT), « Product Trait Ontology » (PT) et « Clinical Measurement Ontology » (CMO).

Acronyme	Caractère	Nom français	Identifiant	Description
AFE	<i>Age at first egg</i>	Âge à la ponte du premier œuf	ATOL:0000431	Âge auquel un animal développe la capacité à produire des descendants vivants
AFTTAS	<i>Egg aftertaste</i>	Arrière-goût	ATOL:0002077	Qualité gustative ou olfactive de l'œuf, généralement mesurées par analyses sensorielles
AH	<i>Albumen height</i>	Hauteur d'albumen	PT:1000253	Épaisseur de l'albumen quand un œuf est cassé sur une surface plate
ALBPCT	<i>Albumen percentage</i>	Pourcentage d'albumen	PT:1000695	Mesure liée à la forme, à la structure, à la couleur ou à la constitution de la substance gélatineuse nutritive et protectrice qui entoure le jaune de l'œuf
AW	<i>Albumen weight</i>	Poids de l'albumen	ATOL:0001882	Quantité de matière dans le blanc d'œuf (EW-EW-ESW)
EMTSP	<i>Blood and meat spots</i>	Inclusion	ATOL:0001895	Anomalies du jaune d'œuf tel que des taches, des décolorations, ou des spots de sang.
EN	<i>Egg number</i>	Nombre d'œufs	ATOL:0001868	Nombre d'œufs pondus par un troupeau de poules pondeuses durant un jour ou sur la période de ponte entière
EPR	<i>Egg production rate</i>	Taux de production d'œufs	ATOL:0001872	Pourcentage d'œufs pondus par une poule par jour de présence.
ESC	<i>Egg shell color</i>	Couleur de la coquille	ATOL:0001885	Mesures objectives de la couleur de la coquille
ESP	<i>Egg shell percentage</i>	Pourcentage de coquille	ATOL:0001881	Quantité de matière dans la coquille d'œuf une fois rincée et séchée
ESS	<i>Egg shell strength</i>	Force de fracture	ATOL:0002119	Force de fracture de la coquille en utilisant un test de compression
ESshape	<i>Egg shell shape</i>	Forme de l'œuf	PT:1000257	Forme externe de l'œuf
ESSTIF	<i>Egg shell stiffness</i>	Rigidité de la coquille	ATOL:0002122	Rigidité de la coquille mesurée par un test de compression quasi-statique
EST	<i>Egg shell thickness</i>	Épaisseur de la coquille	ATOL:0002121	Épaisseur de la coquille
ESW	<i>Egg shell weight</i>	Poids de la coquille	ATOL:0001881	Quantité de matière dans la coquille d'œuf une fois rincée et séchée
EW (SD,M,T)	<i>Egg weight</i>	Poids de l'œuf (Variance, Moyenne ou Total)	ATOL:0001880	Poids de l'œuf
HU	<i>Haugh Unit</i>	Unité Haugh	ATOL:0002082	Consistance de l'albumen, typiquement mesurée par l'épaisseur de l'albumen, déterminée par la méthode Haugh (Unité Haugh).
LLE	<i>Long length of egg</i>	Longueur de l'œuf	ATOL:0001876	Longueur de l'œuf d'un bout à l'autre
LSS	<i>Egg shell lightness</i>	Luminosité de la coquille	ATOL:0001887	Luminosité (ou clarté) de la coquille
QEN	<i>Qualifying egg number</i>	Nombre d'œufs qualifiés	VT:1000294	Nombre d'œufs qualifiés produits
QER	<i>Qualifying egg ratio</i>	Ratio d'œufs qualifiés	VT:1000294	Proportion d'œufs qualifiés produits
RSS	<i>Egg shell redness</i>	Teneur en rouge de la coquille	ATOL:0001886	Composition chromatique de la coquille d'œuf de vert à rouge
SGRAV	<i>Specific gravity</i>	Gravité spécifique	CMO:0001347	Ratio entre la masse de l'œuf et le volume d'eau équivalent à une température spécifiée
SLE	<i>Short length of egg</i>	Diamètre	ATOL:0001877	Diamètre de l'œuf
YC	<i>Yolk color</i>	Couleur du jaune	ATOL:0002072	Couleur du jaune d'œuf
YOLKIND	<i>Yolk index</i>	Index de jaune	ATOL:0002130	Ratio entre la hauteur et le diamètre du jaune d'œuf
YSS	<i>Egg shell yellowness</i>	Teneur en jaune de la coquille	ATOL:0001888	Composition chromatique de la coquille d'œuf de bleu à jaune
YW	<i>Yolk weight</i>	Poids du jaune	ATOL:0001883	Quantité de matière dans le jaune d'œuf

ont utilisé des lignées pures de poules pondeuses sélectionnées sur la ponte et la qualité des œufs (Parsanejad *et al* 2004, Dunn *et al* 2009, Yao *et al* 2010, Bhattacharya *et al* 2011a, Bhattacharya *et al* 2011b, Liu *et al* 2011, Zhang *et al* 2011, Fulton *et al* 2012, Wolc *et al* 2012, Wolc *et al* 2014). D'autres études ont utilisé des croisements F2 de différentes lignées de poules pondeuses (Tuiskula-Haavisto *et al* 2002, Tuiskula-Haavisto *et al* 2004, Honkatukia *et al* 2005, Wright *et al* 2006, Wright *et al* 2008, Uemoto *et al* 2009, Honkatukia *et al* 2011, Tuiskula-Haavisto *et al* 2011, Goraga *et al* 2012). Par ailleurs, certaines études ont recherché des QTL pour la qualité des œufs à partir de populations issues de lignées de poulets de chair, parfois croisées avec une lignée de poules pondeuses (Schreiweis *et al* 2006, Atzmon *et al* 2007, Atzmon *et al* 2008, Ou *et al* 2009, Li *et al* 2011, Podisi *et al* 2011, Liu *et al* 2012). Outre les lignées « *Leghorn* » et « *Rhode Island* », ou encore « *Red Jungle fowl* » (ancêtre sauvage), des lignées spécifiques à certaines régions du monde ont été analysées, telles que les lignées « *Beijing You* », « *Shaobo* » ou encore « *Green-legged Partridge* » (Wardecka *et al* 2002, Ou *et al* 2009, Zhou *et al* 2010, Huang *et al* 2011, Li *et al* 2011, Xu *et al* 2011a, Xu *et al* 2011b, Fatemi *et al* 2012, Liu *et al* 2012, Shen *et al* 2012, Zhao *et al* 2012, Li *et al* 2013). Ainsi, les QTL identifiés par l'ensemble de ces études donnent une idée de la diversité des régions du génome impliquées dans la régulation des caractères de production et de qualité des œufs dans l'espèce.

### 1.3 / Les méthodes de détection de QTL employées

Plusieurs méthodes d'analyse statistique permettent de déterminer si une région (ou un marqueur) du génome influence un caractère. Ces méthodes font appel aux concepts d'analyse de liaison et d'analyse d'association (encadré 1), ainsi qu'à l'approche gène candidat.

L'analyse de liaison (« *Linkage Analysis* », LA) repose sur des dispositifs familiaux. La transmission d'un segment chromosomique entre un parent et ses descendants est suivie grâce à des marqueurs génétiques, un descendant recevant à une position l'un ou l'autre des chromosomes de son parent. La présence d'un polymorphisme affectant le caractère sur ce segment induit une différence de performance moyenne entre les deux groupes de descendants d'un parent hétérozygote selon le segment chromosomique reçu (Le Roy et Elsen 2000).

L'analyse d'association, quant à elle, repose sur l'exploitation, au sein d'une population, du déséquilibre de liaison (« *Linkage Disequilibrium* », LD) entre

des marqueurs et un polymorphisme de l'ADN affectant le caractère. Ainsi, une association statistique entre le génotype à un marqueur et le phénotype est testée. Cette méthode, simple à mettre en œuvre, puissante et précise, présente toutefois l'inconvénient d'être moins robuste que l'analyse de liaison puisqu'elle ne prend pas en compte de transmission génétique entre générations. L'analyse GWAS (« *Genome-Wide Association Study* ») est une méthode LD étendue à l'ensemble des marqueurs couvrant un génome. Il est possible de combiner l'analyse de liaison et l'analyse d'association

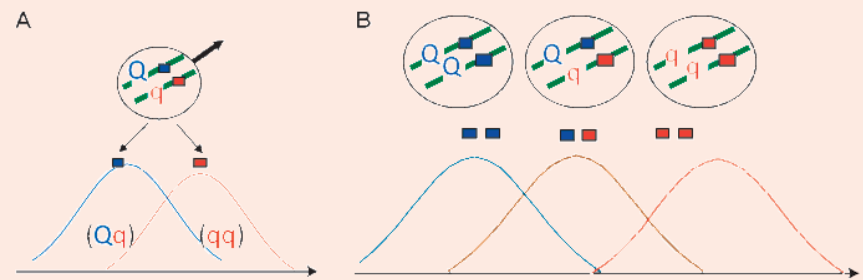
(« *Linkage Disequilibrium-Linkage Analysis* », LDLA).

L'approche gène candidat repose, quant à elle, sur des connaissances *a priori* sur la fonction d'un gène et sur l'impact de celui-ci sur un caractère. Il s'agit d'une analyse d'association ciblée sur un gène particulier.

En fonction de la méthode utilisée et des marqueurs génétiques disponibles, l'intervalle de confiance de la position d'un QTL varie (encadré 2). En effet, avec une approche LA, la précision de

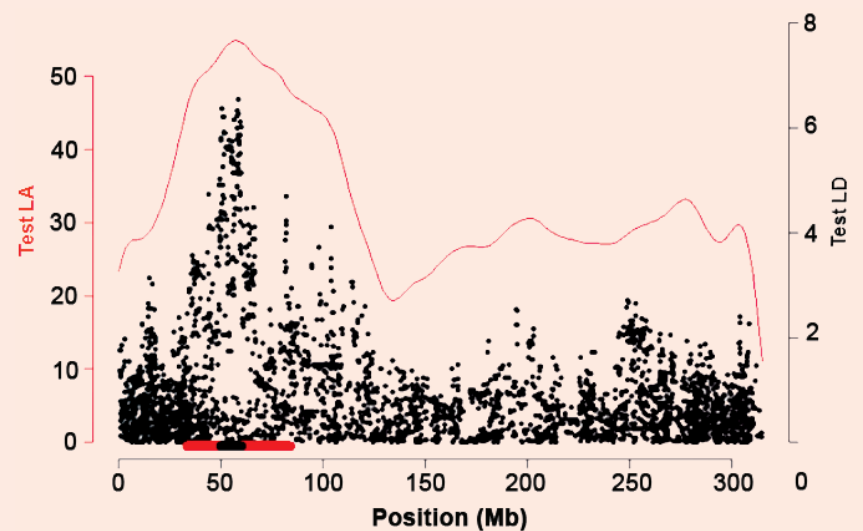
#### Encadré 1. Principe de détection des « Quantitative Trait Loci » (QTL) par analyse de liaison ou d'association.

Un QTL est une région du génome, comprenant des gènes ou non, ayant un effet sur un caractère quantitatif. La détection de QTL nécessite d'avoir des données de génotypage et des données de phénotypage. La présence d'un QTL est révélée au voisinage d'un marqueur lorsqu'il existe une différence de phénotype entre porteurs de génotypes différents au marqueur : A. Intra-famille dans le cas d'une analyse de liaison, où la détection de QTL va reposer sur la transmission d'un segment chromosomique entre un parent et ses descendants ; B. Intra population, dans le cas d'une analyse d'association, où l'association statistique entre les allèles au marqueur et au QTL est observée au sein d'une population.



#### Encadré 2. Exemple de détection de QTL avec une méthode d'analyse de liaison (LA en rouge) et d'analyse d'association (LD en noir).

La position sur le chromosome est représentée en abscisses et la probabilité d'existence d'un QTL en ordonnée. Avec les deux méthodes, un QTL est détecté à la position 55Mb. Les intervalles de confiance de la position du QTL sont représentés par les traits sous l'axe des abscisses. L'intervalle de confiance obtenu avec la méthode LA (en rouge) est plus grand que celui obtenu avec la méthode LD (en noir).



la position du QTL reste faible car celle-ci est directement liée au nombre de recombinaisons observées intra-famille dans la région transmise. Avec une approche LD, cette difficulté est levée par l'exploitation des recombinaisons historiques ayant eu lieu au sein de la population. Toutefois, la carte génétique utilisée doit être assez dense en marqueurs pour que cette approche fonctionne.

Sur les 41 études analysées ici, la moitié ont utilisé une approche gène candidat. Les gènes étudiés sont le plus souvent connus chez d'autres espèces (souris, homme...) pour leur rôle dans la reproduction. L'analyse de liaison a été utilisée dans 15 études et l'analyse d'association, sans *a priori* fonctionnel, dans 5 études dont 3 analyses GWAS.

## 2 / Analyse par type de caractère

Le fait de retrouver des QTL affectant le même type de caractère à une position similaire dans des études différentes, c'est-à-dire avec des méthodes et sur des populations différentes, renforce

**Tableau 2.** Nombre de QTL détectés par catégorie, type de caractère et caractère, et publications associées.

Catégorie	Type	Caractère	Nb QTL	Publications
Production	Ponte	AFE	46	Goto <i>et al</i> (2011) ; Tuiskula-Haavisto <i>et al</i> (2004) ; Podisi <i>et al</i> (2011) ; Goraga <i>et al</i> (2012) ; Liu <i>et al</i> (2011) ; Xu <i>et al</i> (2011)
		EN	65	Hansen <i>et al</i> (2005) ; Atzmon <i>et al</i> (2008) ; Schreiweis <i>et al</i> (2006) ; Li <i>et al</i> (2013) ; Xu <i>et al</i> (2011) ; Bhattacharya <i>et al</i> (2011a)
		EPR	30	Atzmon <i>et al</i> (2007) ; Goto <i>et al</i> (2011) ; Sasaki <i>et al</i> (2004) ; Wardecka <i>et al</i> (2002) ; Uemoto <i>et al</i> (2009)
	Forme	SLE	2	Sasaki <i>et al</i> (2004) ; Takahashi <i>et al</i> (2010)
		LLE	3	Sasaki <i>et al</i> (2004) ; Takahashi <i>et al</i> (2010)
		ESSshape	4	Dunn <i>et al</i> (2009) ; Hansen <i>et al</i> (2005) ; Yao <i>et al</i> (2010)
	Poids	EW	77	Goraga <i>et al</i> (2012) ; Liu <i>et al</i> (2011) ; Honkatukia <i>et al</i> (2005) ; Tuiskula-Haavisto <i>et al</i> (2002) ; Wolc <i>et al</i> (2012) ; Bhattacharya <i>et al</i> (2011b)
		EW_M	7	Kerje <i>et al</i> (2003) ; Wright <i>et al</i> (2008) ; Fatemi <i>et al</i> (2012)
		EW_T	3	Kerje <i>et al</i> (2003) ; Wright <i>et al</i> (2008)
		EW_SD	2	Wolc <i>et al</i> (2012)
	Qualifié	QEN	1	Zhou <i>et al</i> (2010)
QER		17	Wolc <i>et al</i> (2014)	
Qualité de la coquille	Couleur	LSS	2	Sasaki <i>et al</i> (2004)
		ESC	29	Wolc <i>et al</i> (2014) ; Schreiweis <i>et al</i> (2006) ; Wardecka <i>et al</i> (2002) ; Yao <i>et al</i> (2010) ; Fulton <i>et al</i> (2012)
		RSS	2	Sasaki <i>et al</i> (2004)
		YSS	3	Sasaki <i>et al</i> (2004) ; Uemoto <i>et al</i> (2009)
	Solidité	EST	25	Sasaki <i>et al</i> (2004) ; Liu <i>et al</i> (2011) ; Wardecka <i>et al</i> (2002) ; Dunn <i>et al</i> (2009) ; Wright <i>et al</i> (2006) ; Yao <i>et al</i> (2010)
		ESSTIF	33	Wolc <i>et al</i> (2014) ; Tuiskula-Haavisto <i>et al</i> (2011) ; Dunn <i>et al</i> (2009) ; Takahashi <i>et al</i> (2010)
		ESS	24	Sasaki <i>et al</i> (2004) ; Tuiskula-Haavisto <i>et al</i> (2011) ; Dunn <i>et al</i> (2009) ; Jiang <i>et al</i> (2010) ; Liu <i>et al</i> (2011) ; Yao <i>et al</i> (2010)
		ESP	10	Schreiweis <i>et al</i> (2006) ; Bhattacharya <i>et al</i> (2011b) ; Jiang <i>et al</i> (2010) ; Zhang <i>et al</i> (2011)
		ESW	21	Sasaki <i>et al</i> (2004) ; Liu <i>et al</i> (2011) ; Wardecka <i>et al</i> (2002) ; Tuiskula-Haavisto <i>et al</i> (2011) ; Takahashi <i>et al</i> (2010)
		SGRAV	5	Wardecka <i>et al</i> (2002) ; Hansen <i>et al</i> (2005) ; Parsanejad <i>et al</i> (2004) ; Tuiskula-Haavisto <i>et al</i> (2002)
	Qualité interne	Albumen	AH	36
HU			20	Tuiskula-Haavisto <i>et al</i> (2004) ; Hansen <i>et al</i> (2005) ; Honkatukia <i>et al</i> (2005) ; Tuiskula-Haavisto <i>et al</i> (2002) ; Bhattacharya <i>et al</i> (2011a) ; Wardecka <i>et al</i> (2002)
ALBPCT			2	Bhattacharya <i>et al</i> (2011) ; Zhang <i>et al</i> (2011)
AW			8	Bhattacharya <i>et al</i> (2011b) ; Wardecka <i>et al</i> (2002) ; Schreiweis <i>et al</i> (2006) ; Zhang <i>et al</i> (2011)
Jaune		YW	38	Wolc <i>et al</i> (2014) ; Liu <i>et al</i> (2011) ; Wardecka <i>et al</i> (2002) ; Schreiweis <i>et al</i> (2006) ; Fulton <i>et al</i> (2012)
		YC	2	Bhattacharya <i>et al</i> (2011) ; Yao <i>et al</i> (2010)
		YOLKIND	1	Bhattacharya <i>et al</i> (2011a)
Goût		AFTTAS	1	Wright <i>et al</i> (2006)
Inclusion	EMTSP	8	Honkatukia <i>et al</i> (2011) ; Uemoto <i>et al</i> (2009)	



l'idée qu'il existe effectivement un polymorphisme de l'ADN affectant ces caractères dans cette région.

Le tableau 2 présente le nombre de QTL détectés par catégorie, type de caractère et caractère. Le tableau 3 présente la liste des gènes candidats affect-

tant un ou plusieurs caractères de production et de qualité des œufs.

### 2.1 / Production d'œufs

Pour l'éleveur, les poules doivent pondre des œufs qualifiés le plus vite possible

et le plus longtemps possible. Un équilibre doit donc être atteint entre l'âge au premier œuf, le poids et la forme des œufs. En effet, une poule qui pond précocement aura tendance à produire des œufs plus petits. De même en fin de carrière, il existe des liens phénotypiques entre la persistance de ponte et le poids

**Tableau 3.** Liste des gènes candidats identifiés pour la production ou la qualité des œufs.

Nom	GGA	Ensembl Gene ID	Description	Caractères	Publication
CA2	2	ENSGALG00000015862	<i>Carbonic anhydrase II</i>	ESshape	Dunn <i>et al</i> (2009)
NPY	2	ENSGALG00000010983	<i>Neuropeptide Y</i>	AFE	Xu <i>et al</i> (2011a)
OVAL	2	ENSGALG00000012869	<i>Ovalbumin</i>	ESS ; EST	Dunn <i>et al</i> (2009)
PRL	2	ENSGALG00000012671	<i>Prolactin</i>	AFE ; ALBPCT ; AW ; EN ; ESP ; EW ; HU ; YC ; YOLKIND	Li <i>et al</i> (2013) ; Bhattacharya <i>et al</i> (2011a,b)
VIPR1	2	ENSGALG00000005259	<i>Vasoactive intestinal peptide receptor 1</i>	AFE ; EN	Xu <i>et al</i> (2011a) ; Xu <i>et al</i> (2011b)
ESR1	3	ENSGALG00000012973	<i>Oestrogen receptor 1</i>	ESSTIF	Dunn <i>et al</i> (2009)
FSHR	3	ENSGALG00000009100	<i>Follicle stimulating hormone receptor</i>	EN ; EW	Li <i>et al</i> (2011)
NCOA1	3	ENSGALG00000016617	<i>Nuclear receptor coactivator 1</i>	AFE ; EN	Huang <i>et al</i> (2011)
ODC1	3	ENSGALG00000016444	<i>Ornithine decarboxylase 1</i>	AFE ; SGRAV	Parsanejad <i>et al</i> (2004)
VIP	3	ENSGALG00000013604	<i>Vasoactive intestinal peptide</i>	EN ; QEN	Zhou <i>et al</i> (2010)
MEPE	4	ENSGALG00000010927	<i>Matrix extracellular phosphoglycoprotein</i>	ESshape ; EST	Dunn <i>et al</i> (2009)
SPP1	4	ENSGALG00000010926	<i>Secreted phosphoprotein 1</i>	ESS	Dunn <i>et al</i> (2009)
GARNL1	5	ENSGALG00000010088	<i>Ral GTPase activating protein, alpha subunit 1 (catalytic)</i>	AFE ; EN	Shen <i>et al</i> (2012)
PTH	5	ENSGALG00000005358	<i>Parathyroid hormone</i>	ESP ; ESS	Jiang <i>et al</i> (2010)
LRP2	7	ENSGALG00000010858	<i>Low density lipoprotein receptor-related protein 2</i>	AH ; ALBPCT ; AW ; ESP ; EW	Zhang <i>et al</i> (2011)
LRP8	8	ENSGALG00000010692	<i>Low density lipoprotein receptor-related protein 8, apolipoprotein e receptor</i>	ESC ; ESS ; ESshape ; EST ; YC	Yao <i>et al</i> (2010)
RARRES1	9	ENSGALG00000009594	<i>Retinoic acid receptor responder (tazarotene induced) 1</i>	AH ; ESC ; ESSTIF ; EST ; ESW ; EW ; LLE ; SLE ; YW	Fulton <i>et al</i> (2012) ; Takahashi <i>et al</i> (2010) ; Dunn <i>et al</i> (2009)
GNRHR	10	ENSGALG00000020923	<i>Gonadotropin-releasing hormone receptor</i>	AFE ; EN ; EW	Fatemi <i>et al</i> (2012) ; Liu <i>et al</i> (2012)
GNRH1	22	ENSGALG00000000277	<i>Gonadotropin-releasing hormone 1 (luteinizing-releasing hormone)</i>	AFE	Xu <i>et al</i> (2011a)
DRD2	24	ENSGALG00000007794	<i>Dopamine receptor D2</i>	AFE ; EN	Xu <i>et al</i> (2011a)
NCAM1	24	ENSGALG00000007839	<i>Neural cell adhesion molecule 1</i>	AFE ; EN	Shen <i>et al</i> (2012)
STAT5B	27	ENSGALG00000003282	<i>Signal transducer and activator of transcription 5B</i>	AFE	Zhao <i>et al</i> (2012), Ou <i>et al</i> (2009)
SH3GL2	Z	ENSGALG00000015096	<i>SH3-domain GRB2-like 2</i>	AFE ; EN	Xu <i>et al</i> (2011a), Xu <i>et al</i> (2011b)

La colonne « Nom » indique le symbole du gène, la colonne « GGA » le chromosome où est localisé le gène et la colonne « Ensembl Gene ID » l'identifiant du gène.

Les descriptions des gènes sont issues du HGNC (« HUGO Gene Nomenclature Committee » ; HUGO : « Human Genome Organisation »).

ou la forme des œufs. Les poules âgées ont tendance à produire des œufs plus gros et souvent moins homogènes en termes de poids et de forme. De plus, les poules doivent utiliser au mieux l'énergie ingérée pour la production d'œufs et non pour la constitution de réserves corporelles superflues. Enfin, tout au long du cycle de ponte, pour répondre aux critères des consommateurs occidentaux, les œufs doivent avoir une forme ovale et avoir un poids moyen avoisinant 60/65g. Le poids de l'œuf est lié à la forme de l'œuf, les œufs plus gros ayant tendance à être moins ovales.

#### a) Age au premier œuf

L'âge au premier œuf (AFE) reflète l'âge à la maturité sexuelle de la poule. Une maturité sexuelle atteinte trop précocement entraîne une réduction de la taille de l'œuf et une fragilité de la coquille (Nau *et al* 2010). Quinze études ont permis la détection de 46 QTL pour AFE. La majorité d'entre elles sont des approches « gène-candidat », ayant ciblé des gènes connus pour être impliqués dans les caractères de reproduction. Ainsi, les gènes codant pour la prolactine, le neuropeptide Y ou encore la GnRH et son récepteur, ont été identifiés comme influençant le caractère AFE (Xu *et al* 2011a, Liu *et al* 2012, Li *et al* 2013). Certains des gènes candidats identifiés co-localisent avec des QTL identifiés dans d'autres études, comme sur le chromosome 1 avec le gène *NCOA1* (Huang *et al* 2011, Liu *et al* 2011). La protéine *NCOA1* est connue pour augmenter l'activité transcriptionnelle du récepteur aux œstrogènes et du récepteur à la progestérone. Un autre exemple se trouve sur le chromosome Z où le gène *SH3GL2* se situe au milieu d'un QTL détecté dans un autre dispositif (Sasaki *et al* 2004, Xu *et al* 2011a). La protéine *SH3GL2* joue entre autre un rôle dans le développement de l'ovocyte. Par ailleurs, sur le chromosome 13, deux études, une analyse GWAS et une analyse LA, ont identifié des QTL pour AFE entre 0,6 Mb et 15 Mb (Liu *et al* 2011, Podisi *et al* 2011). Plus précisément, Liu *et al* (2011) ont détecté trois QTL, deux à 4,4 Mb et un à 12,3 Mb, alors que Podisi *et al* (2011) ont détecté un unique QTL avec un intervalle de confiance allant de 0,6 à 15 Mb.

#### b) Nombre d'œufs et intensité de ponte

Pour la filière, ces deux caractères sont cruciaux d'un point de vue économique et ils ont donc été beaucoup étudiés. Ainsi, 21 études ont permis la détection de 95 QTL pour EN et EPR. Ces caractères étant directement en lien avec les fonctions de reproduction, la majorité des études ont été, comme précédemment, des approches « gène-candidat » ciblant

des gènes connus dans la régulation de la reproduction. Ainsi, les gènes codant pour la prolactine (PRL) (Chromosome 2), le récepteur à la GnRH (Chromosome 22) ou encore le récepteur à la FSH (Chromosome 3) ont été identifiés comme influençant le caractère EN (Bhattacharya *et al* 2011a, Fatemi *et al* 2012, Liu *et al* 2012, Li *et al* 2013). La GnRH, la FSH et la PRL sont impliquées dans la folliculogénèse.

Des QTL communs aux deux caractères ont également été identifiés. Ainsi sur le chromosome 1, plusieurs QTL pour EN et EPR sont retrouvés entre 40 Mb et 67 Mb (Sasaki *et al* 2004, Hansen *et al* 2005, Atzmon *et al* 2007, Goto *et al* 2011). De même sur le chromosome 2, entre 47 et 63Mb, un QTL pour chacun des deux caractères a été identifié (Schreiweis *et al* 2006, Atzmon *et al* 2007, Atzmon *et al* 2008). De plus sur les chromosomes 11, 13 et Z des QTL ayant des positions similaires pour les deux caractères ont été identifiés (Tuiskula-Haavisto *et al* 2002, Tuiskula-Haavisto *et al* 2004, Schreiweis *et al* 2006, Atzmon *et al* 2007, Goto *et al* 2011).

#### c) Forme de l'œuf

Neuf QTL ont été détectés comme influençant la longueur (LLE), le diamètre (SLE) et la forme globale de l'œuf (ESshape). Etant donné le grand nombre de QTL identifiés comme affectant le poids d'œuf, le paragraphe suivant lui sera exclusivement consacré.

Les études s'étant intéressées à la forme de l'œuf ont montré que les caractères LLE et SLE étaient dans 2 cas sur 3 contrôlés par les mêmes régions. Ainsi un QTL pour ces deux caractères a été mis en évidence sur le chromosome 4 entre 60 et 73 Mb (Sasaki *et al* 2004). Le gène *RARRES1*, situé sur le chromosome 9, a été identifié comme influençant ces caractères. *RARRES1*, aussi appelée ovocalyxine-32, est une protéine retrouvée dans la matrice de la coquille.

Les résultats de 2 études convergent pour établir la présence d'une région régulant ESshape sur le chromosome 8 entre 16 et 23 Mb (Hansen *et al* 2005, Yao *et al* 2010). Une de ces études a identifié *LRP8*, situé à 23 Mb, comme étant impliqué dans la régulation de ESshape (Yao *et al* 2010). La lipoprotéine *LRP8* est impliquée dans le transport des lipides au niveau de la membrane cellulaire.

#### d) Poids des œufs

Dix-huit études ont identifié 87 QTL pour les différents caractères ayant trait au poids des œufs. Plusieurs caractères

peuvent être mesurés, comme le poids d'œuf (EW), le poids moyen des œufs (EW\_M) ou encore la masse d'œufs pondus (EW\_T), qui est le nombre d'œufs pondus multiplié par le poids moyen des œufs sur une période définie. EW\_T est donc également lié à EN. Ces caractères se référant tous au poids de l'œuf, de nombreux QTL communs ont été détectés. Ainsi, sur le chromosome 1, 3 régions ont été identifiées. Une région se situant autour de 23 Mb a été identifiée pour EW\_T et EW\_M (Kerje *et al* 2003, Wright *et al* 2008). Sur ce même chromosome, à environ 49 Mb un QTL pour EW et EW\_T a été détecté (Wright *et al* 2008, Goraga *et al* 2012). La troisième région, régulant EW et EW\_T, a été mise en évidence autour de 67 Mb (Wright *et al* 2008, Liu *et al* 2011). Pour le chromosome 4, les études convergent également pour montrer l'existence de 2 régions régulant le poids des œufs. La première se situe autour de 49 Mb (Tuiskula-Haavisto *et al* 2002, Kerje *et al* 2003) et la seconde entre 70 et 75 Mb (Tuiskula-Haavisto *et al* 2002, Wardecka *et al* 2002, Sasaki *et al* 2004, Schreiweis *et al* 2006, Liu *et al* 2011, Goraga *et al* 2012, Wolc *et al* 2012). Sur le chromosome 6, une région contrôlant EW a été mise en évidence autour de 19 Mb (Schreiweis *et al* 2006, Wolc *et al* 2012). Par ailleurs, sur le chromosome 2 un QTL pour EW a été détecté à 32 Mb (Tuiskula-Haavisto *et al* 2002, Wolc *et al* 2012). Enfin, le rôle des gènes *PRL*, *FSHR* et *RARRES1*, situés respectivement sur les chromosomes 2, 3 et 9, a été mis en évidence par des approches « gène candidat » (Takahashi *et al* 2010, Bhattacharya *et al* 2011a, Bhattacharya *et al* 2011b, Li *et al* 2011, Fulton *et al* 2012).

Par ailleurs, une étude s'est intéressée à la variance du poids d'œuf (EW\_SD), l'objectif étant d'avoir des œufs calibrés. Cela a permis l'identification de 2 QTL. Le premier QTL se situe sur le chromosome 4 à 75 Mb, ce qui coïncide avec la localisation d'un QTL pour EW, et le second sur le chromosome 13 à 3 Mb (Wolc *et al* 2014).

#### e) Nombre et ratio d'œufs qualifiés

Deux études ont identifié des QTL pour le nombre d'œufs qualifiés (QEN) et le ratio d'œufs qualifiés (QER). Les œufs qualifiés sont les œufs sans défauts (taches, fêlures, taille normale...). Aussi ces deux caractères intègrent des données de production, c'est-à-dire de nombre d'œufs, mais également de qualité. Ainsi 18 QTL ont été identifiés sur 10 chromosomes (Zhou *et al* 2010, Wolc *et al* 2014). De plus, le rôle du gène *VIP* pour QEN a été mis en évidence (Zhou *et al* 2010). La protéine *VIP* régule la sécrétion de la prolactine et est donc impliquée dans la folliculogénèse.

## 2.2 / Qualité de la coquille

### a) Couleur de la coquille

Dans le cadre de l'utilisation de l'œuf comme un produit fini (vente aux consommateurs), la coquille doit présenter une couleur homogène. Celle-ci diffère d'un marché à l'autre, les œufs pouvant être blancs ou bruns. Ainsi, la couleur de la coquille est décrite par 4 caractères, ESC étant calculée à partir des 3 mesures que sont LSS, RSS et YSS. Les différentes études ont permis d'identifier 36 QTL pour ces caractères.

La majorité de ces QTL a été détectée pour ESC. En effet, seules 2 études ont détecté des QTL pour LSS, RSS et YSS (Sasaki *et al* 2004, Uemoto *et al* 2009). Il ressort de l'étude de Sasaki *et al* (2004), que 2 régions ont un effet sur ces 3 caractères. La première se situe sur le chromosome 6 à 2,4 Mb et la deuxième se trouve sur le chromosome 11 entre 7 et 12 Mb. Concernant ESC, deux études convergent vers la régulation de ce caractère par une région située sur le chromosome 3 entre 44 et 61 Mb (Wardecka *et al* 2002, Schreiweis *et al* 2006). Schreiweis *et al* (2006) et Wolc *et al* (2014) ont également identifié une région sur le chromosome 4 autour de 74 Mb régulant la couleur de la coquille. Enfin, une dernière région a été identifiée dans différentes études pour ESC. Elle se situe sur le chromosome 12 autour de 3 Mb (Schreiweis *et al* 2006, Wolc *et al* 2014). Par ailleurs, le rôle sur ESC du gène *RARRES1*, situé sur le chromosome 9, a été mis en évidence dans 2 études (Dunn *et al* 2009, Takahashi *et al* 2010).

### b) Solidité de la coquille

La coquille a pour principales fonctions de protéger l'intérieur de l'œuf d'éventuelles infections microbiennes, de contrôler les échanges d'eau et de gaz, ainsi que d'agir comme une ressource de calcium pour le développement de l'embryon une fois les réserves du jaune épuisées. La caractérisation de la solidité de la coquille dans les différentes études a reposé sur les 6 caractères EST, ESSTIF, ESS, ESP, ESW et SGRAV. Ainsi, 118 QTL ont été identifiés pour la solidité de la coquille.

Plusieurs études ont mis en évidence la régulation commune de ces différents caractères. Par exemple Tuiskula-Haavisto *et al* (2011) ont trouvé un QTL commun pour ESS et ESSTIF sur le chromosome 2 entre 100 et 112 Mb. La même étude a détecté un QTL commun pour ESSTIF et ESW sur le chromosome 6 entre 18 et 27 Mb (Tuiskula-Haavisto *et al* 2011). Sasaki *et al* (2004) ont identifié un QTL commun pour EST, ESS et

ESW sur le chromosome 1 autour de 107 Mb.

D'autres études ont également identifié des QTL à des positions similaires. Ainsi sur le chromosome 1, entre 166 et 167 Mb, un QTL régule EST et ESSTIF (Liu *et al* 2011, Wolc *et al* 2014). Sur le chromosome 2 à 58 Mb un QTL régule ESP et ESSTIF (Bhattacharya *et al* 2011b, Wolc *et al* 2014). Cette position correspond à la localisation du gène de la prolactine. Sur le chromosome 4 une région entre 42 et 60 Mb influence ESS, EST et ESW (Sasaki *et al* 2004, Dunn *et al* 2009). Sur le chromosome 5, un QTL commun à SGRAV et ESSTIF a été détecté entre 14 et 49 Mb (Tuiskula-Haavisto *et al* 2002, Wolc *et al* 2014). Sur le chromosome 7, une région contrôlant à la fois ESS et EST a été identifiée entre 22 et 29 Mb (Sasaki *et al* 2004, Liu *et al* 2011). Un peu plus loin sur ce chromosome, un QTL pour EST et ESSTIF a été mis en évidence entre 30 et 35 Mb (Sasaki *et al* 2004, Wolc *et al* 2014). Enfin, sur le chromosome Z, 8 QTL ont été mis en évidence par 4 études distinctes et cela pour EST, ESS, ESW et ESSTIF (Sasaki *et al* 2004, Tuiskula-Haavisto *et al* 2004, Tuiskula-Haavisto *et al* 2011, Wolc *et al* 2014). Il semble donc que ce chromosome joue un rôle majeur dans le contrôle de la solidité de la coquille.

## 2.3 / Qualité interne de l'œuf

### a) Albumen

L'albumen a pour premier rôle de protéger le jaune des infections bactériennes, mais également d'être une source de nutriments pour l'embryon en développement. Il est composé à 90% d'eau et contient de nombreuses protéines qui intéressent l'industrie agroalimentaire. Il ressort des études analysées que les 4 caractères concernant l'albumen (ALBPCT, AW, AH et HU) ont permis l'identification de 66 QTL.

Les études de Hansen *et al* (2005) et de Wolc *et al* (2014) convergent vers une régulation d'AH et de HU par une région située sur le chromosome 1 autour de 84 Mb. Une autre région, retrouvée dans les deux études, sur le chromosome 2 autour de 83 Mb, semble également jouer un rôle dans la régulation d'AH. Par ailleurs, une région commune pour AW et AH a été identifiée sur le chromosome 3 autour de 103 Mb (Wardecka *et al* 2002, Wolc *et al* 2014). Une région située sur le chromosome 4, ayant un effet sur ces deux mêmes caractères, a été identifiée vers 73 Mb (Wardecka *et al* 2002, Schreiweis *et al* 2006, Wolc *et al* 2014). Enfin, sur le chromosome 9 à 3 Mb, un QTL a été identifié pour AH (Liu *et al* 2011, Wolc *et al* 2014).

### b) Jaune d'œuf

Dans les lignées commerciales, le jaune représente 26% du poids total de l'œuf. Il s'agit de la réserve nutritive nécessaire pour le développement de l'embryon. Les professionnels de l'agroalimentaire recherchent des œufs ayant un pourcentage de jaune plus important. Il ressort des études analysées que les 3 caractères concernant le jaune d'œuf (YW, YC et YOLKIND) ont permis l'identification de 42 QTL.

Les études de Liu *et al* (2011) et de Wolc *et al* (2014) convergent vers une régulation d'YW par une région située sur le chromosome 1 autour de 179 Mb. Par ailleurs, sur le chromosome 9, une région comprise entre 26 et 29 Mb semble impacter YW (Schreiweis *et al* 2006, Liu *et al* 2011). Il est également intéressant de noter que Wolc *et al* (2014) ont identifié de nombreux QTL sur les chromosomes 1, 3, 4 et 7 soulignant le déterminisme polygénique de YW.

### c) Goût des œufs

Ce caractère, bien qu'important pour le consommateur, est difficile à mesurer. Très peu d'études s'y sont donc intéressées. Une étude a identifié un QTL pour AFTTAS sur le chromosome 8 entre 18 et 27 Mb (Wright *et al* 2006). Sur ce même chromosome, à 4 Mb, se situe le gène *FMO3* qui est connu pour donner une odeur de poisson aux œufs (Honkatukia *et al* 2005).

### d) Inclusion

Certains marchés se montrent particulièrement sensibles à ce critère et désirent des œufs sans inclusion. Le caractère EMTSP est mesuré à l'aide d'un système de notation et, pour normaliser sa distribution, les auteurs étudient généralement la moyenne des notes obtenues sur plusieurs œufs d'une même poule. Deux études ont permis l'identification de 8 QTL pour ce caractère.

Quatre QTL ont été mis en évidence respectivement sur le chromosome 1, entre 151 et 157 Mb, sur le chromosome 2 à 5 Mb, sur le chromosome 4 entre 52 et 60 Mb et enfin sur le chromosome Z entre 21 et 34 Mb (Honkatukia *et al* 2011). Ce dernier QTL se situe dans le gène *ZO-2* et les auteurs ont donc réalisé une étude plus fine sur cette région dans 2 lignées commerciales distinctes. Ainsi, le SNP (« *single-nucleotide polymorphism* ») rs14761267 (33 Mb) a été identifié comme associé au « *meat spot* » et le SNP rs14761196 (34 Mb) comme associé au « *meat and blood spot* » dans une lignée Hy-Line. Par ailleurs, le marqueur MCW0241, situé sur le chromosome Z à 34 Mb, a également été montré



comme associé à EMTSP (Honkatukia *et al* 2011). Sur le chromosome 9, le gène *RARRES1* a également été identifié comme influençant le caractère EMTSP à 35 semaines (Uemoto *et al* 2009).

### 3 / Discussion

Parmi les gènes candidats identifiés certains, comme le gène de la prolactine, ont un effet sur plusieurs caractères. En effet ce gène, bien connu pour son implication dans la régulation de la reproduction, a été identifié comme ayant un effet sur la ponte (EN et AFE), le poids de l'œuf (EW), la solidité de la coquille (ESP), l'albumen (AW, ALBPCT et HU) et le jaune (YOLKIND et YC) (Bhattacharya *et al* 2011a, Bhattacharya *et al* 2011b). De plus, le gène codant pour le récepteur à la FSH a été retrouvé associé avec la ponte (EN) et le poids d'œuf (EW) (Li *et al* 2011). Le gène *ODC1* a été montré comme étant associé à la ponte (AFE) et à la solidité de la coquille (SGRAV) (Parsanejad *et al* 2004). *ODC1* est une enzyme régulant la division cellulaire, la différenciation cellulaire et l'apoptose. Aussi, il n'est pas surprenant que cette protéine puisse jouer un rôle dans des caractères aussi différents. Le gène *LRP2* a été associé à l'albumen (AH, AW et ALBPCT), à la solidité (ESP) et au poids d'œuf (EW) (Zhang *et al* 2011). *LRP2* est une lipoprotéine connue pour son rôle dans la régulation de l'apport de lipoprotéines dans le sac de jaune durant l'embryogénèse, néanmoins aucun lien avec les caractères du jaune d'œuf n'a été établi dans ces études. Le gène *LRP8*, quant

à lui a été associé à la couleur de la coquille (ESC), à la solidité de la coquille (ESS et EST), à la forme de l'œuf (ESShape) et au jaune (YC) (Yao *et al* 2010). Le gène *RARRES1* a été associé à la solidité de la coquille (ESSTIF, EST et ESW), au poids de l'œuf (EW), à la forme de l'œuf (LLE et SLE), à l'albumen (AH), à la couleur de la coquille (ESC) et au jaune (YW) (Dunn *et al* 2009, Takahashi *et al* 2010, Fulton *et al* 2012). Enfin, parmi les gènes candidats, le gène codant pour le récepteur à la GnRH a été associé à la ponte (EN et AFE) et au poids de l'œuf (EW\_M) (Fatemi *et al* 2012).

Il est important de noter qu'une validation fonctionnelle des effets de ces différents gènes candidats, montrant l'effet du polymorphisme supposé causal sur les protéines produites, reste à entreprendre. A ce stade, seule une association statistique entre un ou des marqueurs présents au sein des séquences géniques et les caractères a été mise en évidence. Néanmoins, il est tout à fait imaginable que ces marqueurs soient simplement en fort déséquilibre de liaison avec le polymorphisme causal de l'effet observé, qui ne se situe pas nécessairement dans ces gènes. Cette validation est indispensable pour optimiser l'utilisation de ces résultats en sélection car, si l'effet direct d'un polymorphisme sur un caractère est validé, celui-ci pourra être utilisé dans plusieurs populations.

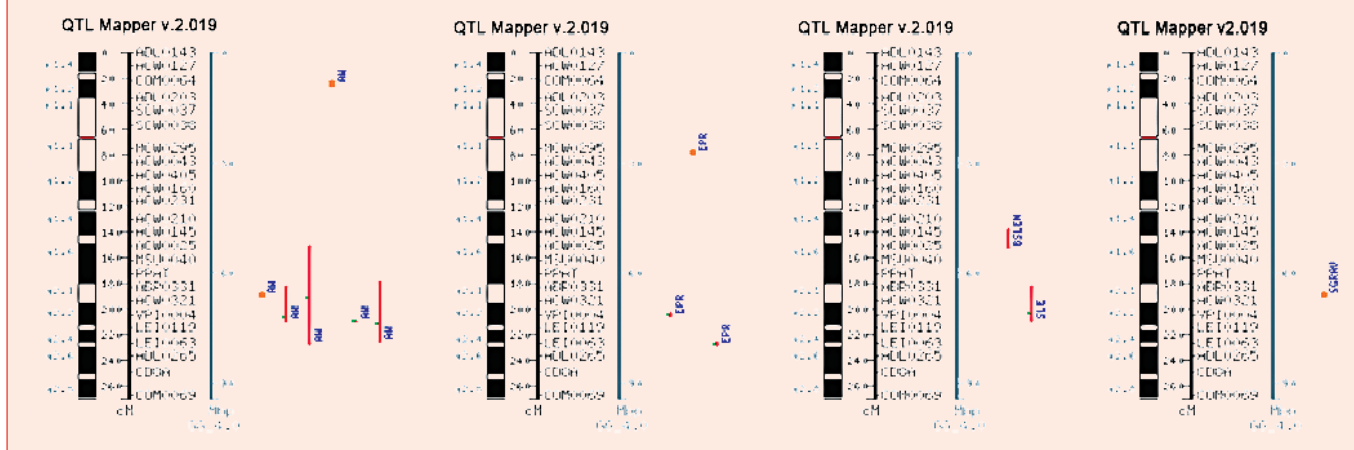
Par ailleurs, des QTL affectant un caractère donné ont été retrouvés à l'aide de méthodes différentes, renforçant la robustesse de ces QTL. De plus,

des QTL communs ont été retrouvés dans différentes populations, comme le QTL pour EW sur le chromosome 4 entre 70 et 73 Mb. Ceci tend à indiquer que de tels QTL ont une fonction incontournable pour l'espèce. Au contraire, certains QTL sont typiques d'une population. Le polymorphisme causal peut ne pas exister, ou à très faible fréquence, dans toutes les populations. Mais, il se peut également que le déterminisme génétique d'un caractère varie d'une population à une autre du fait de l'existence d'effets d'interaction entre gènes.

Enfin, des QTL affectant plusieurs caractères différents ont été identifiés. Ainsi, sur le chromosome 1, trois régions semblent particulièrement intéressantes. La première se situe autour de 129 Mb et a un effet sur la ponte (EN) et sur la solidité de la coquille (ESP) (Schreiweis *et al* 2006). A 5 Mb de ce QTL, d'autres QTL pour la ponte (EN et EPR) et pour la solidité (ESSTIF) ont été détectés (Atzmon *et al* 2007, Atzmon *et al* 2008, Tuiskula-Haavisto *et al* 2011, Wolc *et al* 2014). Il ressort donc que la région du chromosome 1 entre 125 et 129 Mb régule la ponte et la solidité des œufs, aussi bien chez les poules pondeuses que chez les poulets de chair. La deuxième région se situe à 151 Mb et régule la solidité (ESSTIF) et la présence d'inclusions (Honkatukia *et al* 2011, Tuiskula-Haavisto *et al* 2011). La troisième région se situe à 157 Mb et contrôle la ponte (EPR), le ratio d'œufs qualifiés (QER) et la solidité (SGRAV) (Wardecka *et al* 2002, Wolc *et al* 2014). Par ailleurs, sur le chromosome 4, une région autour de

#### Encadré 3. Exemple de représentation des positions des QTL affectant un caractère dans la « Chicken QTLdb ».

Sur un même graphe, apparaissent pour un même caractère, les résultats de plusieurs études d'analyse de liaison et/ou d'analyse d'association. En analyse de liaison, les points verts représentent les positions les plus probables des QTL, certaines études donnant également un intervalle dit « de confiance » autour de cette position, intervalle représenté par les barres rouges. En analyse d'association, le point orange représente la position du polymorphisme dont l'effet sur le caractère a été trouvé significatif. Les risques d'erreur fixés par les auteurs pour réaliser ces différents tests varient et peuvent être retrouvés dans les publications correspondantes. La mise en parallèle des 4 graphes permet d'émettre l'hypothèse d'une co-localisation d'un QTL dans la région autour de 79 Mb sur le chromosome 4 pour les caractères AW, EPR, SLE et SGRAV.





79 Mb semble contrôler l'albumen (AW), la ponte (EN, AFE et EPR), le poids d'œuf (EW), la forme de l'œuf (SLE), la solidité (ESW et SGRAV) et le ratio d'œufs qualifiés (QER) (Wardecka *et al* 2002, Sasaki *et al* 2004, Schreiweis *et al* 2006, Goto *et al* 2011, Liu *et al* 2011, Wolc *et al* 2014) (encadré 3).

Enfin, il est intéressant de souligner l'existence de QTL affectant conjointement des caractères faiblement corrélés génétiquement, tel le gène *RARRES1* affectant EW et ESC (corrélation génétique de 0,12 ; Zhang *et al* 2005). A l'inverse, des caractères fortement corrélés génétiquement sont régulés en partie par des QTL différents. Par exemple, ESS et EST (corrélation génétique de 0,77 ; Zhang *et al* 2005) ont des QTL communs, mais aussi certains QTL exclusifs à un caractère. La prise en compte explicite de ces derniers en sélection pourrait permettre de « contourner » la forte corrélation génétique existant entre ces caractères, soit dans notre exemple améliorer la solidité de l'œuf sans affecter l'épaisseur de la coquille. Il serait sur ce thème également intéressant de considérer les QTL affectant d'autres caractères, tels le poids vif des poules, QTL non répertoriés dans la présente étude.

## Conclusion

A ce jour, de nombreux QTL affectant la production et la qualité des œufs de poule ont été détectés. La moitié des QTL identifiés concernent les critères de production et plus particulièrement AFE, EN et EW. Cela s'explique par le grand nombre d'études s'étant intéressées à ces caractères (37 contre 16 pour les caractères de qualité) qui ont un inté-

ret économique majeur et qui sont facilement mesurables. Les associations entre des gènes connus pour la reproduction dans les différentes espèces et ces caractères ont été testées, entraînant un nombre plus important de gènes candidats identifiés (tableau 3). De plus, la plupart des QTL identifiés l'a été sur les macro-chromosomes 1, 2, 3 et 4. Une première raison est technique, car de nombreux marqueurs ont pu être développés pour ces chromosomes faciles à identifier. Par ailleurs, de nombreux gènes connus pour être impliqués dans les fonctions de reproduction se situent sur ces chromosomes (*PRL*, *FSHR*...). Il faut également noter qu'aucun QTL pour les caractères de production et de qualité des œufs, qui ont été ici présentés, n'a été détecté sur les chromosomes 16, 18 et 25. Particulièrement peu de séquences sont actuellement disponibles pour les micro-chromosomes 16 et 25, d'où un développement de marqueurs et une détection de QTL difficiles. Sur la base « *Chicken QTLdb* », il semble toutefois que ces trois chromosomes soient impliqués dans la régulation de la fonction immunitaire. Le chromosome 16 est connu pour porter le CMH et la majorité des QTL identifiés sur les deux autres chromosomes sont associés à des caractères liés à l'immunité (taux d'anticorps, poids de la rate, poids du thymus...).

Pour la plupart, les QTL ont été localisés par analyse de liaison avec des marqueurs microsatellites ne donnant pas une localisation fine du QTL. Seulement trois études GWAS ont été réalisées, identifiant 216 SNP associés avec les caractères de production. Aujourd'hui, il est possible de penser que les puces SNP à haute densité, telle la puce Affymetrix® Axiom® 600K

SNP (Kranis *et al* 2013), et le séquençage permettraient de se rapprocher des polymorphismes causaux.

Les différences de localisation des QTL entre études peuvent s'expliquer par l'utilisation de méthodes différentes (LA, LD, LDLA ou gène candidat) et de lignées différentes, mais également par des conditions d'élevage différentes (température, alimentation...). Des informations sur ces derniers paramètres sont d'ailleurs rarement données dans les études. Or, il est connu qu'en fonction des conditions environnementales, les performances peuvent être différentes (Travel *et al* 2010), les QTL influençant ces caractères pouvant eux aussi être différents.

A l'avenir, bien que de nombreux QTL aient déjà été identifiés, il est probable que grâce aux nouvelles technologies, la localisation de QTL déjà détectés va être précisée et de nouveaux QTL vont être détectés. Par ailleurs, l'étude de l'interaction génotype-environnement et de la variance des caractères, permet d'envisager la détection de nouveaux QTL, en accord avec les nouveaux objectifs de sélection (Bodin *et al* 2010). En effet, les caractères étaient jusqu'alors principalement sélectionnés pour augmenter ou diminuer le niveau moyen des performances. Ce niveau moyen ayant progressé, la variation des performances devient un critère important, notamment pour la qualité des produits qui doit être homogène. De plus, il est nécessaire pour les sélectionneurs de pouvoir s'adapter à tous les marchés, l'intégration et la compréhension de l'interaction génotype-environnement dans la filière avicole est alors un nouveau défi.

## Références

- Atzmon G., Blum S., Feldman M., Lavi U., Hillel J., 2007. Detection of agriculturally important QTLs in chickens and analysis of the factors affecting genotyping strategy. *Cytogenet. Genome Res.*, 117, 327-337.
- Atzmon G., Blum S., Feldman M., Cahaner A., Lavi U., Hillel J., 2008. QTLs detected in a multi-generational resource chicken population. *J. hered.*, 99, 528-538.
- Bhattacharya T.K., Chatterjee R.N., Sharma R.P., Niranjana M., Rajkumar U., 2011a. Associations between novel polymorphisms at the 5'-UTR region of the prolactin gene and egg production and quality in chickens. *Theriogenology*, 75, 655-661.
- Bhattacharya T.K., Chatterjee R.N., Sharma R.P., Rajkumar U., Niranjana M., Reddy B.L.N., 2011b. Association of polymorphism in the prolactin promoter and egg quality traits in laying hens. *Br. Poult. Sci.*, 52, 551-557.
- Bodin L., Bolet G., Garcia M., Garreau H., Larzul C., David I., 2010. Robustesse et canalisation : vision de généticiens. In : Robustesse, rusticité, flexibilité, plasticité, résilience... les nouveaux critères de qualité des animaux et des systèmes d'élevage. Sauvart D., Perez J.M. (Eds). Dossier, INRA Prod. Anim., 23, 11-22.
- Dunn I.C., Joseph N.T., Bain M., Edmond A., Wilson P.W., Milona P., Nys Y., Gautron J., Schmutz M., Preisinger R., Waddington D., 2009. Polymorphisms in eggshell organic matrix genes are associated with eggshell quality measurements in pedigree Rhode Island Red hens. *Anim. Genet.*, 40, 110-114.
- Fatemi S.A., Mehrabani-Yeganeh H., Nejati-Javaremi A., Niknafs S., 2012. Association of neuropeptide Y and gonadotrophin-releasing hormone receptor gene SNPs with breeding value for growth and egg production traits in Mazandaran native chickens. *Genet. Mol. Res.*, 2539-2547.
- Fulton J.E., Soller M., Lund A.R., Arango J., Lipkin E., 2012. Variation in the ovocalyxin-32 gene in commercial egg-laying chickens and its relationship with egg production and egg quality traits. *Anim. Genet.*, 43, 102-113.
- Goraga Z.S., Nassar M.K., Brockmann G.A., 2012. Quantitative trait loci segregating in crosses between New Hampshire and White Leghorn chicken lines: I. egg production traits. *Anim. Genet.*, 43, 183-189.
- Goto T., Ishikawa A., Onitsuka S., Goto N., Fujikawa Y., Umino T., Nishibori M., Tsudzuki M., 2011. Mapping quantitative trait loci for egg production traits in an F2 intercross of Oh-Shamo and White Leghorn chickens. *Anim. Genet.*, 42, 634-641.
- Hansen C., Yi N., Zhang Y.M., Xu S., Gavora J., Cheng H.H., 2005. Identification of QTL for production traits in chickens. *Anim. Biotechnol.*, 16, 67-79.

- Honkatukia M., Reese K., Preisinger R., Tuiskula-Haavisto M., Weigend S., Roito J., Maki-Tanila A., Vilkki J., 2005. Fishy taint in chicken eggs is associated with a substitution within a conserved motif of the FMO3 gene. *Genomics*, 86, 225-232.
- Honkatukia M., Tuiskula-Haavisto M., Ahola V., Uimari P., Schmutz M., Preisinger R., Cavero D., Vennerström P., Arango J., O'Sullivan N., Fulton J., Vilkki J., 2011. Mapping of QTL affecting incidence of blood and meat inclusions in egg layers. *BMC Genet.*, 12, 55.
- Huang H.Y., Li S.F., Zhao Z.H., Liang Z., Zhang J., Ding Y.R., 2011. Association of polymorphisms for nuclear receptor coactivator 1 gene with egg production traits in the maternal line of Shaobo hens. *Br. Poult. Sci.*, 52, 328-332.
- Jiang R.S., Xie Z., Chen X.Y., Geng Z.Y., 2010. A single nucleotide polymorphism in the parathyroid hormone gene and effects on eggshell quality in chickens. *Poult. Sci.*, 89, 2101-2105.
- Kerje S., Carlborg O., Jacobsson L., Schütz K., Hartmann C., Jensen P., Andersson L., 2003. The twofold difference in adult size between the red junglefowl and White Leghorn chickens is largely explained by a limited number of QTLs. *Anim. Genet.*, 34, 264-274.
- 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., Burt D.W., 2013. Development of a high density 600K SNP genotyping array for chicken. *BMC Genomics*, 14, 59.
- Le Roy P., Elsen J.M., 2000. Principes de l'utilisation des marqueurs génétiques pour la détection des gènes influençant les caractères quantitatifs. In : *Génétique moléculaire : principes et application aux populations animales*. Bibé B., Ducos A., Gillet P., Le Roy P., Manfredi E., Mulsant P., Pinard-van der Laan M.H., Rogel-Gaillard C., Sellier P., Vaiman D., Yerle M., Farce M.H., Perez J.M. (Eds). Numéro hors série, INRA Prod. Anim., 211-215.
- Li G., Sun D.X., Yu Y., Liu W.J., Tang S.Q., Zhang Y., Wang Y.C., Zhang S.L., Zhang Y., 2011. Genetic effect of the follicle-stimulating hormone receptor gene on reproductive traits in Beijing You chickens. *Poult. Sci.*, 90, 2487-2492.
- Li H.F., Shu J.T., Du Y.F., Shan Y.J., Chen K.W., Zhang X.Y., Han W., Xu W.J., 2013. Analysis of the genetic effects of prolactin gene polymorphisms on chicken egg production. *Mol. Biol. Rep.*, 40, 289-294.
- Liu W., Li D., Liu J., Chen S., Qu L., Zheng J., Xu G., Yang N., 2011. A genome-wide SNP scan reveals novel loci for egg production and quality traits in white leghorn and brown-egg dwarf layers. *PLoS one*, 6, e28600.
- Liu W., Yu Y., Li G., Tang S., Zhang Y., Wang Y., Zhang S., Zhang Y., 2012. Single-nucleotide polymorphisms in the promoter of the growth hormone-releasing hormone receptor gene are associated with growth and reproduction traits in chickens. *Anim. Genet.*, 43, 564-569.
- Nau F., Guérin-Dubiard C., Baron F., Thapon J.L., 2010. *Science et technologie de l'œuf*. Editions Lavoisier, 370p.
- Ou J.T., Tang S.Q., Sun D.X., Zhang Y., 2009. Polymorphisms of three neuroendocrine-correlated genes associated with growth and reproductive traits in the chicken. *Poult. Sci.*, 88, 722-727.
- Parasanejad R., Praslickova D., Zadworny D., Kuhnlein U., 2004. Ornithine decarboxylase: haplotype structure and trait associations in White Leghorn chickens. *Poult. Sci.*, 83, 1518-1523.
- Podisi B.K., Knott S.A., Dunn I.C., Law A.S., Burt D.W., Hocking P.M., 2011. Overlap of quantitative trait loci for early growth rate, and for body weight and age at onset of sexual maturity in chickens. *Reproduction (Cambridge, England)*, 141, 381-389.
- Sasaki O., Odawara S., Takahashi H., Nirasawa K., Oyamada Y., Yamamoto R., Ishii K., Nagamine Y., Takeda H., Kobayashi E., Furukawa T., 2004. Genetic mapping of quantitative trait loci affecting body weight, egg character and egg production in F2 intercross chickens. *Animal genetics*, 35, 188-194.
- Schreiweis M.A., Hester P.Y., Settar P., Moody D.E., 2006. Identification of quantitative trait loci associated with egg quality, egg production, and body weight in an F2 resource population of chickens. *Anim. Genet.*, 37, 106-112.
- Shen X., Zeng H., Xie L., He J., Li J., Xie X., Luo C., Xu H., Zhou M., Nie Q., Zhang X., 2012. The GTPase activating Rap/RanGAP domain-like 1 gene is associated with chicken reproductive traits. *PLoS one*, 7, e33851.
- Takahashi H., Sasaki O., Nirasawa K., Furukawa T., 2010. Association between ovocalyxin-32 gene haplotypes and eggshell quality traits in an F2 intercross between two chicken lines divergently selected for eggshell strength. *Animal genetics*, 41, 541-544.
- Travel A., Nys Y., Lopes E., 2010. Facteurs physiologiques et environnementaux influençant la production et la qualité de l'œuf. In : *Numéro special, Qualité de l'œuf*. Nys Y. (Ed). INRA Prod. Anim., 23, 155-166.
- Tuiskula-Haavisto M., Honkatukia M., Vilkki J., de Koning D.J., Schulman N.F., Mäki-Tanila A., 2002. Mapping of quantitative trait loci affecting quality and production traits in egg layers. *Poult. Sci.*, 81, 919-927.
- Tuiskula-Haavisto M., de Koning D.J., Honkatukia M., Schulman N.F., Mäki-Tanila A., Vilkki J., 2004. Quantitative trait loci with parent-of-origin effects in chicken. *Genet. Res.*, 84, 57-66.
- Tuiskula-Haavisto M., Honkatukia M., Preisinger R., Schmutz M., de Koning D.J., Wei W.H., Vilkki J., 2011. Quantitative trait loci affecting eggshell traits in an F(2) population. *Anim. Genet.*, 42, 293-299.
- Uemoto Y., Suzuki C., Sato S., Sato S., Ohtake T., Sasaki O., Takahashi H., Kobayashi E., 2009. Polymorphism of the ovocalyxin-32 gene and its association with egg production traits in the chicken. *Poult. Sci.*, 88, 2512-2517.
- Wardecka B., Olszewski R., Jaszczak K., Zieba G., Pierzchała M., Wicińska K., 2002. Relationship between microsatellite marker alleles on chromosomes 1-5 originating from the Rhode Island Red and Green-legged Partridge breeds and egg production and quality traits in F(2) mapping population. *J. Appl. Genet.*, 43, 319-329.
- Wolc A., Arango J., Settar P., Fulton J.E., O'Sullivan N.P., Preisinger R., Habier D., Fernando R., Garrick D.J., Hill W.G., Dekkers J.C.M., 2012. Genome-wide association analysis and genetic architecture of egg weight and egg uniformity in layer chickens. *Anim. Genet.*, 43, 87-96.
- 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., Dekkers J.C., 2014. Genome-wide association study for egg production and quality in layer chickens. *J. Anim. Breed. Genet.*, 131, 173-182.
- Wright D., Kerje S., Lundström K., Babol J., Schütz K., Jensen P., Andersson L., 2006. Quantitative trait loci analysis of egg and meat production traits in a red junglefowl x White Leghorn cross. *Anim. Genet.*, 37, 529-534.
- Wright D., Kerje S., Brändström H., Schütz K., Kindmark A., Andersson L., Jensen P., Pizzari T., 2008. The genetic architecture of a female sexual ornament. *Evol. Int. J. Organic Evol.*, 62, 86-98.
- Xu H., Zeng H., Luo C., Zhang D., Wang Q., Sun L., Yang L., Zhou M., Nie Q., Zhang X., 2011a. Genetic effects of polymorphisms in candidate genes and the QTL region on chicken age at first egg. *BMC Genet.*, 12, 33.
- Xu H.P., Zeng H., Zhang D.X., Jia X.L., Luo C.L., Fang M.X., Nie Q.H., Zhang X.Q., 2011b. Polymorphisms associated with egg number at 300 days of age in chickens. *Genet. Mol. Res.*, 10, 2279-2289.
- Yao J.F., Chen Z.X., Xu G.Y., Wang X.L., Ning Z.H., Zheng J.X., Qu L.J., Yang N., 2010. Low-density lipoprotein receptor-related protein 8 gene association with egg traits in dwarf chickens. *Poult. Sci.*, 89, 883-886.
- Zhang L.C., Ning Z.H., Xu G.Y., Hou Z.C., Yang N., 2005. Heritabilities and genetic and phenotypic correlations of egg quality traits in brown-egg dwarf layers. *Poult. Sci.*, 84, 1209-1213.
- Zhang Y., Hou Z.C., Chen Z.X., Zheng J.X., Chen S.R., Qu L.J., Li J.Y., Xu G.Y., Yang N., 2011. Low-density lipoprotein receptor-related protein 2 gene is associated with egg-quality traits in dwarf layers. *Poult. Sci.*, 90, 2718-2722.
- Zhao X.H., Wang J.Y., Zhang G.X., Wei Y., Gu Y.P., Yu Y.B., 2012. Single nucleotide polymorphism in the STAT5b gene is associated with body weight and reproductive traits of the Jinghai Yellow chicken. *Mol. Biol. Rep.*, 39, 4177-4183.
- Zhou M., Du Y., Nie Q., Liang Y., Luo C., Zeng H., Zhang X., 2010. Associations between polymorphisms in the chicken VIP gene, egg production and broody traits. *Br. Poult. Sci.*, 51, 195-203.

## Résumé

---

La maîtrise des caractères de production et de qualité des œufs représente un enjeu majeur pour les différents acteurs des filières avicoles. A ce jour, 41 études ont permis la détection de nombreuses régions chromosomiques influençant la production et la qualité des œufs chez la poule. Ainsi, 442 « *Quantitative Trait Loci* » (QTL), répartis sur 26 chromosomes, ont été détectés par l'étude de 27 populations différentes. Certaines de ces régions ont des effets conjoints sur plusieurs caractères. Certaines ont des effets significatifs dans différentes populations, soulignant leur rôle essentiel dans l'établissement du niveau de performance des poules. Plusieurs gènes candidats ont été révélés par ces études, tel le gène *RARRE1* qui affecte de nombreux caractères. Toutefois, la validation fonctionnelle des effets de ces gènes reste à entreprendre pour démontrer leur causalité. Dans l'avenir, l'existence de nombreuses données phénotypiques et génotypiques, de par l'émergence de la sélection génomique, permettra de préciser la localisation des polymorphismes causaux des effets observés et, probablement, la détection de nouvelles régions.

## Abstract

---

### *Chromosomal regions influencing egg production and egg quality traits in hens*

Egg production and egg quality traits are a major issue for all the actors in the poultry industry. To date, 41 studies have detected many chromosomal regions influencing egg production and egg quality traits in hens. Thus, 442 Quantitative Trait Loci (QTL), spread over 26 chromosomes, were detected in 27 populations. Some of these regions have joint effects on several traits. Some have significant effects in various populations, highlighting their key role in establishing the performance level of hens. Several candidate genes have been revealed by these studies, such as the *RARRE1* gene that affects many traits. However, the functional validation of the effects of these genes remains to be done to demonstrate their causality. In the future, the huge dataset of genotypic and phenotypic data, due to the genomic selection implementation, will allow narrowing down the location of the causal polymorphisms and, probably, to detect new regions.

ROMÉ H., LE ROY P., 2016. Régions chromosomiques influençant les caractères de production et de qualité des œufs de poule. *INRA Prod. Anim.*, 29, 117-128.