



HAL
open science

Génétique de la tolérance à la chaleur chez le porc : Caractérisation de la variabilité génétique en milieu tropical

Roseline Rose

► **To cite this version:**

Roseline Rose. Génétique de la tolérance à la chaleur chez le porc : Caractérisation de la variabilité génétique en milieu tropical. Autre [q-bio.OT]. Université des Antilles - Site de Guadeloupe, 2017. Français. NNT: . tel-02787255

HAL Id: tel-02787255

<https://hal.inrae.fr/tel-02787255v1>

Submitted on 5 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



INRA
SCIENCE & IMPACT



UNIVERSITÉ DES ANTILLES
Faculté des Sciences Exactes et Naturelles

École doctorale pluridisciplinaire

Thèse

en vue de l'obtention du grade de docteur en **Sciences Agronomiques**

Présentée par

Roseline ROSÉ épouse ELMACIN

**GÉNÉTIQUE DE LA TOLÉRANCE A LA CHALEUR CHEZ
LE PORC: *Caractérisation de la variabilité génétique en milieu
tropical***

Thèse dirigée par : Jean-Luc GOURDINE et Hélène GILBERT

A soutenir publiquement **le 06 Octobre 2017** devant le jury composé de :

Dr. Jean-Pierre BIDANEL

Directeur de Recherche, Chef de Département Adjoint du Département de Génétique Animale
INRA-UMR 1313 Génétique Animale et Biologie Intégrative *Rapporteur*

Pr. Étienne VERRIER

Professeur des Universités - AgroParisTech Institut des Sciences et industries du vivant et de
l'environnement *Rapporteur*

Dr. MCF Marie-Noëlle SYLVESTRE

UMR-CNRS-MNHN-UPMC 7138 Systématique-Adaptation-Evolution Equipe « Biologie de
la Mangrove » - Université des Antilles *Examinatrice*

Dr. MCF-HDR Sylvie GUSTAVE-DIT-DUFLO

UMR-CNRS-MNHN-UPMC 7138 Systématique-Adaptation-Evolution – Equipe « Biologie
de la Mangrove » - Université des Antilles *Examinatrice*

Dr. Caroline ASSOUMAYA épouse CALABRE

Professionnelle dans la filière porcine de Guadeloupe *Examinatrice*

Dr. Xavier XANDE

Professionnel dans la filière porcine de Guadeloupe – ex directeur de l'Institut Karibéen et
Amazonien de l'élevage IKARE *Examinateur*



INRA
SCIENCE & IMPACT



UNIVERSITÉ DES ANTILLES
Faculté des Sciences Exactes et Naturelles
École doctorale pluridisciplinaire

Thèse

en vue de l'obtention du grade de docteur en **Sciences Agronomiques**

Présentée par

Roseline ROSÉ épouse ELMACIN

**GÉNÉTIQUE DE LA TOLÉRANCE A LA CHALEUR CHEZ
LE PORC: *Caractérisation de la variabilité génétique en milieu
tropical***

Thèse dirigée par : Jean-Luc GOURDINE et Hélène GILBERT

A soutenir publiquement le **06 Octobre 2017** devant le jury composé de :

Dr. Jean-Pierre BIDANEL

Directeur de Recherche, Chef de Département Adjoint du Département de Génétique Animale
INRA-UMR 1313 Génétique Animale et Biologie Intégrative *Rapporteur*

Pr. Étienne VERRIER

Professeur des Universités - AgroParisTech Institut des Sciences et industries du vivant et de
l'environnement *Rapporteur*

Dr. MCF Marie-Noëlle SYLVESTRE

UMR-CNRS-MNHN-UPMC 7138 Systématique-Adaptation-Evolution Equipe « Biologie de
la Mangrove » - Université des Antilles *Examinatrice*

Dr. MCF-HDR Sylvie GUSTAVE-DIT-DUFLO

UMR-CNRS-MNHN-UPMC 7138 Systématique-Adaptation-Evolution – Equipe « Biologie
de la Mangrove » - Université des Antilles *Examinatrice*

Dr. Caroline ASSOUMAYA épouse CALABRE

Professionnelle dans la filière porcine de Guadeloupe *Examinatrice*

Dr. Xavier XANDE

Professionnel dans la filière porcine de Guadeloupe- ex directeur de l'Institut Karibéen et
Amazonien de l'élevage IKARE *Examinateur*

à l'Éternel, mon Dieu

Contenu

REMERCIEMENTS	5
LISTE DES PUBLICATIONS	6
LISTE DES TABLEAUX	7
LISTE DES FIGURES	8
ABRÉVIATIONS	10
GLOSSAIRE.....	12
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	13
ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE	15
1. STRESS THERMIQUE ET ADAPTATION.....	15
2. LA THERMORÉGULATION CHEZ LE PORC EN CROISSANCE	18
2.1. La thermorégulation: un équilibre entre thermogenèse et thermolyse	18
2.2. La thermogenèse.....	21
2.3. La thermolyse	22
3. LES CONSÉQUENCES DU STRESS THERMIQUE SUR LE PORC EN CROISSANCE	25
3.1. Les effets du stress thermique sur les performances zootechniques.....	25
3.2. Les effets du stress thermique au niveau physiologique.....	33
3.3. L'effet du stress thermique au niveau métabolique	37
3.5. Les effets du stress thermique au niveau moléculaire	40
4. LES SOLUTIONS POUR LUTTER CONTRE LE STRESS THERMIQUE.....	42
4.1 Modifier l'environnement de l'animal.....	42
4.2. Les solutions génétiques	46
LES OBJECTIFS DE LA THESE	54
MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	55
1. LE CONTROLE DE L'ENVIRONNEMENT	55
1.1. L'ambiance climatique.....	55
1.2. L'alimentation	55
2. LES ANIMAUX.....	56
3. LES PHÉNOTYPES.....	57
3.1. Les phénotypes des caractères de production.....	58
3.2. Les phénotypes des caractères de thermorégulation.....	59

4. LE GÉNOTYPAGE.....	59
5. LES ANALYSES STATISTIQUES.....	61
5.1. La connaissance des données	61
5.2. Les analyses multifactorielles.....	62
5.3. Les analyses inférentielles.....	62
LES PRINCIPAUX RÉSULTATS DE LA THESE	67
1. INTERACTIONS G x E SUR LES PHÉNOTYPES ÉTUDIÉS (PUBLICATION I) ..	67
1.1. Introduction à la publication I	67
1.2. Publication I	68
1.3. Conclusion de la publication I.....	107
2. ESTIMATIONS DE LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE (PUBLICATION II).....	108
2.1. Introduction à la publication II.....	108
2.2. Publication II	109
2.3. Conclusion de la publication II.....	130
3. INTERACTION G x E SUR LES QTL DÉTECTÉS (PUBLICATION III).....	131
3.1. Introduction à la publication III.....	131
3.2. Publication III.....	132
3.3. Conclusion de la publication III	190
DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	191
1. Bilan des résultats obtenus : mise en évidence des interactions G × E :	191
2. Effet du stress thermique chronique sur les performances du porc en croissance :	192
2.1. Des conditions de milieux contrastées	192
2.2. Des performances zootechniques altérées par le stress thermique	193
2.3. Des réponses thermorégulatrices accentuées par le stress thermique.....	194
3. Le meilleur en tempéré n'est pas forcément le meilleur en tropical : des interactions G	
× E sur les performances du porc en croissance.....	195
3.1. Les caractères de production	196
3.2. Les caractères de thermorégulation	203
3.3. Les relations entre caractères de production et de thermorégulation.....	207
4. Poursuite des analyses et perspectives	208
4.1. Critiques des moyens et méthodes utilisées	208
4.2. Vers une approche combinant génomique structurale et fonctionnelle afin de	
proposer des biomarqueurs pour l'évaluation et la sélection de porcs thermotolérants .	213
CONCLUSION	216

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	218
AUTRES PUBLICATIONS (POSTERS, CONGRES, SÉMINAIRES...)	238
LISTES DES FORMATIONS	274
RÉSUMÉ DE LA THESE	275

REMERCIEMENTS

Je voudrais remercier premièrement le docteur Jean-Pierre Bidanel et le professeur Étienne Verrier d'avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse, ainsi qu'aux docteurs Laetitia Limea et Sylvie Gustave-Dit-Duflo d'avoir accepté d'être les membres du jury de cette thèse.

Je voudrais remercier tout particulièrement le docteur Jean-Luc Gourdine de m'avoir supportée tout au long de cette thèse. Vous êtes un encadrant dynamique, exigeant tout en étant compréhensif et ferme quand cela est nécessaire. J'aimerais remercier le docteur Hélène Gilbert d'avoir accepté d'être la co-directrice de cette thèse.

Je voudrais remercier tous les membres de l'Unité de Recherches Zootechniques de la Guadeloupe pour leur accueil, leur disponibilité, leur gentillesse et la bonne ambiance de travail.

Je remercie les docteurs Nathalie Mandonnet, Hélène Gilbert, Maurice Mahieu et Thomas Loyau pour la relecture de ce manuscrit.

Je remercie les membres du comité de pilotage de ma thèse.

Je remercie les institutions qui ont financé cette thèse : le Conseil Régional et le FSE (Fonds Social Européen), le Département de Génétique Animale de l'Inra pour la bourse doctorale, l'Unité de Recherches zootechniques Inra Antilles-Guyane pour les fournitures et pour le financement de mes déplacements et formations et le Conseil Général pour l'aide à l'édition de cette thèse.

Je remercie Maryse Mélanie Flainvil-Maricel sans qui je n'aurais pas pu m'inscrire à l'Université des Antilles.

Je remercie chaleureusement et profondément les membres de l'équipe porc de la Plateforme Technique d'Expérimentation Animal (PTEA) en Guadeloupe et de l'Unité Expérimentale Genesi en Nouvelle-Aquitaine pour le phénotypage des animaux et les mesures de l'ambiance climatique qu'ils ont effectuées durant 4 ans. Merci pour votre sérieux et votre professionnalisme. Je veux remercier les laborantins de l'Inra de Rennes pour les analyses chimiques de l'aliment. Sans vous tous je n'aurais pas eu de mesures à analyser, merci.

Je veux remercier les membres de l'équipe MODGEN et GenEpi de l'Inra de Toulouse en particulier Hélène Gilbert, Juliette Riquet, Yann Labrune (dit yeux de lynx) et Marjorie Chassier pour leur disponibilité et leur accueil durant ma formation sur la détection de QTL.

Je remercie les stagiaires qui pendant leur stage à l'URZ m'ont marqué par leur originalité, leur fantaisie, leur sérieux et leur travail. Merci Alexandre, Amandine, Anaïs, Anthony, Apolline, Audrey, Audrina, Aurore, Barbara, Célia, Charlotte, Chloé, Fabienne, Gabrièle, Justine, Laura, Loïc, Maëline, Manuela, Mathilde, Morgane, Pricillia, Steve, Yannice, Yoann.

Je remercie les doctorants Murielle, Steve et Willy et la post-doc Zsuzsa.

J'aimerais remercier mon mari pour sa patience, sa compréhension, merci ti-doudou.

Je remercie mes parents, mes frères, mes neveux, ma belle-famille et mes ami(e)s.

Je remercie tous ceux et celles que j'ai oubliés de citer par inadvertance. Merci de m'avoir soutenue, merci pour vos encouragements, merci à ceux qui ont priés pour moi.

Je ne pourrais pas finir sans remercier celui qui a permis que tout cela soit possible. Je remercie l'Éternel des armes qui fait et donne au-delà de ce que nous pensons, espérons et imaginons.

LISTE DES PUBLICATIONS

Ce travail a été réalisé à l'Unité de Recherches Zootechniques (URZ, INRA, Petit-Bourg Guadeloupe) dont les ambitions sont de mener des recherches finalisées pour le développement des élevages tropicaux productifs, respectueux de l'environnement et pourvoyeur d'emplois. Mon travail s'inscrit principalement dans la tâche « valorisation de l'adaptation et de la résilience des animaux et des systèmes d'élevage » du projet de recherche de l'URZ. Les différents travaux de recherches menés au cours de cette thèse font l'objet des publications suivantes :

- I. **Rosé, R.**, Gilbert, H., Loyau, T., Giorgi, M., Billon, Y., Riquet, J., Renaudeau, D. Gourdine, J-L. Interactions between sire family and production environment (temperate vs. tropical) on performance and thermoregulation responses in growing pigs (Soumis à Journal of Animal Science, en révision)
- II. Loyau, T., **R. Rosé**, H. Gilbert, D. Renaudeau, J. Riquet, J-L. Gourdine. Genetics of heat adaptation in pigs: genetic parameters for GxE in temperate and tropical environments (à soumettre à Animal)
- III. **Rosé, R.**, Gourdine, J-L., Riquet, J., Renaudeau, D., Labrune Y., Gilbert, H. Analyses comparatives de QTL qui influencent les caractères de production et les caractères de thermorégulation chez le porc en croissance élevé en climat tropical humide et en climat tempéré (en cours de rédaction)

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Héritabilité de la température rectale chez différentes espèces d'élevage.	51
Tableau 2. Listes des principaux caractères étudiés dans la thèse pour lesquels des interactions $G \times E$ significatives ont été mises en évidence.	196
Tableau 3. Caractéristiques et limites des études de liaison et étude d'association.	212

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Modèle systémique de l'adaptation chez l'animal suite à un stress environnemental.	16
Figure 2. Mécanismes physiologiques impliqués dans la régulation de la température interne.	19
Figure 3. Influence de la température ambiante sur la température rectale, la production de chaleur et les pertes de chaleur par voie latente ou sensible des porcs en croissance.	20
Figure 4. Représentation de la thermorégulation par un équilibre entre le gain de chaleur et la production de chaleur (thermogenèse), et les pertes de chaleur (thermolyse) chez le porc.	20
Figure 5. Évolution de la quantité de vapeur d'eau expirée par le porc en croissance en fonction du poids vif (PV) et de la température ambiante.	24
Figure 6. Effet de la température ambiante sur la consommation moyenne journalière d'aliment (ADFI) du porc en croissance.	27
Figure 7. Effet de la température ambiante sur l'énergie métabolisable ingérée du porc en croissance en fonction du poids vif.	27
Figure 8. Effet du poids vif (BW) sur la température critique supérieure estimée à partir du gain moyen quotidien (ADG) et de la consommation moyenne journalière d'aliment (ADFI)	28
Figure 9. Schéma illustrant la sélection génétique pour l'adaptation à la chaleur.	46
Figure 10. Évolution du nombre d'articles et de revues traitant de la génétique de la tolérance à la chaleur chez les animaux entre les années 2000 et 2017.	47
Figure 11. Répartition géographique des lieux d'expérimentation sur la génétique de la tolérance au chaud et les espèces étudiées entre les années 2000 et 2017.	48
Figure 12. Évolution du nombre d'articles scientifiques publiés entre 2000 et 2017 et faisant état d'une expérimentation sur la caractérisation de la variabilité génétique de la tolérance à la chaleur chez les animaux en fonction du type d'outils utilisées entre la génétique « classique » (estimation de l'héritabilité, ...) et la génomique (détection de QTL, ...).	49
Figure 13. Représentation schématique du dispositif expérimental.	56
Figure 14. Schéma synthétique représentant les mesures et les prélèvements réalisés sur les animaux backcross de la naissance à 25 semaines d'âge (25 sem).	58
Figure 15. Localisation sur les autosomes des QTL associés aux caractères de production en fonction des sites de production des porcs backcross.	200
Figure 16. Manhattan plots des analyses de liaison (LA) effectuées sur l'épaisseur de lard dorsal mesurée en semaine 23 sur les porcs backcross élevés en milieu tropical et en milieu tempéré.	201
Figure 17. Schémas illustrant trois dispositifs de sélection pyramidale possible en fonction du niveau d'interactions $G \times E$.	202
Figure 18. Manhattan plots des analyses d'association (GWAS) et de liaison (LA) effectuées sur la température rectale moyenne mesurées aux semaines 19, 21 et 23 chez les porcs backcross élevés en milieu tempéré.	205
Figure 19. Distribution théorique d'un phénotype lors d'un croisement entre deux races A et B, en backcross (F1 x A) ou en intercross (F2).	209
Figure 20. Distribution de la vitesse de croissance des porcs Créole, Large White, F1 et Backcross.	210

Figure 21. Image thermique de deux porcs en croissance en stress thermique (32 °C) ou à la thermoneutralité (23 °C). 211

ABRÉVIATIONS

A: Adénine

ACTH : Adrénocorticotropine

ADFI : Average daily feed intake

ADG: Average daily gain

ADH : Antidiurétique

ADN : Acide désoxyribonucléique

ANOVA : Analyse de la variance

ATP : Adénosine Triphosphate

BLUP : Best Linear Unbiased Prediction

C : Cytosine

CMJR : Consommation moyenne journalière résiduelle

CRH : Corticolibérine

DAC : Distributeur automatique d'aliment concentré

DL : Déséquilibre de liaison

G: Guanine

GH : Hormone de croissance

GLM : Modèle linéaire généralisé

GMQ : Gain moyen quotidien

GWAS : Genome wide association study

HSP : Heat Shock Protein

IA : Insémination artificielle

IBD : Identity by descent

IC : Indice de consommation

INRA : Institut national de la recherche agronomique

LA : Linkage Analysis

LD : Linkage Disequilibrium

LDLA: Linkage Disequilibrium - Linkage Analysis

LPL : Lipoprotéine lipase

MAF : Minor allele frequency

QTL : Quantitative Trait Locus

SNP : Single Nucleotide Polymorphism

GLOSSAIRE

ADN : Acide désoxyribonucléique ; polynucléotide du noyau cellulaire portant l'information génétique.

Allèle : Différentes formes d'un même gène dérivant les unes des autres par mutation et dont l'expression peut éventuellement conduire à des phénotypes différents.

DL : Déséquilibre de liaison, association non aléatoire d'allèles à des loci différents.

QTL : Locus à effets quantitatifs ; emplacement physique sur un chromosome où est situé un polymorphisme influençant un caractère quantitatif. Le QTL peut se situer dans un ou plusieurs gènes. Les allèles ou les haplotypes occupant les QTL n'étant pas encore identifiés, on est contraint de les repérer indirectement grâce à des marqueurs en déséquilibre de liaison.

SNP : Les SNP (Single Nucleotid Polymorphism) correspondent à des polymorphismes de l'ADN qui impliquent le changement d'une seule base (A, G, T, C) en un locus donné. Uniformément répartis, les SNP apparaissent en moyenne toutes les 100 à 1000 bases. Les SNP constituent donc une source d'information riche et abondante.

Valeur génétique : La somme des effets additifs des gènes d'un animal pour un caractère quantitatif ; cette valeur est transmise en moyenne pour moitié d'un reproducteur à ses descendants.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) prévoit une augmentation de la température moyenne globale de la surface de la Terre. Il estime une augmentation comprise entre + 1,8 et + 4,0 °C d'ici l'an 2100. Dans les pays tempérés, l'élévation de la température globale s'accompagnerait d'une augmentation du nombre de jours de pics de chaleur, qui passerait de 40 à 150 jours par année d'ici l'an 2100 (GIEC, 2014).

Dans le même temps, l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) prévoit un accroissement de la production porcine mondiale dans les pays tropicaux et subtropicaux qui sont pour la plus part en voie de développement économique et en plein boom démographique (DELGADO *et al.* 1999). Or, dans ces pays tropicaux et subtropicaux, l'élevage porcin est principalement réalisé en bâtiment semi-ouvert où les porcs sont exposés toute l'année aux fluctuations climatiques liées au changement de saisons (DELATE 1994; VAN'T KLOOSTER et WINGELAAR 2011). En Guadeloupe par exemple, sur la plateforme tropicale d'expérimentation sur l'animale du centre INRA Antilles-Guyane (PTEA), les températures ambiantes annuelles enregistrées dans le bâtiment d'élevage varient en moyenne entre un minimum de 22,9 °C et un maximum de 28,5 °C avec des pics pouvant atteindre 33,5 °C et des humidités relatives annuelles entre 70 et 100 % (GOURDINE 2006). La température ambiante et l'humidité relative sont les contraintes climatiques les plus importantes en production porcine. En effet, ces deux paramètres peuvent induire un stress thermique au chaud qui conduirait à des troubles comportementaux, des problèmes physiologiques à tous les stades physiologiques (DANTZER et MORMEDE (1979)). La conséquence directe du stress thermique induit par la chaleur chez le porc en croissance et chez la truie allaitante est une diminution voire un arrêt de la consommation d'aliment (GOURDINE *et al.* 2005; MYER et BUCKLIN 2012 et HUYNH *et al.* 2005b). La réduction de la prise alimentaire impacte les performances de production et de reproduction, et par conséquent entraîne des pertes économiques pour l'éleveur. Aux États-Unis, les pertes économiques dues à la chaleur ont été estimées à plus de 300 millions de dollars par an (ST-PIERRE *et al.* 2003).

Or, depuis plusieurs décennies, la sélection du porc menée par les firmes de sélection a conduit à l'obtention d'animaux à fort potentiel de production et de reproduction. Mais, l'amélioration génétique des porcs a été réalisée en environnement optimal (thermoneutralité, absence de pathogènes, alimentation riche en nutriments) et elle a entraîné une diminution de leurs capacités adaptatives aux stress environnementaux (RAUW *et al.* 1998), et notamment aux

facteurs climatiques (BROWN-BRANDL *et al.* 2001; RENAUDEAU *et al.* 2004b). Dans le contexte actuel du changement climatique, il est nécessaire de trouver des solutions pour atténuer les effets de la chaleur. Des stratégies nutritionnelles (ex. aliment à faible extra-chaleur) et/ou des solutions techniques (ex. bâtiment climatisé, brumisation,...) existent mais une alternative durable serait de proposer des animaux mieux adaptés au chaud (HOFFMANN 2010). Des types génétiques tolérants à la chaleur ont été observés dans plusieurs espèces, par exemple chez les bovins (OLSON *et al.* 2003), chez les petits ruminants (MENENDEZ-BUXADERA *et al.* 2012) ou chez la volaille (MIGNON-GRASTEAU *et al.* 2015). De plus, les études génomiques ont permis de détecter des gènes d'intérêt pour la tolérance à la chaleur chez le bovin (DIKMEN *et al.* 2013; HUSON *et al.* 2014) et chez la poule (GOOR *et al.* 2015). Chez le porc, des travaux ont montré que le porc Créole (race locale tropicale) a une meilleure tolérance à la chaleur que le porc Large White (BAMBOU *et al.* 2011; RENAUDEAU *et al.* 2005a; WALTZ *et al.* 2013), suggérant que chez le porc aussi certains génotypes possèdent des propriétés génétiques (versions alléliques) leur permettant de mieux tolérer la chaleur. A notre connaissance, peu de travaux ont caractérisé la variation génétique de l'adaptation à la chaleur chez le porc en croissance. Dans ce travail de thèse, nous émettons l'hypothèse qu'il existe une part génétique dans la variabilité phénotypique de la tolérance au chaud et que le porc Créole par rapport à une race européenne améliorée possède des variants de gènes intéressants dans le cadre de l'amélioration du porc à la tolérance au chaud. Mais, quel est le déterminisme génétique de la tolérance à la chaleur chez le porc en croissance?

Dans le cadre de cette thèse, nous avons utilisé un dispositif expérimental, réalisé en milieu tropical (INRA-PTEA en Guadeloupe) et en milieu tempéré (INRA-GeneSi au Magneraud), basé sur le rétrocroisement entre les deux types génétiques Créole et Large White afin de pouvoir détecter des régions chromosomiques liées à la thermotolérance chez le porc. Ces races présentent des phénotypes de production et des réponses de thermorégulation « contrastés » face à un challenge thermique.

L'objectif de cette thèse est de caractériser la variabilité génétique de la tolérance à la chaleur chez le porc en croissance. Pour ce faire, dans un premier temps nous avons caractérisé l'effet des deux environnements tempéré et tropical sur les performances de production de thermorégulation des porcs backcross. Dans un second temps, nous avons caractérisé la variabilité génétique des différents caractères étudiés, par l'estimation des héritabilités et des corrélations génétiques. Enfin, nous avons cherché à détecter des régions chromosomiques associées à la tolérance à la chaleur dans cette population backcross.

ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE

Dans cette partie, après une succincte présentation de la notion de stress thermique et d'adaptation, nous décrirons les mécanismes de la thermorégulation chez le porc. Puis, nous détaillerons les effets de la chaleur sur les performances zootechniques, au niveau physiologique en faisant un focus sur le métabolisme et le niveau moléculaire. Pour finir, nous décrirons les solutions proposées dans la bibliographie pour atténuer les effets défavorables de la chaleur sur ces performances, notamment les solutions génétiques.

1. STRESS THERMIQUE ET ADAPTATION

Le stress est une réponse biologique à un stimulus qui est perçu comme une menace pour l'intégrité (l'homéostasie) de l'animal. Cette réponse dépend de la nature, de l'intensité et de la durée du stimulus. D'un animal à l'autre, la réponse est variable car elle est aussi liée à la prédisposition génétique et à l'état général de l'animal, c'est-à-dire sa condition métabolique, son état de santé, son stade physiologique et sa maturité sexuelle (EINARSSON *et al.* 2008). Le stimulus peut être un facteur environnemental. Dans le cas du stress thermique, le stimulus est provoqué par de fortes fluctuations de la température ambiante. Des thermorécepteurs situés au niveau de la peau détectent le signal. L'information est acheminée au centre récepteur, situé au niveau du cerveau dans l'aire pré-optique de l'hypothalamus. Si la température ambiante est trop faible (hypothermie) ou trop élevée (hyperthermie) par rapport au seuil de sensibilité de l'animal, alors le signal est considéré comme un agent stressant.

Il existe 2 types de stress thermiques : le stress thermique dû au froid et le stress thermique dû au chaud. Par abus de langage, nous utiliserons par la suite le terme « stress thermique » pour désigner un stress thermique dû au chaud. Dans le cas de ce stress activé par la chaleur, on distingue le stress aigu et le stress chronique. Le **stress thermique** aigu est une élévation soudaine et brève de la température ambiante comme les pics de chaleur, les vagues de chaleur ou encore les canicules qui sévissent entre quelques heures à quelques jours en zone tempérée (QUINIOU *et al.* 2004). Le **stress thermique** chronique est une exposition constante à de fortes chaleurs, c'est le cas dans les pays chauds. Quel que soit le type de stress thermique c'est l'axe hypothalamo-hypophysaire qui régule la réponse par l'activation du système neuro-endocrinien et du système nerveux autonome (HAFEZ 1968). L'axe hypothalamo-hypophysaire régule plusieurs glandes (sudoripares, surrénales, thyroïdiennes,...), organes (viscères, muscle, os,...) et vaisseaux sanguins grâce à la libération d'hormones. L'animal va ainsi modifier son métabolisme, son comportement voire à long terme sa morphologie pour répondre à cette menace, on parlera alors d'adaptation.

L'adaptation est la capacité pour un animal à faire face aux perturbations et contraintes environnementales en mobilisant ses grandes fonctions physiologiques (végétatives) et comportementales. Le but de l'adaptation étant de maintenir le bien-être, de garantir l'homéostasie, c'est-à-dire le maintien à niveau constant de certaines caractéristiques physiologiques et moléculaires (température, équilibre homéostatique, concentration en sels minéraux, etc.) favorisant la survie et l'homéorhèse, la survie de la descendance (MANDONNET *et al.* 2011). Divers concepts sont proposés pour modéliser la réponse au stress. Par exemple, Martin (2009) (*figure 1*) décrit un modèle dynamique où l'animal à l'état d'homéostasie est représenté comme suivant une trajectoire circulaire dictée par son génotype. L'équilibre de ces paramètres physiologiques est assuré (MARTIN 2009; SAUVANT et MARTIN 2010). La survenue de perturbations dues aux contraintes environnementales fait dévier l'animal de sa trajectoire et l'équilibre de ces paramètres physiologiques n'est plus assuré. La réponse adaptative qui tend à ramener l'animal sur sa trajectoire est soumise à deux forces qui sont l'homéostasie et l'homéorhèse.

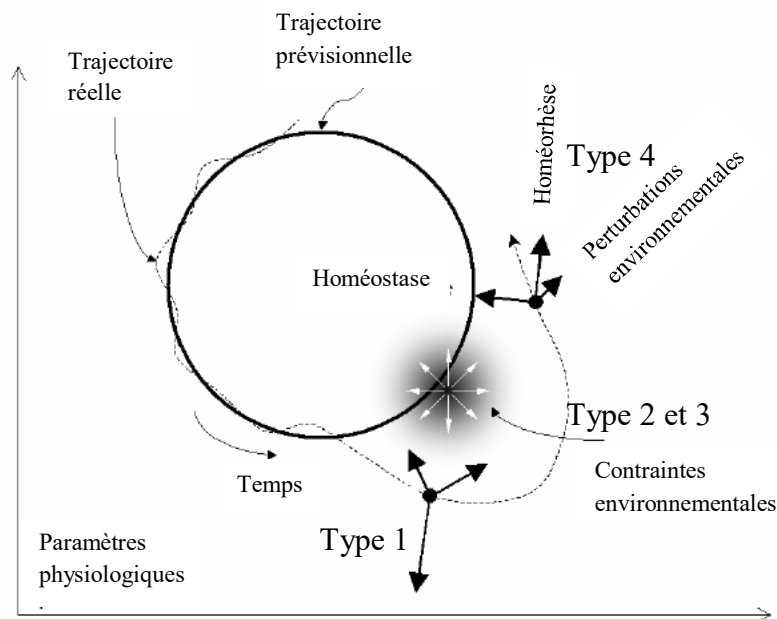


Figure 1. Modèle systémique de l'adaptation chez l'animal suite à un stress environnemental. (adaptée de SAUVANT ET MARTIN (2010)). Quatre types de réponses adaptatives sont possibles : type 1 = l'animal ne régule pas ses différents mécanismes physiologiques ; types 2 et 3 = les animaux adaptent transitoirement leur comportement et ajustent leur métabolisme pour revenir à l'état d'équilibre (résilience) ; type 4 = l'animal s'adapte aux contraintes de son environnement en modifiant sa trajectoire dans le but de survivre et de pérenniser son espèce (robustesse).

Dans ce système, quatre types de réponses adaptatives sont possibles. Dans le Type 1, l'animal ne régule pas ses différents mécanismes physiologiques en réponse aux contraintes extérieures. Si les contraintes persistent ou s'intensifient, l'animal peut atteindre les limites de ses capacités, son intégrité n'est plus assurée, ce qui peut entraîner la morbidité voire la

mortalité. Ce cas a été observé par CHRISTISON et HEIDENREICH (1968) pour un porc de type génétique Landrace de 27 kg placé à 38 °C et 25 % d'humidité relative. L'animal meurt en un peu plus de 5 heures et présente une température rectale de 44,4 °C. Dans les Types 2 et 3, les animaux adaptent transitoirement leur comportement et ajustent leur métabolisme pour revenir à l'état d'équilibre (résilience). Dans le Type 4, l'animal s'adapte aux contraintes de son environnement en modifiant sa trajectoire dans le but de survivre et de pérenniser son espèce malgré les contraintes environnementales. On parlera d'animaux robustes quand l'animal s'adapte et maintient un niveau de productivité constant quel que soit les conditions environnementales (KNAP 2005). La réponse au stress thermique est basée principalement sur une fonction physiologique innée chez les animaux, la thermorégulation.

Dans cette partie, nous retiendrons que face à un stress thermique, il existe différents types d'adaptation de l'animal dans le but de survivre (homéostasie) et d'assurer la survie de sa descendance (homéorhèse). Dans le cadre de cette thèse, le porc en croissance a été l'objet d'étude. L'adaptation au regard des enjeux de l'élevage consistera à avoir des animaux capables de maintenir leur niveau de production malgré la contrainte thermique (robustesse).

2. LA THERMORÉGULATION CHEZ LE PORC EN CROISSANCE

2.1. La thermorégulation: un équilibre entre thermogenèse et thermolyse

La thermorégulation est une fonction de l'homéostasie qui conduit au maintien ou au rétablissement des constantes physiologiques suite à des variations du milieu extérieur (LARROUY *et al.* 1995). Elle est régulée par l'axe hypothalamo-hypophysaire (*figure 2*). Le porc est un animal endotherme, car il est capable, malgré les variations des températures ambiantes, de stabiliser sa température interne dans une zone étroite dite d'homéothermie. Pour lutter contre l'hypothermie, l'animal va augmenter ses productions de chaleur (thermogenèse) en augmentant par exemple sa consommation d'aliment ou encore par l'excitation de ces cellules musculaires (thermogenèse de frisson). Pour lutter contre l'hyperthermie le porc va augmenter sa perte de chaleur (thermolyse) et/ou réduire sa production de chaleur. De façon schématique, la *figure 3* représente la mise en place de la thermorégulation du porc en fonction de la température ambiante. Quatre zones sont définies dans ce schéma : la zone de survie, la zone d'homéothermie, la zone de neutralité thermique et la zone de confort thermique (BIANCA 1968; MOUNT *et al.* 1979). La zone de survie de l'animal est bornée par les températures ambiantes extrêmes froides ou chaudes qui permettent un maintien des fonctions vitales de l'animal. Dans cette zone, l'animal peut assurer sa survie. La zone d'homéothermie est la zone dans laquelle la température interne est stable. Elle est délimitée par la température ambiante à partir de laquelle la température interne se stabilise après l'hypothermie et la température critique supérieure (TCs), la température ambiante à partir de laquelle la température interne augmente. A l'intérieur de la zone d'homéothermie se trouve la zone de neutralité thermique. Elle est délimitée par la température critique inférieure (TCi) et la TCs. Dans cette zone, la dépense énergétique du porc est minimale, constante, et indépendante de la température ambiante. La TCi est la température ambiante au-dessous de laquelle l'animal doit augmenter sa production de chaleur métabolique à cause de la réduction de sa capacité d'isolation corporelle (YOUNG 1981). La valeur de la TCi varie en fonction du stade physiologique et de la conduite de l'élevage, notamment le mode de logement et le niveau d'alimentation (RENAUDEAU *et al.* 2004b). La TCs est la température ambiante au-dessus de laquelle l'animal ne peut plus maintenir son homéostasie.

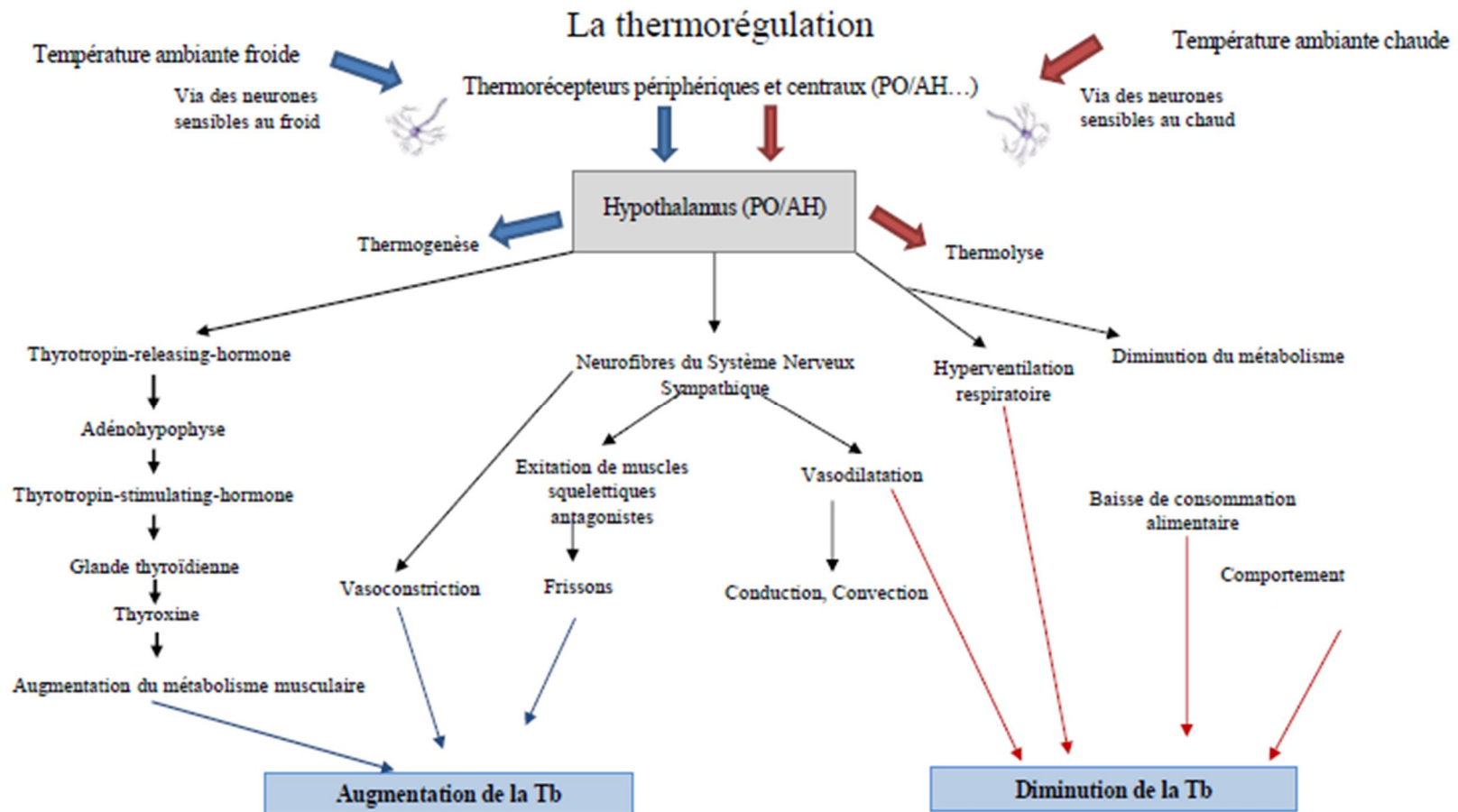


Figure 2. Mécanismes physiologiques impliqués dans la régulation de la température interne.

Lors d'une exposition à la chaleur, la première réponse va être d'ordre comportemental (allongement au sol, s'écarter des congénères, ...). Puis la réception de stimuli via l'environnement au niveau des thermorécepteurs périphérique et centraux va entraîner l'hyperventilation respiratoire, la vasodilatation des vaisseaux sanguins, puis une diminution du métabolisme basal (d'après Loyau, 2014).

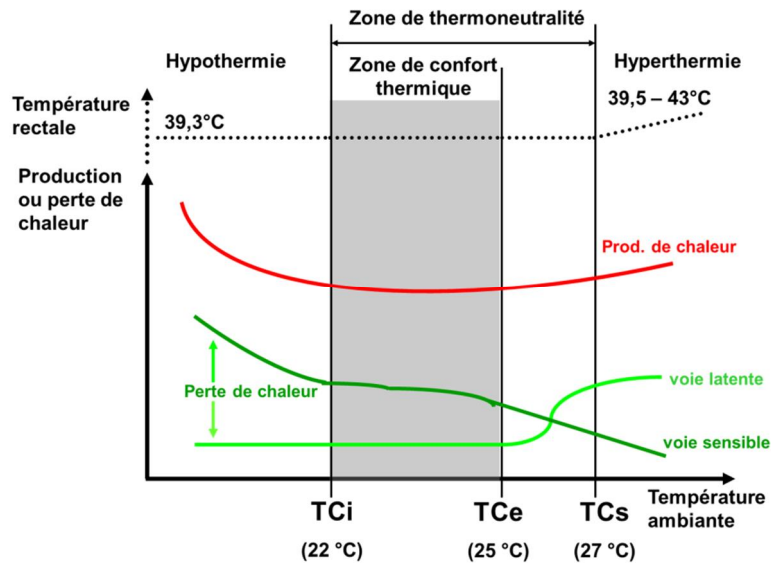


Figure 3. Influence de la température ambiante sur la température rectale, la production de chaleur et les pertes de chaleur par voie latente ou sensible des porcs en croissance. (adapté de Bianca, 1968 et Mount *et al.*, 1979)

TCi, Tce et Tcs sont respectivement les températures critiques inférieure, d'évaporation et supérieure. Les valeurs de température sont à titre indicatif et issues d'expérimentation. Ces valeurs peuvent changer en fonction de nombreux facteurs (alimentation, humidité relative, type génétique, ...)

La Tce est la température ambiante à partir de laquelle les mécanismes de pertes de chaleur par voie sensible ne sont plus efficaces. L'animal augmente ses pertes de chaleur par évaporation et diminue sa production de chaleur métabolique. Dans la zone de confort thermique, l'animal actionne des mécanismes métaboliques moins coûteux en énergie telle la vasoconstriction ou la vasodilatation des vaisseaux sanguins périphériques (QUINIOU *et al.* 2000c). La thermorégulation est donc une régulation constante de l'équilibre entre la thermogénèse et la thermolyse (*figure 4*).

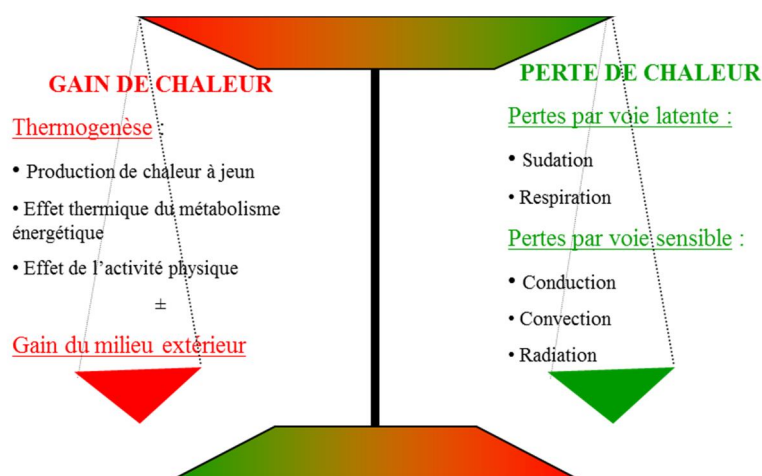


Figure 4. Représentation de la thermorégulation par un équilibre entre le gain de chaleur et la production de chaleur (thermogénèse), et les pertes de chaleur (thermolysse) chez le porc. (d'après HOLMES *et al.* (1977))

2.2. La thermogénèse

La production de chaleur totale est un sous-produit du métabolisme qui se décompose en trois parties : le métabolisme basal (l'entretien ou la production de chaleur à jeun), l'activité physique et l'extra-chaleur (ou thermogénèse alimentaire) (NOBLET *et al.* 1990; VAN MILGEN *et al.* 1997a; VAN MILGEN et NOBLET 2003). La production de chaleur liée au métabolisme basal est due aux réactions chimiques des processus vitaux de l'organisme. La production de chaleur liée à l'activité physique de l'animal est décrite comme l'énergie nécessaire pour la contraction des muscles. L'extra-chaleur correspond à la partie de l'énergie libérée lors de l'ingestion, la digestion des aliments (mastication, brassage, progression du bol alimentaire, fermentation dans le tractus gastro-intestinal...) et l'utilisation métabolique des nutriments absorbés pour le dépôt de tissus (SAUVANT 2004). Dans les études expérimentales, seule la production de chaleur totale peut être mesurée, soit à l'aide du poids à vide de l'animal lors de l'abattage (cette mesure va donner une indication sur l'utilisation de l'aliment via la composition de la carcasse), soit par estimation à partir d'une équation proposée par BROUWER (1964) qui nécessite la mesure des échanges gazeux de l'animal placé dans une chambre respiratoire (NOBLET *et al.* 1987a). Cette dernière méthode est la plus employée car la production de chaleur totale peut être mesurée à différents stades physiologiques sur le même animal (KIL *et al.* 2013; QUINIOU *et al.* 1995). La production de chaleur totale dépend du poids vif, du génotype et de la température ambiante. A 11 semaines d'âge, STOMBAUGH et ROLLER (1977) montrent qu'à 15 °C un porc doit produire 123 W/m² de peau pour maintenir son homéostasie contre 57 W/m² de peau à 30 °C. Toutefois, la sélection génétique visant à augmenter la taille de carcasse et le taux de viande maigre des animaux a conduit à une augmentation de la production de chaleur à cause de l'augmentation des besoins en énergie pour l'entretien et la production. En effet, il est observé que les nouvelles lignées génétiques (Large White x Landrace) issues de la sélection produisent plus de chaleur que les standards décrits par ASAE (1999) et ASHRAE (1998) à 18 °C (+ 16,9 %) à 24 °C (+ 20 %) (BROWN-BRANDL *et al.* 2001; VAN MILGEN *et al.* 1997b). La modélisation mathématique permet d'estimer la part des trois composantes de la production de chaleur.

La production de chaleur liée à l'activité physique dépend aussi du poids vif, du type génétique, de la conduite de l'élevage et du système d'élevage. BAUDET *et al.* (2015) montrent qu'en plein air sous un climat tropical à 30,4 ± 5,1 kg de poids vif initial, les porcs de type Large White passent presque 2 fois plus de temps (14 vs. 9 %) que les porcs locaux de type Créole en activité physique. Les porcs Créole pourraient donc avoir une adaptation comportementale en réaction à la chaleur, ce qui limiterait leur production de chaleur

contrairement aux porcs Large White qui pourraient avoir perdu cette adaptation par la sélection. La production d'extra-chaleur dépend du niveau d'ingestion et de la composition de l'aliment (HAFEZ 1968). La consommation d'un aliment riche en protéines ou en fibres entraîne une production de chaleur plus importante qu'un aliment riche en matières grasses ou en glucides (NOBLET *et al.* 1994), le dépôt corporel sous la forme de protéines produit près de deux fois plus de chaleur qu'un dépôt corporel sous la forme de lipides (NOBLET et BOURDON 1997).

Dans le stress thermique lié au froid, on observe l'activation de la thermogénèse. Cette production de chaleur qui se fait principalement au niveau musculaire est de deux types : la thermogénèse avec ou sans frisson. La thermogénèse avec frisson est l'excitation involontaire des muscles squelettiques. La thermogénèse sans frisson se déroule principalement au niveau des tissus adipeux bruns qui sont situés près des reins, du cœur, autour des gros vaisseaux sanguins en position sous cutanée (aisselle, nuque et omoplate). Ces tissus participent à l'augmentation de l'activité de la chaîne respiratoire, l'augmentation de la concentration intracellulaire en calcium et de la production des molécules Adénosine Triphosphate (ATP) qui fournit l'énergie nécessaire aux activités enzymatiques du métabolisme.

2.3. La thermolyse

La thermolyse regroupe l'ensemble des voies de transfert de chaleur entre l'animal et son environnement. La voie sensible (non évaporative) et la voie latente (évaporative) sont les deux principales voies de déperditions de la chaleur.

2.3.1. La voie sensible

Il s'agit de la capacité de l'animal à dissiper de la chaleur grâce à 3 principales modalités physiques : la radiation, la conduction et la convection. Ces voies font appel à la structure et à la surface de la peau ainsi qu'au comportement de l'animal (DAUNCEY et INGRAM 1986; RENAUDEAU *et al.* 2006c). Ces mécanismes sont peu coûteux en énergie.

La perte de chaleur par radiation est le transfert de la chaleur à l'air sous la forme d'ondes électromagnétiques (infrarouge).

La perte de chaleur par conduction est le transfert de la chaleur (énergie cinétique) d'un corps à un autre par contact direct. Le transfert s'effectue du corps le plus chaud vers le corps le moins chaud. En effet, BROWN-BRANDL *et al.* (2001) montrent sur des porcs en croissance (45 - 94 kg) de type (Large White x Landrace) qu'à 32°C, le temps passé en position couchée est plus long qu'à 18 °C (97 vs. 93 %). Par ailleurs, la position couchée se fait

majoritairement sur le flanc plutôt que sur le ventre (COURBOULAY *et al.* 2003; DUCREUX *et al.* 2002). Pour augmenter sa déperdition de chaleur les porcs élevés en groupe évitent le contact avec les autres congénères (INGRAM et MOUNT 1975). Ces deux modifications du comportement social, des animaux soumis à un **stress thermique**, sont importantes et sont à prendre en compte pour le bien-être et la productivité des animaux. En effet, en situation de stress, la densité d'animaux par loge a un effet sur leurs performances zootechniques. WHITE *et al.* (2008) montrent sur des porcs de 88 à 115 kg placés à 32 °C, qu'une surface de 0,93 m²/porc permet d'améliorer de + 6 % les poids vifs finaux, de + 170 g/j la vitesse de croissance et de + 300 g/j la consommation d'aliment comparé à une surface de 0,66 m²/porc.

La perte de chaleur par convection est un transfert de chaleur entre deux corps dont l'un des corps est un fluide en mouvement. Ce fluide peut être l'air, l'eau ou le sang. Le mouvement favorise le renouvellement des molécules qui se sont échauffées au contact de la peau. Dans le chapitre 4 nous verrons que la modification de la conduite de l'élevage est une des solutions techniques permettant de lutter contre le **stress thermique**.

2.3.2. La voie latente

Par la voie latente, le porc dissipe la chaleur via l'évaporation d'eau au niveau cutanée (transpiration) et respiratoire (perspiration). C'est la transformation de l'eau qui passe de l'état liquide à l'état de vapeur, qui conduit à la diminution de la température de la peau et à l'évacuation de la chaleur à raison de 2,5 kJ/g d'eau à 25 °C selon LARROUY *et al.* (1995). Le porc possède très peu de glandes sudoripares actives. La transpiration est donc peu efficace et fortement limitée. C'est donc principalement au niveau pulmonaire que l'évaporation d'eau a lieu (INGRAM 1965; INGRAM 1967; MOUNT 1962; RENAUDEAU *et al.* 2006b). Le rythme respiratoire est un paramètre qui peut être utilisé pour évaluer la capacité du porc à perdre de la chaleur par voie latente en cas d'augmentation de la température ambiante. INGRAM et LEGGE (1972) ont montré qu'il existe une corrélation positive entre la température rectale et la fréquence respiratoire. La capacité d'hyperventiler dépend aussi de l'apport hydrique. En effet, une quantité suffisante d'eau est nécessaire pour préserver le volume des fluides corporels, les fonctions cardio-vasculaires et l'homéostasie hydrominérale. MASSABIE (2001) montre que plus la température ambiante est élevée, plus les pertes en eau par évaporation au niveau des poumons sont importantes. Par ailleurs, il montre qu'il y a une interaction entre la température ambiante, le poids vif de l'animal et la quantité d'eau expirée par la respiration (*figure 5*). La polypnée (accélération du rythme respiratoire) dépend aussi des paramètres climatiques tels que l'humidité relative de l'air ambiant (LE DIVIDICH et RINALDO 1989a).

HUYNH *et al.* (2005b) montre que la TCe dépend de l'humidité relative, elle passe de 23,1 °C à 50 % à 21,3 °C à 80 % d'humidité relative. Paradoxalement, l'augmentation de la fréquence respiratoire se traduit par l'augmentation de l'activité des organes cardio-vasculaires et respiratoires ce qui entraîne une augmentation de la production de chaleur (QUINIOU *et al.* 2001 ; KANIS *et al.* 2004; RENAUDEAU *et al.* 2004b).

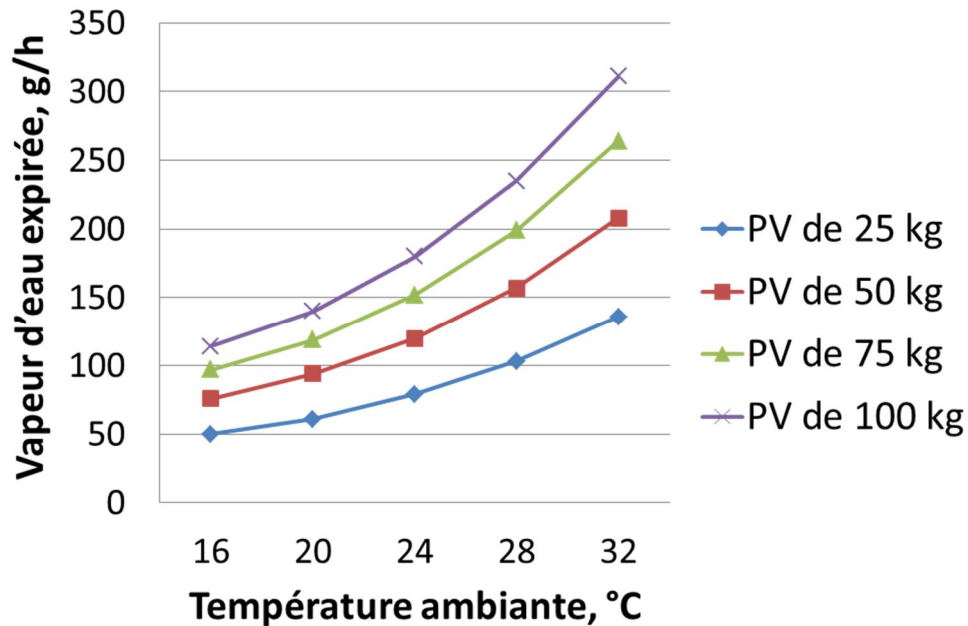


Figure 5. Évolution de la quantité de vapeur d'eau expirée par le porc en croissance en fonction du poids vif (PV) et de la température ambiante. (d'après MASSABIE (2001)).

Dans cette partie, nous retiendrons que la thermorégulation consiste à maintenir l'équilibre entre thermogenèse et thermolyse. De plus, le seuil de sensibilité au **stress thermique** dépend de nombreux facteurs qui affectent la production de chaleur et/ou les pertes de chaleur, tel que le type génétique.

3. LES CONSÉQUENCES DU STRESS THERMIQUE SUR LE PORC EN CROISSANCE

Le **stress thermique** affecte les performances zootechniques du porc. Selon la nature et la sévérité du **stress thermique**, les perturbations physiologiques peuvent devenir irréversibles et donc impacter le bien-être de l'animal et le revenu de l'éleveur (ST-PIERRE *et al.* 2003). L'effet du **stress thermique** sur les performances dépend de nombreux facteurs comme l'amplitude de la variation de la température ambiante (MASSABIE *et al.* 2001a; MASSABIE *et al.* 1998), la durée du **stress thermique**, le type génétique, etc. Dans ce qui suit, nous décrirons les effets du **stress thermique** sur les performances zootechniques du porc en croissance.

3.1. Les effets du stress thermique sur les performances zootechniques

Les effets du **stress thermique** sur les performances zootechniques sont différents en fonction du stade physiologique. Par exemple, le porcelet a besoin de chaleur, et l'usage d'appareil de chauffage en maternité est indispensable pour la régulation de la température corporelle. En revanche, la truie en lactation est très sensible à la chaleur en raison de sa forte production de chaleur liée à l'activité métabolique pour satisfaire les besoins de sa portée. Quant au porc en croissance, il est moins sensible que la truie, mais les effets du **stress thermique** peuvent avoir des conséquences néfastes sur ses performances zootechniques. Ces effets sont bien décrits dans la littérature (voir RENAUDEAU *et al.* (2011b)). La réduction de l'appétit et la modification du comportement alimentaire sont les premières conséquences du **stress thermique**, qui se répercute, en fonction de l'intensité du stress, sur la croissance et la qualité de la carcasse (RENAUDEAU *et al.* 2004b). Dans cette partie, nous décrirons les effets du **stress thermique** sur la consommation d'aliment et d'eau, sur le comportement, la croissance, l'efficacité alimentaire, l'adiposité et sur la santé des animaux, en particulier sur le système immunitaire.

3.1.1. La consommation d'aliment et d'eau de boisson

3.1.1.1. La consommation moyenne journalière d'eau de boisson

L'eau joue un rôle fondamental dans le système d'échange de chaleur pour la régulation de la température et le maintien de l'équilibre hydrique (MROZ *et al.* 1995 ; RENAUDEAU *et al.*, 2011; PATIENCE, 2012). La consommation moyenne journalière d'eau d'un animal est compliquée à mesurer car il est difficile de différencier l'eau ingérée de celle gaspillée. En règle générale, des compteurs d'eau sont utilisés pour relever la quantité utilisée et l'emploi d'équipements d'abreuvement performants, tel des abreuvoirs économiseur d'eau à débit

ajustable peuvent permettre d'estimer la quantité consommée (MASSABIE et LEBAS 2011). De ce fait, beaucoup d'études rapportent le taux de dilution (litre d'eau consommée / kg d'aliment ingéré) plutôt que la consommation en eau. La consommation moyenne journalière d'eau diffère en fonction du stade physiologique de l'animal (MASSABIE 2003) et dépend de son environnement (conduite alimentaire, ambiance climatique, qualité de l'eau, type d'abreuvoir, etc., ...) (MASSABIE 2001). Elle est estimée à 10 % du poids vif de l'animal (ITP 2000). A notre connaissance, peu de travaux sont disponibles sur la consommation d'eau chez le porc en croissance soumis à un **stress thermique**.

En situation de **stress thermique**, le porc augmente sa consommation d'eau. Cette augmentation de la consommation d'eau dépend du niveau du **stress thermique** et s'explique par l'augmentation des pertes en eau du porc pour la régulation de la température interne. Par exemple, en se basant sur 24 études portant sur des groupes de 3 à 6 porcs de 37 à 73 kg placés à 20 ou 33 °C, MOUNT *et al.* (1971) montrent que le taux de dilution à 33 °C était deux fois plus important qu'à 20 °C (5 l/kg vs. 2,2 l/kg), ce qui reflète une forte augmentation de la consommation d'eau et/ou une forte réduction de la consommation d'aliment. MASSABIE *et al.* (1996) montrent chez des porcs de 25 à 105 kg en condition d'*ad libitum* pour la consommation d'aliment et la consommation d'eau, que le taux de dilution augmente de façon linéaire avec la température ambiante (+ 0,12 l/kg/°C entre 17 °C (2,5 l/kg) et 28 °C (3,8 l/kg)). Dans le climat tropical humide d'Indonésie, UMBOH et TULUNG (2001) montrent une augmentation de la consommation d'eau de + 3 kg/j chez des porcs élevés individuellement pendant 35 jours en situation de **stress thermique** (25 - 33,5 °C et 70 % d'humidité relative) comparé à ceux élevés à 20 °C et 50 % d'humidité relative. Ces résultats sont toutefois à prendre avec précaution, car dans cette étude, les porcs en situation de **stress thermique** s'aspergeaient la tête et le corps d'eau, certainement dans le but d'augmenter leur déperdition de chaleur.

3.1.1.2. La consommation moyenne journalière d'aliment

La consommation moyenne journalière d'aliment et le comportement alimentaire individuel peuvent être mesurés avec un distributeur automatique d'aliment concentré (DAC). En situation de **stress thermique**, l'animal va réduire sa prise alimentaire, ce qui entraînera une diminution de la production de chaleur métabolique. Dans les conditions d'un climat tropical humide, en Guadeloupe, la prise alimentaire du porc en croissance (35 - 90 kg) évolue en fonction des saisons. En effet, la consommation enregistrée en saison chaude (28 °C et 86 % d'humidité relative) est 8,5 % plus faible qu'en saison fraîche (25 °C et 83 %) (RENAUDEAU

et al. 2006a; RINALDO *et al.* 2000b). En se basant sur 86 essais expérimentaux publiés entre les années 1970 et 2009, RENAUDEAU *et al.* (2011b) montrent une décroissance curvilinéaire de l'ingestion en fonction de la température ambiante chez le porc en croissance conformément aux travaux de LE DIVIDICH *et al.* (1998) (*figure 6*).

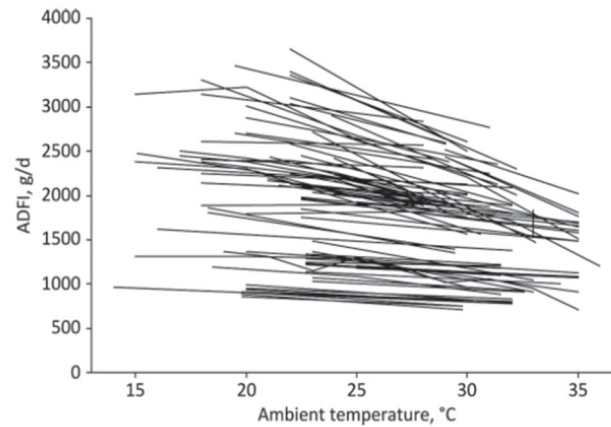


Figure 6. Effet de la température ambiante sur la consommation moyenne journalière d'aliment (ADFI) du porc en croissance.
Chaque courbe représente une étude expérimentale avec les moyennes ajustées de la consommation d'aliment en fonction de la température ambiante (d'après la méta-analyse de Renaudeau *et al.* (2011b))

La réduction de l'appétit est donc d'autant plus importante que la température ambiante augmente. Par ailleurs, la réduction de la prise en aliment est d'autant plus importante que le porc est lourd (*figure 7*) (CLOSE *et al.* 1989).

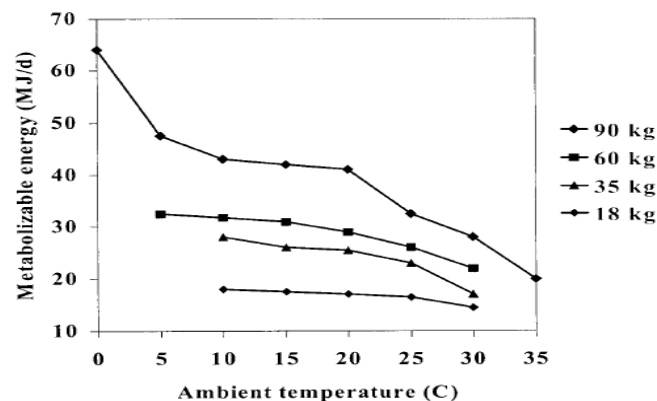


Figure 7. Effet de la température ambiante sur l'énergie métabolisable ingérée du porc en croissance en fonction du poids vif. (d'après Close (1989))

Autrement dit, l'effet du **stress thermique** serait plus prononcé chez le porc en croissance en phase de finition : car plus l'animal est lourd plus sa température critique supérieure est basse (*figure 8*).

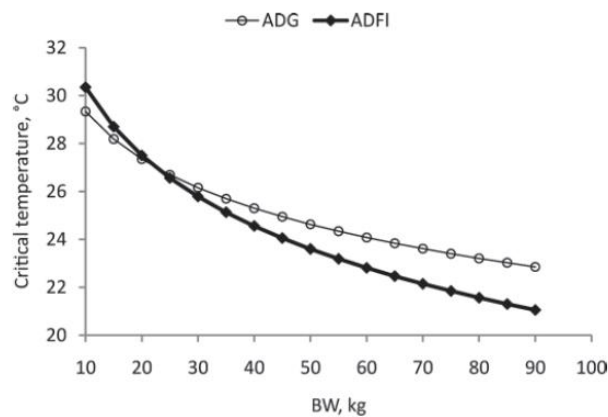


Figure 8. Effet du poids vif (BW) sur la température critique supérieure estimée à partir du gain moyen quotidien (ADG) et de la consommation moyenne journalière d'aliment (ADFI) (d'après RENAUDEAU *et al.* (2011b))

Renaudeau *et al.* (2011b) montrent aussi qu'il existe des variations d'une étude à l'autre. En conséquence, des interactions entre la température ambiante et d'autres facteurs influenceraient la prise alimentaire (tel que la composition de l'aliment ou encore le type génétique ; HENRY 1985; LE DIVIDICH *et al.* 1998; QUINIOU *et al.* 1999b). NOBLET *et al.* (1985) montrent l'existence d'une interaction entre la température ambiante et le niveau d'énergie métabolisable ingérée, en raison de différences de production d'extra-chaleur. Dans le chapitre 4, nous discuterons des régimes alimentaires alternatifs proposés pour réduire la production d'extra-chaleur.

Chez le porc en croissance, peu d'études montrent une interaction entre le type génétique et le **stress thermique** sur l'ingestion volontaire d'aliment. En comparant l'effet de la saison sur des porcs en croissance Large White et Créole entre 45 et 90 kg élevés en milieu tropical humide, RENAUDEAU *et al.* (2006a) ont montré que la réduction de l'appétit est moins importante chez le porc Créole (- 5 %) que le porc Large White (- 12 %) (RENAUDEAU *et al.* 2007c). De manière générale, RENAUDEAU *et al.* (2011b) montrent une plus grande sensibilité à la chaleur des génotypes récents (année 2000) par rapport aux génotypes anciens (années 1960 à 1990), suggérant que la sélection génétique sur des caractères liés aux performances de production a augmenté la sensibilité des porcs à la chaleur.

3.1.1.3. Le comportement alimentaire (eau et aliment)

Le porc a un comportement alimentaire nyctéméral, il consomme de façon diurne, c'est-à-dire qu'il s'alimente et s'abreuve majoritairement durant la journée. En condition de thermoneutralité, plus de 60 % de la consommation totale d'aliment se fait durant la journée (QUINIOU *et al.* 1999a). En situation de thermoneutralité, les consommations d'eau et d'aliment sont corrélées positivement (MOUNT *et al.* 1971) et 75 % de la consommation d'eau se font juste avant, pendant ou juste après le repas (BIGELOW et HOUPPT 1988). A 30 °C, MOUNT *et al.* (1971) et MROZ *et al.* (1995) montrent qu'une part non négligeable de la consommation d'eau se fait le soir (à 30 °C, 30 % de la consommation totale d'eau se fait entre 21 h et 9 h contre 4 % à des températures ambiante de 7, 12 et 20 °C).

En situation de **stress thermique**, contrairement à la truie en lactation, le comportement diurne des porcs en croissance n'est pas modifié car la majorité des repas se fait durant la journée (FEDDES *et al.* 1989; QUINIOU *et al.* 2000a). Mais de nombreuses études montrent une modification de différents paramètres du comportement alimentaire (le nombre de visites au DAC, le nombre et la taille des repas, la durée d'ingestion), que ce soit avec un challenge thermique court (10 jours), plus long (28 jours) ou chronique (effet des saisons). En effet, dans un climat tropical humide, RENAUDEAU (2009) et RENAUDEAU *et al.* (2006a), montrent que la consommation totale d'aliment de porcs entre 45 et 90 kg se fait durant la journée à 73 % en saison fraîche (25 °C et 86 % d'humidité relative) contre 66 % en saison chaude (28 °C et 84 % d'humidité relative) (RENAUDEAU *et al.* 2006a).

PATIENCE *et al.* 2005; QUINIOU *et al.* 2000c et XIN et DESHAZER 1992 montrent que pour limiter leur production de chaleur durant les périodes chaudes de la journée, les porcs en croissance s'alimentent davantage durant les périodes fraîches du jour (le matin et en fin d'après-midi voire en début de soirée). Par exemple, QUINIOU *et al.* (1998) montrent sur des porcs en croissance Piétrain x Large White qu'entre 19 et 29 °C, il y a une augmentation du nombre de repas pendant la nuit (+ 1,7) et une réduction du nombre de repas durant la journée (- 1,8) mais que la taille des repas est réduite (- 48 % la nuit et - 14 % la journée). C'est donc la réduction de la taille des repas qui explique la réduction de la consommation nocturne. QUINIOU *et al.* (2000b) montrent également qu'en situation de **stress thermique** le temps total d'ingestion est réduit de 18 min, passant de 64 min (19 °C) à 46 min (29 °C).

Même pendant une courte période de **stress thermique**, le comportement alimentaire est modifié. Par exemple, suite à une exposition à 36 °C pendant 10 jours, RENAUDEAU *et al.* (2007b) rapportent une augmentation du temps dédié à la consommation hydrique, qui est multiplié par trois (2,8 vs. 8,9 %) comparé à des porcs placés à 24 °C. Ces auteurs montrent

également une réduction du temps dédié à la consommation alimentaire des porcs exposés à une température ambiante de 36°C par rapport à ceux exposés à 24 °C (4,3 vs. 10,3 % du temps dédié à la consommation d'aliment), en raison de la nécessité de réduire la production de chaleur métabolique.

3.1.2. *La croissance*

La réduction de l'appétit et la modification du comportement alimentaire sont les premières conséquences du **stress thermique** qui se répercutent, en fonction du niveau du **stress thermique** sur la vitesse de croissance (RENAUDEAU *et al.* 2004b; ROSS *et al.* 2015). NIENABER *et al.* (1987) montrent que la réduction de la vitesse de croissance des porcs soumis à un **stress thermique** est la conséquence directe de la diminution de la quantité de nutriments disponibles pour la croissance. En milieu tropical humide, la vitesse de croissance est influencée par les variations saisonnières, avec une réduction du GMQ des porcs Large White (poids vif compris entre 35 - 85 kg) de l'ordre de - 6 % en saison chaude par rapport à la saison fraîche (LORVELEC et DEPRES 1997).

La réduction du gain de poids est d'autant plus importante que l'animal est lourd (LE BELLEGO *et al.* 2001; RENAUDEAU *et al.* 2011b; RINALDO et LE DIVIDICH 1991a; RINALDO *et al.* 2000c), à cause d'une plus grande sensibilité à la chaleur des porcs les plus lourds. Pour un même niveau d'ingestion, BROWN-BRANDL *et al.* (2000) et LE BELLEGO *et al.* (2002b) montrent une réduction de la vitesse de croissance, du dépôt de protéines et une augmentation du dépôt de lipides des animaux en situation de **stress thermique** par rapport à ceux en conditions de thermoneutralité. Ces résultats suggèrent que le **stress thermique** pourrait avoir un effet direct sur les performances de croissance des porcs et sur la répartition de l'énergie ingérée entre le dépôt de protéines et le dépôt de lipides (RENAUDEAU *et al.* 2004a).

3.1.3. *L'efficacité alimentaire*

Pour traiter de l'efficacité alimentaire, nous aborderons deux paramètres : l'indice de consommation et la consommation moyenne journalière résiduelle.

3.1.3.1. L'indice de consommation

L'indice de consommation (IC) est le rapport entre la quantité d'aliment ingérée et le gain de poids. Par conséquent, l'animal est d'autant plus efficace que l'IC est petit. La plupart des travaux disponibles dans la bibliographie montrent que l'IC est relativement constant autour de 2,70 kg/kg, entre 20 et 30 °C (LOPEZ *et al.* 1991; RENAUDEAU *et al.* 2011b; UMBOH et TULUNG 2001). L'IC n'est affecté que pour des valeurs plus élevées de température ambiante.

Entre 30 et 36 °C, l'augmentation est de l'ordre de + 0,2 kg/kg (méta-analyse de RENAUDEAU *et al.* 2011b). Ainsi, seules des conditions de **stress thermique** sévères conduirait le porc en croissance à être moins efficient dans l'utilisation de l'aliment. Autrement dit, la réduction d'appétit observée en-dessous de 30 °C affecterait avant tout la vitesse de croissance.

3.1.3.2. La consommation moyenne journalière résiduelle

La consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR) est définie comme étant la différence entre la consommation observée et celle prédite à partir d'équation pour couvrir les besoins théoriques d'entretien et de production (GILBERT *et al.* 2017). L'étude de la CMJR vient du fait qu'une grande portion de la consommation (30 à 40 %) n'est pas expliquée par ces besoins théoriques pour l'entretien et la production. La CMJR permet la comparaison des individus indépendamment des différences de leur niveau de production (HERD et ARTHUR 2009). A notre connaissance, très peu d'études traitent de l'effet du **stress thermique** sur la CMJR chez le porc. CAMPOS *et al.* (2014b) montrent que pour la même vitesse de croissance et quelle que soit la température ambiante (24 ou 30 °C), les porcs CMJR⁻ (efficace) ont une consommation alimentaire moindre que les CMJR⁺ (moins efficace). Autrement dit les porcs efficaces à la thermoneutralité le resteraient en situation de **stress thermique**.

3.1.4. L'adiposité

Le tissu adipeux est un site de stockage de l'excès d'énergie sous la forme adipeuse. Le tissu adipeux est capable de libérer de l'énergie par la mobilisation de ces lipides. Chez le porc, le tissu adipeux est localisé au niveau sous-cutané (60 à 70 %), au sein des tissus musculaires (20 à 35 %) et autour des organes internes (environ 5 %) (KOUBA et SELIER 2011). Nous ne nous intéresserons dans cette partie qu'au tissu adipeux sous-cutané au travers de la mesure de l'épaisseur de lard dorsal. On la mesure grâce à une échographie *in vivo* ou sur la carcasse *post-mortem* avec une règle (DESMOULIN 1978). En situation de températures basses, le tissu adipeux sous-cutané est un bon isolant thermique. Par contre, en situation de température élevée, il limite la capacité de l'animal à perdre de la chaleur (MOUNT *et al.* 1979).

En situation de **stress thermique**, le dépôt de tissus gras est plus important que le dépôt de tissu musculaire, du fait que le métabolisme adipeux produit moins de chaleur que le métabolisme musculaire (LE DIVIDICH et RINALDO 1989b; RINALDO et LE DIVIDICH 1991b et WU *et al.* 2016). Or, RINALDO et LE DIVIDICH (1991b) montrent une réduction du taux de lipides de la carcasse des porcs. Ce résultat est en accord avec ceux de DERNO *et al.* (1995) qui montrent également une tendance à la réduction de l'épaisseur de lard dorsal à 24 °C comparé à 12 °C. Ce résultat s'expliquerait par la modification des sites anatomiques

d'implantation du tissu adipeux du porc soumis au **stress thermique**. En effet, le dépôt de gras se fait moins au niveau sous-cutané (bardière) mais plutôt au niveau interne (la panne). Dans la bardière, l'activité des enzymes anabolisantes du tissu adipeux (lipogéniques) est réduite tandis que dans la panne, l'activité de l'enzyme qui hydrolyse les triglycérides et les lipoprotéines (la lipoprotéine lipase) est activée (LE DIVIDICH *et al.* 1987; RINALDO et LE DIVIDICH 1991b). L'activation de cette dernière contribue à la libération des acides gras et à leur utilisation par les cellules musculaires et adipeuses (HEOB 2011).

De plus, un effet de la saison est observé, en milieu tropical humide, sur l'épaisseur de lard dorsal moyen des porcs Large White, avec une adiposité moins importante en saison chaude qu'en saison fraîche (LORVELEC et DEPRES 1997). De plus, un effet de saison sur la répartition des tissus adipeux, en milieu tropical humide, est rapporté par RINALDO *et al.* (2000c) qui montrent chez des porcs de race Large White de 90 kg une réduction de l'adiposité de la carcasse (- 20,6 % en saison chaude comparée à la saison fraîche). L'étude de la distribution de ces tissus adipeux montre qu'en saison chaude le pourcentage de gras de l'épaisseur de lard dorsal diminue (10 %) et le gras entourant les organes augmente (1,36 %). En saison fraîche, ils sont respectivement de 11,1 % et de 1,06 %.

Par ailleurs, une modification de la composition du tissu adipeux en acide gras est aussi observée par RINALDO et LE DIVIDICH (1991b) (31,5 °C vs. 18,5 °C). Le **stress thermique** conduit à une réduction du pourcentage d'acide gras insaturé (39,4 % vs. 42,4 %) et une augmentation du pourcentage d'acide gras saturé (43,2 % vs. 40,1 %) au niveau du lard dorsal. Ce résultat est en accord avec LE DIVIDICH *et al.* (1987) qui montrent chez des porcs Large White de plus de 50 kg, que les acides gras saturés augmentent à 28 °C (22,8 %) par rapport à 20 °C (21,8 %) et 12 °C (20,8 %) et inversement que les acides gras insaturés diminuent à 28 °C (34,6 %) par rapport à 20 °C (39,1 %) et 12 °C (42,4 %). Cette différence de composition n'est pas observée sur le tissu gras au niveau interne.

Dans cette partie, nous retiendrons que l'effet du **stress thermique** sur les performances zootechniques dépend du niveau et de la durée du stress. Le principal effet est une réduction de l'appétit, d'autant plus accentuée que le stress est important. Cette réduction de l'ingestion volontaire d'aliment impacte ensuite la vitesse de croissance, l'adiposité et peut amener à une redistribution des tissus adipeux et donc une modification de la qualité de carcasse. Notons aussi que l'effet de la chaleur sur les performances zootechniques dépend de nombreux autres facteurs, comme le génotype (ex. CMJR+ vs CMJR-), le poids vif, etc.

3.2. Les effets du stress thermique au niveau physiologique

L'hypothalamus régule la thermorégulation mais aussi de nombreuses autres fonctions homéostatiques comme la tension artérielle, la respiration, l'appétit, la faim, la digestion, le cycle du sommeil, la régulation cardiaque ou l'équilibre hydro-électrolytique et acido-basique. Ces fonctions sont aussi influencées par les variations de la température ambiante.

3.2.1. Les effets du stress thermique sur la morphologie du porc

En situation de **stress thermique** chronique, des modifications au niveau de la morphologie des animaux ont été observées. Ces modifications permettent d'augmenter la surface corporelle afin d'augmenter la surface d'échange avec le milieu extérieur. LEFAUCHEUR *et al.* (1989) montrent que des porcs Large White élevés à 28 °C pendant 160 jours sont plus longs que ceux élevés à 12°C (+ 5,5 %). Ce résultat est en accord avec ceux de DAUNCEY et INGRAM (1986) dans une gamme de **stress thermiques** plus sévères (35 °C vs. 10 °C).

De plus, CANOPE et RAYNAUD (1981) montrent que le type génétique influe sur la surface de peau. Dans les mêmes conditions climatiques (entre 20,5 - 27 °C et 70 - 100 % d'humidité relative) et pour des poids vifs identiques, les porcs Créole ont une plus grande surface de peau que les porcs Large White (5,9 vs. 4,4 % de la carcasse). Ce résultat suggère une plus grande capacité d'échange avec le milieu extérieur chez le porc Créole que le porc Large White. En situation de **stress thermique**, d'autres modifications s'opèrent pour augmenter la surface d'échange avec le milieu extérieur. En effet, HEATH (1984) montre une augmentation de la surface des deux oreilles par rapport à la surface corporelle totale à 30 °C (342 cm²/m²) comparée à 10 °C (276 cm²/m²). De plus, HAYES *et al.* (2016) montrent que l'augmentation de la température de l'oreille des porcs en situation de **stress thermique** serait liée à la vasodilatation des vaisseaux sanguins. FULLER (1965) montre une réduction significative de la pilosité sur une moitié de la carcasse des animaux à 30 °C (16,4 g) comparé à ceux à 10 °C (41,9 g). DERNO *et al.* (1995) montrent même une réduction de la longueur des poils, en situation de **stress thermique**. La réduction de la longueur des poils favoriserait la déperdition de chaleur par voie sensible

Par ailleurs, FULLER (1965) rapporte également que la taille des organes situés aux extrémités du corps (queue, pattes, groin) des porcs Landrace augmente avec la température ambiante en comparant les animaux placés pendant 56 jours en chambre climatique à 10, 15, 20, 25 ou 30°C. Outre les modifications morphologiques externes, des modifications de la taille des organes internes sont rapportées dans la littérature. Des études comparatives entre le porc Créole et le porc Large White rapportent une réduction du poids des organes internes dit

« thermogéniques » (le tube digestif, le foie, les poumons, la rate, le cœur et les reins) des porcs Créole par rapport aux porcs Large White (CHRISTON 1988; LE BELLEGO *et al.* 2002a; RENAUDEAU *et al.* 2003; RINALDO et DIVIDICH 1991; RINALDO *et al.* 2000c). Cette modification morphologique contribuerait à la réduction de la production de chaleur. En effet, KOONG *et al.* (1982) montrent l'existence d'une corrélation positive entre le poids des viscères et la production de chaleur. LE DIVIDICH *et al.* (1998) observent également une réduction de la taille des organes et de la quantité d'énergie qu'ils produisent. Chez l'homme en situation de **stress thermique**, NIXON (1988) montre une diminution du flux sanguin des viscères de l'ordre de - 25 à - 40 %. Cette modification décrite aussi chez les animaux domestiques est importante car le flux sanguin périphérique et l'augmentation de la vascularisation des extrémités du corps favorise la déperdition de chaleur (INGRAM et LEGGE 1971; INGRAM et MOUNT 1975). PEARCE *et al.* (2013b) montrent que l'intégrité du tractus gastro-intestinal des porcs est altéré, par de la redistribution du flux sanguin vers la périphérie du corps et de l'auto-restriction alimentaire induites par le **stress thermique**. De plus, PEARCE *et al.* (2014) montrent qu'un court challenge thermique (2 à 6 heures à 37 °C) est suffisant pour altérer l'intégrité du petit intestin et la perméabilité du colon et de l'iléon de porcs de 64 kg.

3.2.2. *Le système immunitaire*

Les températures ambiantes et les humidités relatives élevées des milieux tropicaux humides amplifient la pression des pathogènes et par conséquent pourraient induire une augmentation des dépenses énergétiques des porcs pour activer et maintenir leur fonction immunitaire au détriment des fonctions de production. Le système immunitaire assure la défense de l'organisme. Les cellules impliquées dans la fonction défensive du système immunitaire circulent dans tout l'organisme via les circulations sanguines et lymphatiques.

Le système immunitaire est sensible aux hormones induites et/ou libérées par l'axe hypothalamo-hypophysaire, ainsi qu'aux neurotransmetteurs libérés par les organes lymphoïdes (thymus, rate, moelle osseuse, ganglions, etc.). Le système immunitaire est activé par le **stress thermique** suite à un mécanisme complexe dans lequel sont impliqués le changement de la température corporelle, les variations de la consommation d'aliment et le flux des nutriments, l'adaptation hormonale et comportementales, les ajustements du système circulatoire, l'équilibre acido-basique et/ou électrolytique, le stress oxydatif (LACETERA 2012). Les modifications de l'activité neuroendocrinienne et du système immunitaire se

traduisent par une redistribution spatiale et la prolifération des leucocytes, par une activité antimicrobienne et cytolytique ou encore par une réponse inflammatoire.

Chez la volaille, une augmentation du ratio hétérophiles/lymphocytes témoigne d'une réponse immunitaire au stress. Lors du **stress thermique**, l'augmentation de la sécrétion des hormones de types glucocorticoïdes influence ce ratio. Ce ratio étant héritable, il est utilisé dans la sélection pour la résistance au **stress thermique** dans cette espèce (AL-MURRANI *et al.* 1997; SOLEIMANI *et al.* 2011). Chez le porc (WALTZ *et al.* 2014) ou encore chez le mouton (MARAI *et al.* 2007), une réduction de l'hématocrite est rapportée en situation de **stress thermique**. En comparant l'effet d'un changement de conduite d'élevage (du bâtiment au plein air), GOURDINE *et al.* (2016) observent une meilleure réponse hématologique adaptative des porcs Créole que des porcs Large White, dans un milieu tropical humide. Chez les gazelles d'Arabie Saoudite entre 15 et 20 kg de poids vifs, une réduction de 12 % de l'hématocrite et une réduction de 10 % du nombre de globules rouges sont rapportées en été (35 °C et 13 % d'humidité relative) comparé à l'hiver (14 °C et 44 % d'humidité relative) (BABOR *et al.* 2014). La réduction de l'hématocrite témoigne d'une activation du système immunitaire.

Par ailleurs, la lyse des globules rouges produits des radicaux libres notamment le fer. Ces radicaux libres participent au stress oxydatif qui est dommageable pour l'intégrité des cellules et accentuent la réponse immunitaire.

3.2.3. *L'équilibre hydro-électrolytique et acido-basique*

Le **stress thermique** conduit l'animal à augmenter ses pertes en eau par la voie sensible et la voie latente afin de rétablir son homéothermie. Le **stress thermique** affecte donc l'équilibre des concentrations en ions inorganiques (sodium, potassium, calcium,...) présents dans le sang et dans l'urine. L'étude de ces paramètres donne des indications sur le niveau d'oxygénation et sur l'activité métabolique de l'animal. Par exemple, PEARCE *et al.* (2014) montrent une augmentation de la concentration sanguine en sodium (143 vs. 135 mmol/l), une réduction de la concentration en potassium (5,0 vs. 6,2 mmol/l) et une augmentation du pH sanguin (7,46 vs. 7,39) chez des porcs de 64 kg suite à un challenge thermique (37 vs. 24 °C) de 2 à 6 heures. Dans cette étude, les auteurs rapportent également une augmentation du rythme respiratoire qui a quasiment doublé chez les animaux stressés et une diminution de la concentration en bicarbonate (29 vs. 27 mmol/l) et de la concentration en pCO₂ (7 vs. 5 kPa). Cliniquement, ces modifications sont associées à une alcalose respiratoire, c'est-à-dire une augmentation du pH sanguin (baisse de la concentration en CO₂, conduisant à une diminution

des ions hydrogènes et des ions calcium libres dans le sang). Néanmoins, PATIENCE *et al.* (2005) n'observent aucune modification sur les concentrations des électrolytes (sodium, magnésium, potassium...) chez des porcs de 25 kg en challenge thermique pendant 24 h durant lesquelles la température ambiante a évolué de 20 à 38 °C. Cette différence de résultats est certainement liée à la plus grande sensibilité à la chaleur des porcs les plus lourds. Cette différence pourrait aussi s'expliquer par un effet du jeûn. En effet, chez la poule en **stress thermique** (44,5 °C), AIT-BOULAHSEN *et al.* (1989) montrent qu'une mise à jeûn de 24 à 72 h contribuerait à réduire les modifications de l'équilibre des électrolytes. Ils montrent également une corrélation entre le pH du sang, la concentration en CO₂, la concentration en chlorure et la température rectale.

Dans cette partie, nous retiendrons que sous certaines conditions de **stress thermique** (longue durée et stress chronique sévère), la morphologie de l'animal se modifie pour favoriser les pertes de chaleur et diminuer la production de chaleur. Cette modification se traduit notamment par une augmentation de la surface de peau, une accentuation de la vascularisation des extrémités ainsi qu'une réduction de certains organes internes dit « thermogéniques » (ex. tractus gastro-intestinal). On retient également que le **stress thermique** peut affecter la réponse immunitaire et modifier les équilibres hydro-électrolytique et acido-basique. Ces modifications peuvent être associées à une alcalose respiratoire.

3.3. L'effet du stress thermique au niveau métabolique

3.3.1. Le métabolisme protéique

Les acides aminés apportés par l'alimentation sous forme de protéines assurent la croissance musculaire, et la lysine est l'acide aminé limitant primaire pour le porc. L'apport (via l'alimentation) de cet acide aminé est donc essentiel. Au niveau du tube digestif des acides aminés dits endogènes peuvent être produits (RERAT *et al.* 1978). Ainsi, la synthèse et la dégradation des protéines est permanente chez les animaux. Mais, la vitesse de production des protéines est plus importante que celle de la dégradation (DUEE et SEVE 1978).

Le **stress thermique** influence la composition du tissu musculaire. En effet, LE DIVIDICH *et al.* (1987) montrent une réduction du taux de protéines dans le muscle dorsal (*Longissimus dorsi*) lorsque les porcs sont maintenus à 28 °C comparés aux animaux élevés à 12 °C (22 vs. 23 %). Même si les différences sont faibles (mais significatives), ce résultat suggère que la température ambiante influence la rétention en protéine de l'animal. RENAUDEAU *et al.* (2013) montrent qu'en situation de **stress thermique**, la quantité d'azote ingérée et la quantité d'azote déposée sont réduites. L'augmentation du taux d'azote dans l'urine suite à un **stress thermique** (FIALHO et CLINE 1991; KREBS *et al.* 1964) suggère une augmentation du catabolisme protéique. De plus, MORALES *et al.* (2016d) montrent que la chaleur réduirait la digestibilité iléale de certains acides aminés, en particulier l'histidine et l'arginine. MORALES *et al.* (2016a) et MORALES *et al.* (2016b) ont étudié l'effet de la chaleur sur la concentration en acides aminés libres à 2,5 heures et 10 heures après le repas, chez des porcs de 29 kg en situation de **stress thermique** (entre 23 et 37 °C) comparés à des porcs en conditions thermoneutres (24 °C). Ces auteurs observent une réduction de la digestion et de l'absorption des acides aminés (arginine, méthionine, histidine et thréonine) 2 heures après le repas. Par contre, 10 heures après le repas, l'absorption de ces acides aminés augmente chez les animaux stressés. De plus, suite à un challenge thermique de 7 jours (allant de 24 à 45 °C), MORALES *et al.* (2016c) montrent une augmentation de la libération des acides aminés endogènes. La dégradation du tractus gastro-intestinal contribuerait à la réduction du tissu musculaire en situation de **stress thermique**.

3.3.2. Le métabolisme lipidique

Comme nous l'avons vu précédemment, le **stress thermique** modifie la répartition du gain d'énergie en faveur du dépôt de gras et la répartition des tissus adipeux (LE BELLEGO *et al.* 2002b). Par exemple, chez le poulet de chair, GERAERT *et al.* (1996) montrent que le rapport dépôt de protéines sur dépôt de lipides est plus faible (0,73 vs. 0,95) chez les animaux stressés

(32 °C) que chez les animaux en conditions thermoneutralité (22 °C). En situation de **stress thermique**, CHARLET-LERY et MOREL (1977) ont montré une intensification de la lipogenèse (c'est-à-dire l'augmentation de la synthèse de triglycérides) ainsi qu'une élévation du quotient respiratoire (CO_2/O_2). En effet, la transformation de glucides en lipides conduit à une grande quantité de dioxyde de carbone (CO_2). CHRISTON (1986) a montré que l'activité de la lipoprotéine lipase (LPL) est plus importante (+ 22 %) pour le dépôt de lipides autour des organes internes chez des porcs Large White (28 - 52 kg) élevés en milieu tropical humide comparés à des porcs élevés en condition de thermoneutralité. En situation de **stress thermique**, la modification des sites de dépôt de gras est liée à la modification de l'activité enzymatique notamment la LPL mais aussi l'enzyme $\Delta 9$ -désaturase, impliquée dans la conversion des acides gras (acide gras saturé en acide gras insaturé) (RINALDO *et al.* 2000a). La concentration en acide linoléique (acide gras insaturé) est un indicateur de l'adiposité de l'animal (PASCAL *et al.* 1975). KLOAREG *et al.* (2004) montrent qu'un **stress thermique** de 30 °C réduit la transformation des acides gras saturés en acide gras insaturé de - 3,5 % comparé à des conditions de températures à 23 °C. KOUBA *et al.* (1999) montrent que la dénaturation de l'enzyme $\Delta 9$ -désaturase se fait principalement au niveau du lard, du foie et le muscle dorsal (*Longissimus dorsi*). Chez l'homme, la taille des adipocytes traduit leur fonction. Plus l'adipocyte sous-cutanée est grand plus il a une grande activité lipolytique et plus l'activité de la LPL est élevée. Chez des porcs Large White entre 10 et 33 kg, RINALDO et LE DIVIDICH (1991) montrent qu'en situation de **stress thermique** (31,5 °C), le diamètre des adipocytes situés dans le lard dorsal est plus important que ceux entourant les organes (65 vs. 57 μm). De plus, les diamètres des adipocytes sont plus élevés chez les porcs élevés à 31,5 °C que ceux élevés à 18,5 °C (60 vs. 57 μm). Les gros adipocytes possèdent une grande capacité de stockage, mais c'est également un facteur annonciateur de complication métabolique car la taille de la cellule est décisive au niveau de la sécrétion de leptine et de facteur de nécrose ($\text{TNF-}\alpha$) (LEYVRAZ *et al.* 2008). Le facteur de nécrose ($\text{TNF-}\alpha$) joue un rôle dans les réponses pro-inflammatoires du système immunitaire (ELLERO-SIMATOS 2013).

Dans cette partie, nous retiendrons que le métabolisme protéique est affecté par le **stress thermique**. L'absorption des acides aminés dans le tractus gastro-intestinal et leur stockage dans le muscle sont réduites. Dans le cas de stress sévère, le dépôt de lipides est accentué et particulièrement autour des organes internes. Ces deux métabolismes protéique et lipidique sont sous contrôle hormonales.

3.4. Les hormones

Les hormones régulent une grande partie des voies métaboliques. Par exemple, la consommation volontaire d'aliment et d'eau de boisson est régulée par des sécrétions hormonales (ex : la leptine, l'insuline, le ghréline, adrénocorticotropine ou encore la vasopressine) et des neurotransmetteurs qui sont sous le contrôle de l'axe hypothalamo-hypophysaire (LI et PATIENCE 2016; MROZ *et al.* 1995). Dans cette partie, nous insisterons sur les hormones contrôlant le métabolisme des glucides, des protéines et des lipides dont le fonctionnement est fortement influencé par le **stress thermique**. Le **stress thermique** affecte la sécrétion et la régulation de ces hormones (CHRISTON 1988; WALTZ *et al.* 2014). Les hormones les plus étudiées sont celles qui influencent le plus les performances zootechniques à savoir l'adrénocorticotropine (ACTH), le cortisol, les hormones thyroïdiennes, l'insuline, la leptine et l'hormone antidiurétique (ADH). L'ACTH est une neuro-hormone qui a un rôle primordial dans la modulation de l'axe hypothalamo-hypophysaire. L'ACTH régule la libération de plusieurs autres hormones en autres le cortisol, l'insuline, les hormones de croissance et la production de corticolibérine (CRH). MERLOT (2004) montre que la CRH augmente la perméabilité vasculaire. Elle active aussi la réponse immunitaire via la libération de cytokines pro-inflammatoires et le facteur de nécrose (TNF- α). L'augmentation de la concentration en ACTH initie également une réponse immunitaire via la libération de cytokine pro-inflammatoire (IL-1B, IL6) des tissus périphériques. Le cortisol est une hormone sécrétée par la glande surrénale. La sécrétion du cortisol est régulée par l'ACTH et la CRH. Le cortisol est un glucocorticoïde impliqué dans la régulation du métabolisme des lipides, des protéines et glucides. La libération du cortisol entraîne une inhibition de la lipogenèse ce qui élève la concentration du cholestérol et les triglycérides. Le cortisol entraîne une inhibition de la synthèse protéique par la promotion du catabolisme protéique. Cette hormone induit une augmentation de la mobilisation des réserves de glucose dans le foie ce qui favorise l'hyperglycémie et la résistance à l'insuline (MORMEDE 2007).

En situation de **stress thermique**, on observe une augmentation de la concentration en cortisol (MORMEDE *et al.* 2011). BECKER *et al.* (1997) montrent que la concentration de cortisol est multipliée par 3 chez des porcs de 120 kg soumis pendant 3 h à un **stress thermique** aigu de 34 °C comparé à ceux placés en thermoneutralité. Des études suggèrent que la concentration en cortisol a été influencée par la sélection (FOURY *et al.* 2009). La sélection pour l'augmentation de la quantité de viande maigre chez le porc aurait conduit à sélectionner indirectement pour une réduction de la concentration en cortisol (WEILER *et al.*

1998). CHRISTON (1988) montre une réduction de la concentration des deux hormones thyroïdiennes T₃ (43 %) et T₄ (24 %) chez des porcs en croissance (28 - 52 kg) en **stress thermique** ce qui est conforme au résultat (MACARI *et al.* 1986). Ces hormones sont secrétées par la glande thyroïdienne. Elles sont impliquées dans l'activation du métabolisme énergétique, la contraction des muscles, dans l'activation du catabolisme des acides gras (RINALDO et LE DIVIDICH 1991). Ils régulent aussi la contraction des muscles impliqués dans la digestion, ce qui explique la réduction de l'ingestion (COLLIN *et al.* 2002; MACARI *et al.* 1983; MACARI *et al.* 1986). La réduction de la concentration de ces deux hormones (T₃ et T₄) contribue donc à la réduction du métabolisme et à la réduction de la production de chaleur métabolique (BERNABUCCI *et al.* 2010). L'insuline est secrétée à la suite d'une prise alimentaire. Cette hormone qui est un médiateur de la thermogénèse régule l'entrée du glucose dans la cellule. En situation de **stress thermique**, on observe une diminution de la concentration en insuline, indiquant la diminution de la réponse thermogénique à l'alimentation. Cette diminution est aussi observée chez les animaux obèses et dans d'autres espèces comme le bœuf (YOUSEF *et al.* 1967). L'insuline est impliquée dans l'activation et la régulation positive de protéine de protection contre la chaleur *Heat Stress Protein (HSP)* (CAMPOS *et al.* 2014b; LI *et al.* 2006; PEARCE *et al.* 2013b). Une réduction de la concentration en leptine est aussi observée en situation de **stress thermique**. La différence de la concentration en leptine dans le plasma est associée à la différence de la composition de la carcasse. En effet, la leptine est secrétée par les adipocytes, elle a pour rôle de réduire la consommation en aliment et elle augmente la concentration de l'hormone de croissance (GH) (BARB *et al.* 1998). En situation de **stress thermique**, la réduction de la consommation d'aliment conduit à la réduction du tissu adipeux et ainsi à la réduction de la concentration en leptine (CAMERON 2000; RINALDO 1989). La vasopressine aussi appelé l'hormone antidiurétique (ADH) est impliquée dans la sudation (COLLINS et WEINER 1968), l'osmolarité du sang, l'osmolarité de l'urine, le volume de plasma et dans le flux urinaire (FORSLING *et al.* 1976). Chez les bovins (BEATTY *et al.* 2006) et les caprins (OLSSON et DAHLBORN 1989), la déshydratation liée au **stress thermique** induit une augmentation de la concentration de l'hormone ADH. L'augmentation de la concentration d'ADH conduit à la sécrétion de Heat Shock Proteins 70 (HSP70) au niveau des reins (XU *et al.* 1996).

3.5. Les effets du stress thermique au niveau moléculaire

Les Heat Shock Proteins (HSP) sont des molécules chaperonnes, dont le rôle est de protéger les protéines cellulaires contre les effets délétères du **stress thermique** chez différentes

espèces animales. Elles ont été décrites pour la première fois chez la drosophile (WHITLEY *et al.* 1999). Les HSP aident les protéines dénaturées à retrouver leur conformité spatiale (KAPLAN et LI 2012). Les HSP sont impliquées dans le mécanisme de réparation de l'ADN contre plusieurs agents stressants (KREGEL 2002). L'augmentation de l'expression des HSP et l'augmentation de leur activité sont associées à la protection cellulaire contre le **stress thermique** chez la volaille (SOLEIMANI *et al.* 2011; YU *et al.* 2008), le caprin (DANGI *et al.* 2014; GUPTA *et al.* 2013) ou encore le lapin (PEI *et al.* 2012). Le type génétique influence l'expression des gènes associés à ces protéines. DEB *et al.* (2014) montrent que suite à 10 h d'un challenge thermique à 45°C *in vitro*, le type *Bos indicus*, mieux adapté à la chaleur que le type Frieswal, présente une viabilité cellulaire (60 vs. 54 %) et une expression de HSP 90 (0,36 vs. 0,23 ng/ml) plus importantes. BAMBOU *et al.* (2011) obtiennent un résultat similaire chez le porc, en comparant des porcs Créole avec des porcs Large White, plus sensible à la chaleur. Suite à un challenge thermique de 45 °C *in vitro* pendant 9 h, le type génétique Créole a un taux de mort cellulaire plus faible comparée au Large white (12,7 vs. 15,5 %). L'augmentation de l'activité des HSP observée dans cette étude pourrait expliquer la plus grande survie cellulaire chez le porc Créole. Cependant, aucune différence entre type génétique n'a été observée sur l'expression de l'ARNm de HSP70.2 et de HSP90, ce qui suggère que l'expression des HSP n'est pas l'unique responsable de la différence de viabilité cellulaire observée chez le porc Créole. Les protéines HSP régulent la réponse immunitaire. La production d'HSP entraîne une réduction de Tumor Necrosis Factor- α (TNF- α). TNF α est une molécule qui est impliquée dans l'apoptose de la cellule (MOSELEY 1997; SONNA *et al.* 2002). Le **stress thermique** entraîne aussi la survenue d'un stress oxydatif à cause de la libération de radicaux libres (LIN *et al.* 2006a). Les antioxydants luttent contre les réactions en chaîne induites par les radicaux libres. L'augmentation de la quantité de protéines (7 %) retrouvées dans le plasma est en partie due à ces réactions en chaîne qui entraînent la destruction des cellules (PEARCE *et al.* 2013a). La dénaturation de la membrane cellulaire conduit aussi à une réduction des nombres de transporteurs de glucose et de co-transporteur sodium/glucose après un court challenge thermique 6 heures (PEARCE *et al.* 2014).

Dans cette partie, nous retiendrons que le contrôle des métabolismes glucidique, lipidique et protéiques par les hormones est modifié par le stress thermique. De plus, les molécules de stress (des protéines spécifiques qui protègent les autres protéines lors d'un stress) sont sécrétées lors d'un **stress thermique**. Au niveau cellulaire, ces molécules font protéger la cellule contre les effets néfastes du **stress thermique**.

4. LES SOLUTIONS POUR LUTTER CONTRE LE STRESS THERMIQUE

Les solutions pour lutter contre le **stress thermique** en élevage se regroupent en deux grands types de solution : les solutions qui consistent à modifier l'environnement de l'animal et celles qui sont basées sur les aptitudes d'adaptation de l'animal.

4.1 Modifier l'environnement de l'animal

Un large éventail de solutions techniques peut être utilisé pour diminuer les effets **stress thermique** sur les performances zootechniques. Il faut néanmoins noter que ces applications ne seront optimales pour soulager les animaux que si la conduite (nutrition, sanitaire) permet aux animaux d'exprimer convenablement leur potentiel génétique (en dépit du **stress thermique**). La modification des techniques d'élevage a montré leur efficacité pour atténuer les effets du **stress thermique** sur les animaux d'élevage (MANDONNET *et al.* 2011). Classiquement, les outils et méthodes pour limiter l'impact du **stress thermique** sont regroupés en deux catégories, ceux qui modifient l'environnement (diminuer le stress, modifier l'aliment) et ceux qui améliorent l'échange de chaleur entre l'animal et l'environnement (Renaudeau *et al.* 2011a).

4.1.1 Réduire le stress thermique global

Pour les animaux en plein air, la fourniture d'ombre (naturelle ou artificielle) est l'une des méthodes les plus simples et rentables pour minimiser l'exposition aux rayonnements solaires. FRASER (1970) montre que des porcs Large White élevés en plein air comparés à ceux élevés en bâtiment à la Jamaïque, ont des signes de **stress thermique** aigu à la suite de la première exposition au soleil (élévation du rythme respiratoire de + 88 % et de la température rectale de + 4 % moins de 2 heures après l'exposition au soleil).

4.1.2 Améliorer les pertes de chaleur

En augmentant les échanges thermiques entre l'animal et son environnement, on augmente généralement la perte de chaleur de la surface du corps. La littérature présente une variété de techniques visant à faciliter les pertes de chaleur de l'animal. Le mouvement de l'air est un facteur important pour atténuer le **stress thermique** puisqu'il agit à la fois sur les pertes de chaleur convectives. Chez le porc, MASSABIE *et al.* (2001b) montrent que dans les conditions de **stress thermique** de 28°C, la ventilation peut réduire la température ambiante ressentie d'environ 5 °C et entraîne chez le porc en croissance (26 - 112 kg), un poids vif final, une vitesse de croissance, une consommation d'aliment et une efficacité alimentaire des animaux semblables à ceux obtenus sur des animaux élevés à 24 °C. Le refroidisseur de museau, conçu pour diriger l'air sur la tête et le cou, a permis une amélioration de 25 à 35 % de la

consommation d'aliment des porcs maintenus à 30 °C (MCGLONE *et al.* 1988; STANSBURY *et al.* 1987). Il existe aussi plusieurs types de systèmes de refroidissement dans les bâtiments d'élevage. Par exemple, la température ambiante peut être diminuée par la climatisation. Cependant la dépense énergétique (et financière) liée aux mécanismes de refroidissement de l'air mécanique rend cette solution inadéquate pour la plupart des systèmes d'élevage (WEST 2003). L'une des méthodes les plus courantes et efficaces pour favoriser les pertes de chaleur consiste à mouiller les corps des porcs. Les systèmes de refroidissement évaporatif utilisent l'énergie de l'air pour évaporer l'eau. Les systèmes de brumisation utilisent des gouttelettes d'eau très fines pour augmenter la surface de l'eau en contact avec l'air. L'eau est évaporée dans l'air entraînant une réduction de la température ambiante. Ces systèmes sont les plus efficaces dans les zones sèches, mais peuvent également être utilisés dans des régions humides pendant les heures de jour où l'humidité relative est faible. En production porcine, les systèmes de brumisation permettent une amélioration de la performance des animaux de 5 à 10 %, en particulier chez les porcs en finition (DUTERTRE *et al.* 1998; HAEUSSERMANN *et al.* 2007). Ces systèmes de refroidissement sont efficaces pour réduire la température ambiante des élevages de volailles ou de porcs (Europe, États-Unis ...), mais c'est une alternative coûteuse et nécessite l'utilisation de grand volume d'eau.

Pratiquement, la taille des gouttelettes doit être suffisamment grande pour mouiller la peau de l'animal et l'eau doit être appliquée de manière intermittente pour permettre l'évaporation de l'humidité de la peau. En outre, le mouvement de l'air sur le porc doit être significatif pour améliorer l'évaporation de la peau c'est-à-dire qu'un flux d'air supplémentaire peut améliorer considérablement les avantages des systèmes de refroidissement par pulvérisation (TURNER *et al.* 1997). Mais ce système peut aussi entraîner des problèmes sanitaires à cause de la forte humidité (BERBIGIER 1975). L'humidité relative de l'air ambiante est certes bénéfique pour la perte de chaleur par voie latente mais une humidité relative élevée limite la thermolyse (GRANIER *et al.* 1998; HUYNH *et al.* 2005a; HUYNH *et al.* 2005b).

Le choix du revêtement de sol est aussi important. Le porc passe environ 70 % du temps au repos (DUCREUX *et al.* 2002) et lorsqu'il est couché plus de 20 % de son corps est en contact avec le sol (DENICOURT *et al.* 1987). De plus en situation de **stress thermique**, ce temps de repos augmente. En situation de **stress thermique**, DUCREUX *et al.* (2002) montrent que le porc (65 kg) se couche préférentiellement sur le caillebotis intégral ou sur le béton nu comparé à la litière. L'étude comparative en saison chaude entre caillebotis intégrale et partiel faite par COURBOULAY *et al.* (2003) ne montrent pas d'effet du sol sur les performances du

porc. Toutefois, l'état de propreté des animaux et de la loge sont plus dégradés sur caillebotis partiel que sur caillebotis intégral. Une mauvaise maîtrise de ces paramètres conduit à la dégradation de la santé des animaux.

Pour permettre au porc de limiter le contact avec ses congénères, source de chaleur supplémentaire au **stress thermique**, l'espace alloué par porc doit être suffisant et doit évoluer avec le poids de l'animal (KIM *et al.* 2017). La norme est de 0,65 m² par porc en engraissement (COURBOULAY *et al.* 2006). Or, en situation de stress (28 °C), MASSABIE *et al.* (2006) montrent que sur des porcs en croissance, une surface de 1,20 m²/porc contribue à améliorer la croissance de l'ordre de + 5 % par rapport à une surface de 0,84 m²/porc. Ces résultats concordent avec ceux de COURBOULAY (2005) qui observe une augmentation de la croissance lorsque la surface passe de 0,85 à 0,97 m²/porc.

4.1.3. Modifier la conduite alimentaire

Pour réduire la production de chaleur l'animal va principalement modifier son comportement alimentaire et sa consommation d'aliment et d'eau. De nombreuses revues sur les stratégies nutritionnelles pour gérer les effets du **stress thermiques** ont été publiées chez la vache laitière (WEST 2003), les volailles (DAGHIR 2008; LIN *et al.* 2006b) et les porcs (RENAUDEAU *et al.* 2008; RENAUDEAU *et al.* 2011a). Ces stratégies consistent à modifier la composition de l'aliment ou la distribution de l'aliment pour limiter l'extra-chaleur.

4.1.3.1. Changer la composition nutritionnelle de l'aliment

La réduction de la consommation d'aliment en situation de **stress thermique** est généralement considérée comme une adaptation pour réduire la production de chaleur métabolique. L'augmentation de la chaleur due à l'utilisation métabolique est plus élevée dans le cas des protéines ou des fibres brutes que pour l'amidon ou les graisses. HENRY (1985) propose d'utiliser moins de fibres et plus de protéines. De plus, l'auteur soupçonne une limitation progressive de la capacité gastro-intestinal, ce qui est soutenu par JØRGENSEN *et al.* (1996) qui montrent que le tractus gastro-intestinal des porcs nourris avec une alimentation riche en fibres est plus lourd que les ceux nourris avec une alimentation standard. Des régimes pauvres en protéines ou en fibres devraient atténuer l'effet du **stress thermique** associé. L'augmentation de la concentration en énergie du régime alimentaire par l'ajout de lipides peut atténuer l'effet du **stress thermique** car l'apport de matière grasse augmente l'apport énergétique tout en réduisant l'effet thermique de l'aliment. Les performances de croissance

des porcs en finition sous **stress thermique** ont été améliorées avec des régimes riches en matières grasses (KATSUMATA *et al.* 1996; SPENCER *et al.* 2001; STAHLY *et al.* 1981), mais dans la plupart des études, l'ajout de matières grasses dans la ration a entraîné une réduction de la qualité de carcasse. En utilisant un régime riche en matières grasses et complété avec de la lysine de synthèse, MYER *et al.* (2008) ont montré une amélioration de la vitesse de croissance des porcs sans effets négatifs sur l'adiposité de la carcasse. Chez les porcs, une diminution de la teneur en protéines brutes sans supplémenter par des acides aminés de synthèse entraîne une forte réduction des performances de croissance en raison du déséquilibre en acides aminés (RENAUDEAU *et al.* 2008). D'après les résultats disponibles dans la littérature, RENAUDEAU *et al.* (2011a) concluent que l'utilisation de régimes à faible teneur en protéines brutes peut atténuer les effets du **stress thermique** uniquement chez les animaux très sensibles à la chaleur (porcs en finition et truies allaitantes).

4.1.3.2. Changer de stratégies alimentaires

Certaines modifications relativement simples de la conduite alimentaire peuvent aider les porcs à faire face au **stress thermique**. Les études sur le comportement alimentaire du porc en croissance suggèrent que leurs performances sous la contrainte thermique peuvent être améliorées en favorisant l'accès à l'aliment lors des périodes les plus fraîches de la journée ou en fractionnant la distribution de l'aliment (RENAUDEAU *et al.* 2004a).

Rappelons qu'une restriction d'eau renforce l'effet négatif du **stress thermique** sur les performances de l'animal. Pour favoriser la consommation en aliment des animaux il est préférable de laisser le libre accès à l'eau. Dans de nombreuses régions chaudes, l'eau potable fournie aux porcs est souvent à température ambiante ou chaude. Certaines études ont montré que la consommation d'eau glacée améliorerait les performances des animaux (JEON *et al.* 2006).

Dans cette partie, nous retiendrons que différents solutions techniques existent pour limiter les effets néfastes du **stress thermique** sur les performances du porc en croissance, soit en agissant sur la conduite alimentaire, l'ambiance du bâtiment ou la surface de contact. Outre les aspects financiers qui limitent le succès de certaines de ces solutions, ces techniques sont parfois inefficaces sous fortes humidités relatives.

4.2. Les solutions génétiques

Dans sa revue, MISZTAL (2017) souligne que l'amélioration génétique est lente mais cumulative tandis que l'amélioration de la conduite d'élevage est certes rapide mais requière des investissements financiers non négligeables et récurrents. Selon RENAUDEAU *et al.* (2004b), la solution génétique pour atténuer l'effet de la chaleur chez le porc conduirait à produire des animaux dont les performances ne sont pas ou sont peu réduites par le **stress thermique**. Les stratégies génétiques consisteraient à modifier le seuil de sensibilité à la chaleur, et/ou à améliorer l'efficacité de la thermorégulation par réduction de la thermogenèse, et/ou à augmenter la thermolyse. De manière théorique et sous l'hypothèse de l'existence d'un déterminisme génétique de ces caractères, l'amélioration génétique de l'adaptation à la chaleur peut se traduire par une modification du seuil de sensibilité (i.e. augmenter les températures critiques), par l'augmentation de la vitesse d'acclimatation à un stress thermique (i.e. diminuer le temps nécessaire pour revenir au niveau de performance avant le stress thermique) ou par l'amélioration de la capacité d'adaptation au stress thermique (*figure 9*).

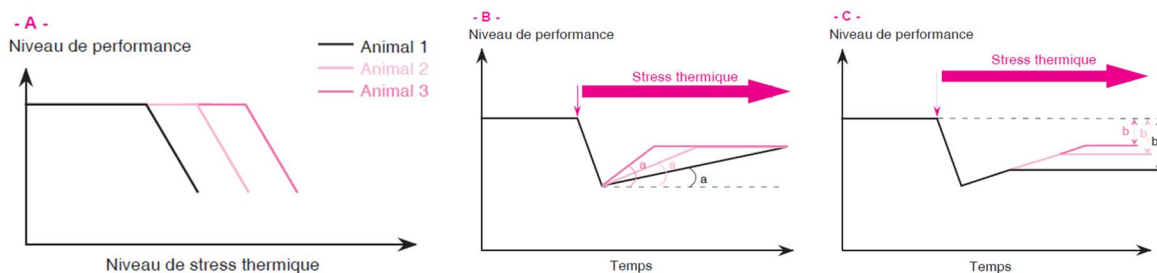


Figure 9. Schéma illustrant la sélection génétique pour l'adaptation à la chaleur.

Trois stratégies d'amélioration : A) augmenter le seuil de sensibilité à la chaleur ; B) augmenter la vitesse d'adaptation au chaud ; C) atténuer la diminution des performances au chaud (d'après RENAUDEAU *et al.* (2004a)).

4.2.1. Etats des lieux de la recherche sur la génétique de la tolérance à la chaleur chez les animaux d'élevage

A notre connaissance, le déterminisme génétique de la tolérance à la chaleur chez le porc en croissance a été peu étudié. Pour réaliser un état de l'art sur le sujet, nous nous sommes aussi intéressés à d'autres stades physiologiques (particulièrement la truie reproductrice) et d'autres espèces. Nous avons réalisé une recherche bibliographique à l'aide des bases de données suivantes : Web of Science, PubMed, Scencedirect et GoogleScholar. Dans un premier temps, les mots-clés suivants ont été utilisés : « genetic component », « heat stress », « heat tolerance », « QTL detection », « effects of season », « genetic variability » « genetic variation », « environmental variation », « hot environment », « ambient temperature », « thermal sensitivity ». Nous avons retenu alors les articles scientifiques originaux faisant état

d'une expérimentation et les revues dont l'un des objectifs a été de caractériser le déterminisme génétique de la tolérance à la chaleur chez les animaux. Les revues ont été aussi utilisées pour identifier d'autres articles scientifiques faisant état d'expérimentations traitant de la génétique de la tolérance au chaud. Ont été retenus que les articles scientifiques rédigés en anglais et parus dans des revues internationales et à comité de lecture, et ont été exclus les articles publiés avant 2000 et les communications scientifiques dans les congrès. De plus les articles comparant les performances zootechniques et/ou les paramètres physiologiques des types génétiques thermotolérants par rapport à des types génétiques sensibles à la chaleur ont aussi été écartés. En effet, dans ces articles la race ou la lignée est considérée comme un facteur de variation et les paramètres génétiques n'ont pas été estimés.

Un total de 20 revues publiées entre les années 2002 et 2017 a été trouvé. La plupart des revues abordent les aspects génétiques de la tolérance à la chaleur sur la majorité des animaux domestiques d'élevage (45 %), quelques revues traitent uniquement des bovins (25 %), mais seule une revue répertoriée traite uniquement de la génétique de la tolérance au chaud chez le porc (RENAUDEAU *et al.* 2004a). Concernant les études expérimentales traitant de la génétique de la tolérance à la chaleur, un total de 43 articles scientifiques a été trouvé et les articles ont été publiés entre 2000 et 2017. Le nombre d'articles et de revues a augmenté avec les années (*figure 10*), passant à une moyenne d'un article par an et d'une revue tous les 3 ans entre 2000 et 2010, à 2 revues et 4 articles faisant état d'expérimentation en moyenne par an à partir de 2010.

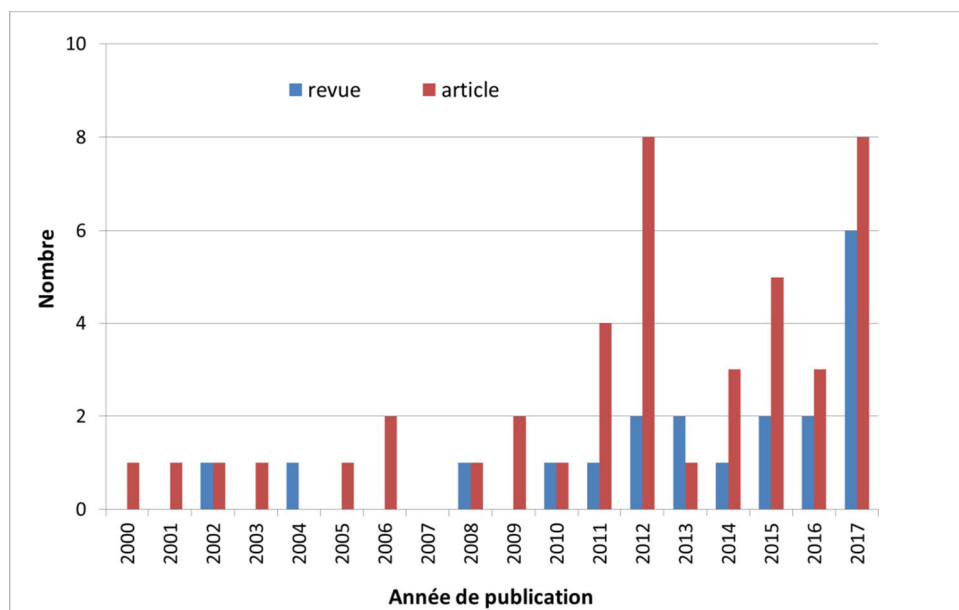


Figure 10. Évolution du nombre d'articles et de revues traitant de la génétique de la tolérance à la chaleur chez les animaux entre les années 2000 et 2017.

Cela est dû à l'intérêt croissant de la problématique de la génétique de la tolérance à la chaleur avec le changement climatique. Les expérimentations ont principalement eu lieu dans les pays ou les régions où il y a une forte variabilité climatique et une production animale économiquement importante comme en Australie, aux Etats-Unis d'Amérique ou au Brésil (*figure 11*). Notons qu'à part la Thaïlande, les pays de l'Asie, comme la Chine, ne sont pas représentés. Cela pourrait être dû à l'absence de publications de ces pays rédigés en anglais. On peut aussi penser que pour les mêmes raisons linguistiques, les pays hispanophones sont sous-représentés dans notre base bibliographique.

D'après les résultats de notre recherche bibliographique, il y a seulement deux études expérimentales FLEMING *et al.* (2017) et OLSON *et al.* (2003b) qui ont été effectuées dans des environnements différents et fortement contrastés (Nord de l'Europe vs. Afrique et USA vs. Venezuela). La plupart des études expérimentales ont porté sur les principales espèces d'élevage, le bovin (42 %), le mouton et la chèvre (14 %), le porc (14 %), et le poulet (12%). Chez ces espèces d'élevage, Les caractères étudiés étaient en majorité des caractères de production (47 %) comme le poids de carcasse, la production de lait, et des caractères fonctionnels (38 %) comme la température rectale.

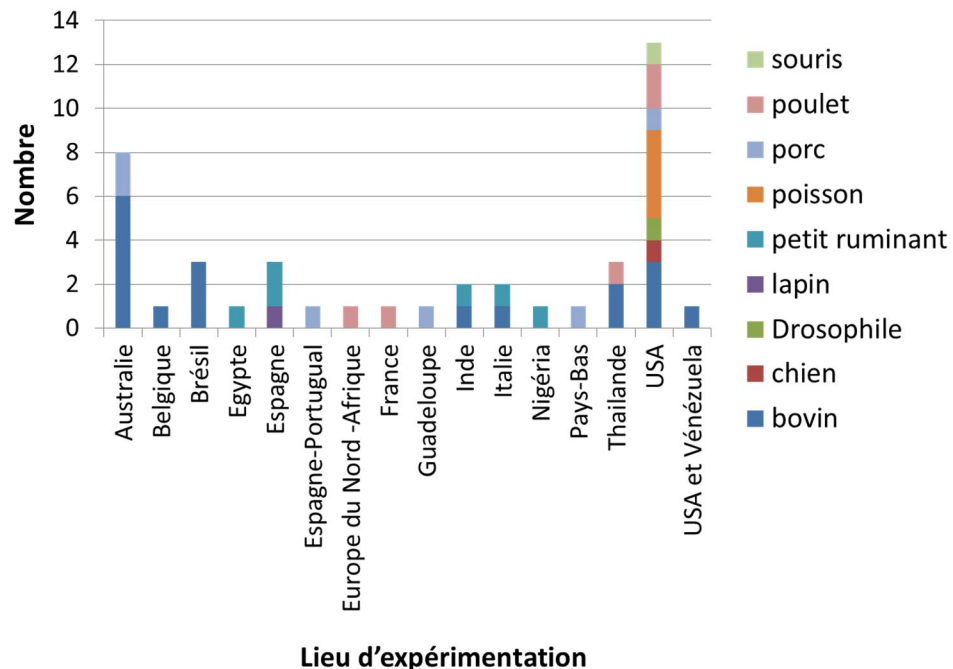


Figure 11. Répartition géographique des lieux d'expérimentation sur la génétique de la tolérance au chaud et les espèces étudiées entre les années 2000 et 2017.

Notons que les études expérimentales sur la génétique de la tolérance au chaud traitant des données génomiques (détection de QTL ou de gènes majeurs) ont augmenté avec le temps,

passant d'une moyenne d'un article scientifique faisant état d'une expérimentation tous les deux ans entre 2006 et 2011 à plus de 2 articles par an à partir de 2012. Cela pourrait être dû à la disponibilité récente des nouvelles technologies génomiques permettant de génotyper à moindre coût un nombre important d'animaux (IDE et INRA 2011).

Comme évoqué plus haut, à notre connaissance et sur la base de notre recherche bibliographique, il existe une seule revue traitant exclusivement de la génétique de la tolérance chez le porc. Concernant les études expérimentales sur la génétique de la tolérance à la chaleur chez le porc, nous avons trouvé 6 articles scientifiques dont 5 traitent de la truie reproductrice. Cela est sans doute lié au fait que la truie reproductrice (en particulier la truie allaitante) est plus sensible à la chaleur que les autres stades physiologiques. La seule étude répertoriée qui traite du porc en croissance montre que l'héritabilité du poids de carcasses est plus élevée sous **stress thermique** qu'en absence de **stress thermique**, ce qui suggère une interaction G x E sur le poids de carcasse (ZUMBACH *et al.* 2008). Par ailleurs, la totalité des études expérimentales sur le porc ont utilisé des analyses génétiques classiques (estimation de l'héritabilité et des corrélations génétiques sur la base d'informations phénotypiques et de liens de parenté) (*figure 12*). A notre connaissance, une seule étude sur la génétique de la tolérance à la chaleur chez le porc a traité de caractères fonctionnels (GOURDINE *et al.* 2017).

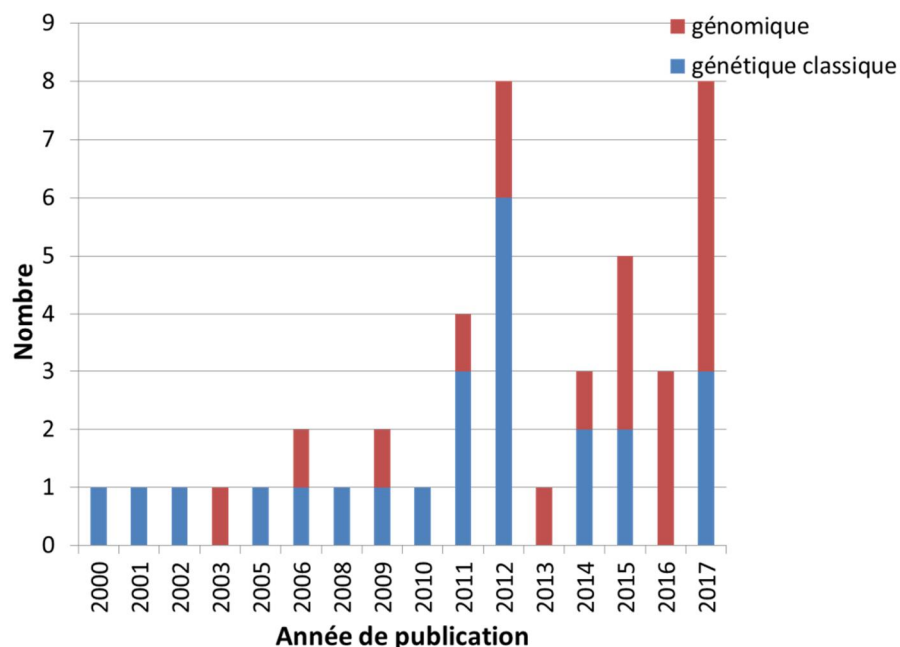


Figure 12. Évolution du nombre d'articles scientifiques publiés entre 2000 et 2017 et faisant état d'une expérimentation sur la caractérisation de la variabilité génétique de la tolérance à la chaleur chez les animaux en fonction du type d'outils utilisées entre la génétique « classique » (estimation de l'héritabilité, ...) et la génomique (détection de QTL, ...).

4.2.2. Variabilité génétique de la tolérance à la chaleur

La sélection génétique de porcs adaptés à la chaleur suppose que la capacité de tolérer la chaleur ait un fondement génétique, c'est-à-dire fixé dans le patrimoine génétique et transmis aux descendants. Des différences génétiques entre animaux en réponse au **stress thermique** ont été observées chez plusieurs espèces, comme le porc (BLOEMHOF *et al.* 2012; GOURDINE *et al.* 2007; GOURDINE *et al.* 2017), le bovin (BOHMANOVA *et al.* 2006; HAYES *et al.* 2009; PRAYAGA *et al.* 2006) ou la volaille (LOYAU *et al.* 2016; TAOUIS *et al.* 2002). Dans les zones tropicales, le processus de sélection naturelle a favorisé l'émergence de races telles que le bovin Créole ou le porc Créole, avec une grande capacité à faire face au **stress thermique** (NAVES *et al.* 2011). Par exemple chez les bovins, une variabilité génétique de l'adaptation au chaud a été mise en évidence entre différents types génétiques, principalement en raison de la mise en place de caractéristiques morpho-physiologiques visant à augmenter la capacité à dissiper la chaleur (BURROW et PRAYAGA 2004). Ainsi la thermotolérance des races locales pourrait être utilisée par croisement avec les races commerciales internationales (Large White, Landrace, ...), mais le gain lié à l'effet d'hétérosis n'est pas permanent. A notre connaissance, peu d'études ont été publiées sur ce sujet chez le porc (MISZTAL 2017), malgré la large utilisation de schémas de sélection par croisement. Par ailleurs, le croisement avec des races adaptées mais relativement peu productives (ce qui explique en partie leur meilleure adaptation au chaud) pourraient être financièrement moins profitable dans les conditions de conduite intensive (BERMAN 2011; MCDOWELL *et al.* 1996). L'amélioration de l'adaptation à long terme des animaux au **stress thermique** pourrait être obtenue soit par la sélection de candidats dans des conditions climatiques stressantes, soit par introgression des gènes d'adaptation à la chaleur d'une race tropicale à une race commerciale.

Contrairement aux caractères de production et de reproduction, la variabilité génétique (héritabilité, corrélations génétiques, ...) des caractères liés à la tolérance à la chaleur est peu décrite. A notre connaissance, la température rectale est l'un des seuls paramètres pour lequel l'héritabilité a été estimée avec une bonne précision. Dans la littérature, les estimations de l'héritabilité pour la température rectale se sont révélées modérées, allant de 0,11 à 0,37, avec une gamme de valeurs similaire dans les différentes espèces étudiées (*tableau 1*). Peu de résultats sont disponibles chez le porc en croissance. Chez la truie allaitante, GOURDINE *et al.* (2017) ont estimé une héritabilité modérée pour la température rectale (h^2 entre 0,25 et 0,35). En outre, les corrélations génétiques entre les caractéristiques de performance et la température rectale sont généralement défavorables et modérées à élevées.

Tableau 1. Héritabilité de la température rectale chez différentes espèces d'élevage. (d'après GOURDINE *et al.* (2017) et RENAUDEAU *et al.* (2004b))

Espèce	Stades physiologiques	N.	h ²	Références
Bovine	post-sevrage	192	0.11 ± 0.16	DA SILVA (1973)
Bovine	Vache adulte	1700	0.25 ± 0.12	TURNER (1982)
Bovine	11 à 17 mois d'âge	445	0.33 ± NA ¹	TURNER (1984)
Bovine	15 mois d'âge	611	0.19 ± 0.13	MORRIS <i>et al.</i> (1989)
Bovine	post-sevrage	1341	0.19 ± 0.02	MACKINNON <i>et al.</i> (1991)
Bovine	3 à 5 ans d'âge	2403	0.17 ± NA ¹	BURROW (2001)
Bovine	0 à 18 mois d'âge	NA ²	0.12 ± 0.03	PRAYAGA et HENSHALL (2005)
Bovine	vache laitière	1695	0.17 ± 0.13	DIKMEN <i>et al.</i> (2012)
Volaille	0 à 7 jours d'âge	161	0.36 ± 0.18	TAOUIIS <i>et al.</i> (2002)
Porcine	Truie en lactation	697	0.35 ± 0.09	GOURDINE <i>et al.</i> (2017)

N = nombre d'observations utilisées pour estimer l'héritabilité

¹ NA = pas précisé.

Avec la disponibilité de séquences génomiques animales, la « révolution génomique » et ces nouveaux outils (puce à haut débit, ...) offre la possibilité de baliser le génome porcin de façon fine, d'annoter les gènes et d'identifier rapidement les marqueurs génétiques associés aux caractères d'intérêt (IDE et INRA, 2011). Dans le cas où les caractères phénotypiques de tolérance à la chaleur peuvent être difficilement mesurable à grande échelle, ou leurs héritabilités seraient faibles, l'utilisation des outils moléculaires peut donc s'avérer très efficace (BIDANEL *et al.* 2003), en intégrant les informations moléculaires dans l'amélioration génétique. A notre connaissance, aucun QTL où gènes influençant la tolérance à la chaleur n'a été identifié chez le porc. Mais si un faible nombre de marqueurs explique une grande part de la variance génétique de la tolérance au chaud, la sélection d'animaux thermotolérants pourrait être envisagée. Dans d'autres espèces, il existe des exemples récents de succès, tels que les QTL associés à la température corporelle chez la caille japonaise et chez le poulet (MINVIELLE *et al.* 2005; NADAF *et al.* 2009) ou des marqueurs moléculaires liés au gène « poil court » chez les bovins (OLSON *et al.* 2003b).

4.2.3. La tolérance à la chaleur dans les schémas de sélection

À notre connaissance, aucun programme commercial d'amélioration génétique incluant des caractères de thermotolérance dans l'index de sélection n'est mené. Néanmoins, il est probable que les entreprises privées internationales de sélection porcine profitent de leur présence dans les élevages localisés dans des environnements contrastées (Europe du Nord, Europe du Sud, Amérique du Sud ...) pour sélectionner des animaux dédiés à ces divers environnements. En effet, contrairement à la sélection des bovins laitiers où le marché pour des semences de taureaux thermotolérants est relativement petit et l'intervalle entre générations est plus long

que chez le porc, la sélection contre le **stress thermique** pourrait être plus avantageuse chez le porc.

Dans le cas où cette sélection est déjà menée dans les entreprises porcines privées, la sélection est probablement classiquement menée, en utilisant les critères de production et de reproduction traditionnels (vitesse de croissance, composition corporelle ...) et aucun estimateur directement associé à la thermotolérance n'est probablement prise en compte. La prise en compte des caractères de thermotolérance dans les systèmes d'élevage conventionnels n'est pas évidente. Ceci est dû en premier lieu à la difficulté de définir la robustesse ou la résilience à la chaleur directement en termes de caractères mesurables (Misztal, 2017). S'agit-il du caractère « chute de la consommation en condition de **stress thermique** » ou d'un index synthétique de caractères de tolérance à la chaleur ? En second lieu, il est actuellement difficile de choisir des phénotypes biologiquement pertinents pour la tolérance à la chaleur et techniquement faciles à mesurer et à enregistrer en routine dans des conditions de **stress thermique**. Enfin, en raison de cette absence de formalisation des critères appropriés pour sélectionner pour une meilleure tolérance à la chaleur, aucune quantification de la pondération économique des caractères de thermotolérance n'a encore été proposée chez le porc.

De manière générale, le choix de la méthode de sélection sera conditionné par la nature de l'antagonisme entre les caractères de production et d'adaptation. Comme le suggère RENAUDEAU *et al.* (2004b), dans le cas où l'antagonisme production-thermotolérance est lié à un déséquilibre de liaison, on peut supposer que les allèles favorables des gènes de production sont toujours fortuitement associés aux allèles défavorables des gènes de thermotolérance et alors une sélection intra-race pourrait être utilisée avec des objectifs de sélection combinant production et adaptation. En revanche si l'antagonisme entre production-thermotolérance est déterminé par des effets pléiotropes défavorables, la sélection conjointe des deux objectifs s'avèrerait difficile intra-population. Comme le souligne MISZTAL (2017), la sélection génétique pour une meilleure adaptation au chaud pourrait se faire au détriment des performances de production.

Dans cette partie, nous retiendrons que le déterminisme génétique de la tolérance au chaud chez le porc en croissance est peu connu, même si de nombreuses études suggèrent une part non négligeable de la composante génétique dans la variabilité des caractères de production et de thermorégulation. De nombreuses études restent à réaliser avant de pouvoir proposer des stratégies d'amélioration génétique de la tolérance à la chaleur. Le succès d'une sélection pour une meilleure thermotolérance dépendra notamment i) du niveau d'antagonisme entre les gènes d'adaptation au chaud et ceux liés à la production, ii) de la définition d'un index de robustesse au chaud, iii) la capacité de recueillir les informations phénotypiques et génomiques à grande échelle.

LES OBJECTIFS DE LA THESE

L'objectif de cette thèse est d'acquérir des connaissances sur le déterminisme génétique de l'adaptation à la chaleur chez le porc en croissance. Ces connaissances pourraient permettre de contribuer, par la voie génétique, au développement de la filière porcine en milieu tropical, mais aussi en milieu tempéré compte-tenu du changement climatique.

Pour atteindre les objectifs de cette étude, nous avons étudié:

- Au niveau phénotypique : les effets du milieu de production (tempéré vs. tropical humide) sur les performances et les réponses thermorégulatrices des porcs en croissance et les interactions G x E où G représente les familles de père (10 familles) et E les environnements de production (tempéré vs. tropical humide)
- Au niveau de la génétique quantitative classique : la comparaison de la variabilité génétique et des corrélations des caractères entre milieu tempéré et milieu tropical humide
- Au niveau de la génétique quantitative utilisant les données génomiques : la détection de QTL associés à l'adaptation au chaud et aux interactions G x E.

Cette thèse s'inclut dans un projet dénommé « PigHeaT » (pour Pig Heat Tolerance), <http://www6.inra.fr/pigheat>) de plus grande ampleur et financé par l'Agence Nationale de la Recherche (ANR) dont les objectifs sont i) d'identifier les QTL d'adaptation au chaud en étudiant la réponse directe au **stress thermique** pour identifier les gènes impliqués dans les voies métaboliques et en étudiant la réponse indirecte au **stress thermique** pour identifier les gènes affectant la croissance ou la robustesse aux variations environnementales ; ii) de mieux comprendre les mécanismes physiologiques sous-jacent à l'adaptation au chaud.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Cette thèse a été réalisée en grâce aux outils expérimentaux du département de Génétique Animale de l'INRA, en exploitant les différences entre les races porcines Créole (CR) et Large White (LW) pour mettre en évidence les régions chromosomiques impliquées dans une meilleure adaptation à la chaleur. Des phénotypes d'élevage et de thermorégulation ont été réalisés au sein des unités expérimentales INRA-GenESI (Génétique et Systèmes d'Élevage) du Magneraud (Poitou-Charentes) et d'INRA-PTEA (Plateforme Tropicale d'Expérimentation sur l'Animal) de Guadeloupe. Ces mesures ont été réalisées conjointement sur ces unités distantes de plus de 7 000 km, sur des animaux apparentés (mêmes verrats, truies Large White demi-sœurs). Les données de cette thèse ont été collectées entre Avril 2013 et Octobre 2014. Pour chaque bande, l'expérimentation en croissance commençait à partir de la 11^{ème} semaine d'âge.

1. LE CONTROLE DE L'ENVIRONNEMENT

1.1. L'ambiance climatique

Le contrôle de l'environnement climatique des deux élevages a été réalisé en enregistrant les températures et les humidités relatives ambiantes horaires pendant toute la durée de l'expérimentation. Ces mesures ont été effectuées grâce à une clé USB (EL-USB-2+) placée dans la salle d'engraissement à l'INRA-GenESI et une station de météo Campbell (Campbell Scientific Ltd Shepshed UK) à l'INRA-PTEA. La conduite de l'élevage se rapprochait des conditions réelles d'élevage propres aux deux environnements ; c'est ainsi que le bâtiment expérimental en milieu tempéré est fermé alors qu'en milieu tropical, les animaux sont élevés dans un bâtiment semi-ouvert soumis aux fluctuations du milieu extérieur.

1.2. L'alimentation

Les aliments post-sevrage et engraissement étaient des aliments commerciaux standards. Ils ont été standardisés entre les deux élevages. Pour chaque bande, en début et en fin de post-sevrage et d'engraissement, 100 g d'échantillon d'aliment post-sevrage et engraissement ont été prélevés et conservés sous vide à 4 °C dans des sachets 20 x10 cm. En fin d'expérimentation, les échantillons ont été analysés pour la composition chimique. L'utilisation d'un aliment monophasé en engraissement a été retenue pour ne pas créer de source de variabilité entre les élevages. Les animaux ont un accès libre à l'aliment et à l'eau. Concernant les truies en gestation et en lactation, étant donné que les besoins des truies dans les deux environnements sont différents, la conduite des truies en reproduction, spécifique à chaque élevage, n'a pas été modifiée de façon à assurer le sevrage d'un maximum de

porcelets en bonne santé dans les deux conditions. Les porcelets ont reçu un complément 1^{er} âge à 21 jours d'âge. En post-sevrage, la conduite spécifique à chaque élevage n'a pas été modifiée (en milieu tempéré, aliment 1^{er} et 2^{ème} âge ; en milieu tropical un mélange de 1^{er} âge - 2^{ème} âge au début puis rapidement uniquement du 2^{ème} âge). A partir de la 10^{ème} semaine d'âge, les porcs ont reçu un aliment croissance, sans transition avec l'aliment post-sevrage.

2. LES ANIMAUX

Deux types génétiques ont été utilisés dans cette étude : le type génétique Créole (CR) et le Large White (LW). Le porc Créole représente une ressource génétique originale et unique (BURGOS-PAZ *et al.* 2013; GOURDINE *et al.* 2010b; IANNUCELLI *et al.* 2006; SANCRISTOBAL *et al.* 2006). Ce génotype a évolué avec l'histoire de la région Caraïbe Amérique du sud, Amérique centrale où les premiers animaux, d'origine ibérique, ont été introduits au XVe siècle avec la colonisation européenne (BURGOS-PAZ *et al.* 2013). Le porc Large White est une race commercialisée dans le monde pour ses bonnes aptitudes de production et de reproduction. Le porc Large White est plus productif que le porc Créole mais il est plus sensible à la chaleur. En effet, sous la pression de son environnement et par les croisements successifs, le type génétique Créole a développé des capacités d'adaptation au climat tropical humide (NAVES *et al.* 2011; RAMIREZ *et al.* 2015; REVIDATTI *et al.* 2014). La **figure 13** synthétise la structuration de la population du dispositif expérimental.

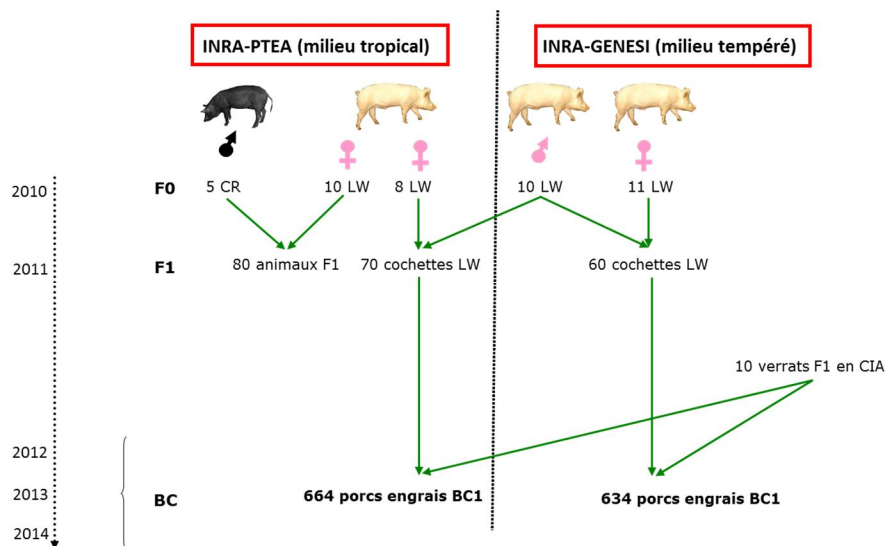


Figure 13. Représentation schématique du dispositif expérimental.

Les flèches vertes représentent la diffusion des gènes des grands-parentaux (F0) aux animaux backcross (BC) de 2010 à 2014. Cinq verrats Créole (CR) ont été croisés avec 10 truies Large White (LW). Parmi les 80 animaux F1 engendrés, 10 verrats F1 (2 par origine Créole) ont été élevés en centre d'insémination artificiel (CIA) et ont été croisés avec 70 truies LW en milieu tropical et 60 truies LW en milieu tempéré. Ces truies sont génétiquement très liées car elles sont issues de 10 verrats LW et leurs mères LW (8 femelles en milieu tropical et 10 en milieu tempéré) sont demi-sœurs ou cousines. Ce dispositif a généré un total de 664 porcs engrais BC de première génération (BC1) en milieu tropical et 634 BC1 en milieu tempéré.

Les animaux phénotypés sont issus du rétro-croisement entre 10 verrats F1 CR x LW hébergés à l'INRA-GenESI (Rouillé) avec 130 femelles LW. Ce sont des backcross (CR x LW) x LW provenant de 11 bandes en milieu tempéré et 12 en milieu tropical. En maternité, la répartition des truies dans les bandes a été réalisée afin d'avoir un minimum d'apparentement entre les truies dans une bande donnée. Les accouplements entre père F1 et femelles LW ont été réalisés avec l'objectif i) d'avoir tous les mâles F1 représentés dans chaque bande ; ii) d'avoir un maximum de mâles F1 représentés pour chaque grand-père maternel. La majorité des inséminations artificielles (IA) ont été réalisées en semence fraîche, sauf les deux dernières bandes en milieu tropical qui ont été inséminées avec des paillettes décongelées. Pour chaque bande, parmi les portées des 11 femelles LW inséminées, en moyenne 8 portées de 8 porcelets (4 femelles et 4 mâles castrés) ont été choisies pour une mise en testage et un transfert en post-sevrage. En sortie de post-sevrage, 7 à 8 porcelets de chacune de ces portées ont été répartis dans 6 loges de 10 porcs, à raison de 1 couple de plein-frères/pleines sœurs maximum dans chaque loge. Les loges ont été établies par sexe, soit en moyenne 3 loges de femelles et 3 loges de mâles castrés.

3. LES PHÉNOTYPES

Mon arrivée à l'Unité de Recherches Zootechniques en 2013 a concorde avec la réalisation des dernières mesures sur les phénotypes d'élevage et des derniers prélèvements (sang, plasma, fèces) pour les futures analyses génétiques, génomiques, physiologiques dans le cadre du projet ANR PigHeaT. J'ai pu donc participer aux différentes mesures réalisées sur les dernières bandes de porcs backcross élevés en climat tropical et j'ai pu bénéficier de la dynamique de recherches multidisciplinaires (zootechnie, génétique, génomique, physiologie, nutrition, système d'élevage) qui existe au sein de l'Unité de Recherches Zootechniques et au sein du projet ANR PigHeaT. Tous les phénotypes ont été enregistrés sur l'outil de gestion des données INRA - MARGAU Porc afin de faciliter l'accès à tous les participants du projet PigHeaT. Les animaux sont sortis du post-sevrage en début de semaine 10, ils ont été pesés et les lots d'engraissement ont été constitués. Le distributeur automatique de concentrés (DAC) a été ouvert aux 2 loges couplées pendant la semaine 10 pour que tous les animaux s'y habituent. Cela a laissé une semaine d'adaptation au DAC avant le début du contrôle en semaine 11.

Le planning des mesures pendant la croissance pour chaque bande est détaillé dans la *figure 14*

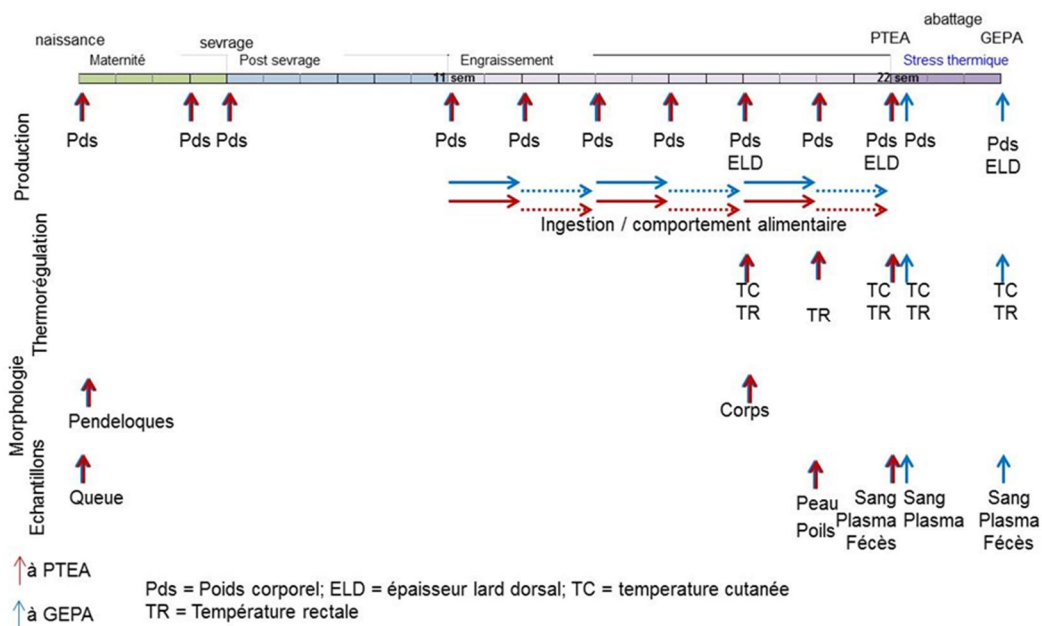


Figure 14. Schéma synthétique représentant les mesures et les prélèvements réalisés sur les animaux backcross de la naissance à 25 semaines d'âge (25 sem).

Dans le cadre de ma thèse, seuls les phénotypes mesurés de 11sem à 23 sem d'âge ont été analysés.

3.1. Les phénotypes des caractères de production

Tous les animaux backcross sélectionnés après le post-sevrage ont été contrôlés pour leur consommation individuelle pendant la croissance jusqu'au début de la semaine 23. Chaque animal a été équipé d'une bague d'identification à l'oreille permettant l'identification par le distributeur électronique (DAC, Acema 128). Dans chaque bande, le contrôle de l'ingestion a été appliqué en alternance toutes les deux semaines sur la moitié des animaux, les autres animaux étant nourris par des nourrisseurs classiques. Par conséquent, à un instant donné, parmi les 6 loges testées dans une salle, 3 loges ont été nourries en DAC, et 3 en nourrisseur collectif. Au bout de 2 semaines, l'accès aux DAC a été modifié pour permettre aux animaux précédemment en nourrisseurs collectifs d'être contrôlés pour l'ingestion pendant les 2 semaines suivantes et ainsi de suite. Ainsi nous disposons des données de consommation sur les semaines 11-12, 15-16 puis 19-20 pour la moitié des animaux et sur les semaines 13-14, 17-18 et 21-22 pour l'autre moitié. Sur la durée totale de l'expérimentation, nous avons veillé à ce que qu'il y ait toujours les deux sexes contrôlés en DAC à un moment donné. Tous les animaux ont été pesés à la naissance, une semaine avant le sevrage (3^{ème} semaine), au sevrage (4^{ème} semaine), en semaine 10 et ensuite toutes les 2 semaines depuis le début de l'engraissement (11^{ème} semaine) jusqu'à la fin du contrôle (23^{ème} semaine), sans mise à jeun

préalable. L'épaisseur de lard a été mesurée grâce à une sonde ultrason (Agroscan) aux semaines 19 et 23. Un total de 6 mesures a été réalisé (épaule, dos, rein à gauche et à droite).

3.2. Les phénotypes des caractères de thermorégulation

Les mesures des paramètres de thermorégulation permettent d'évaluer la capacité de l'animal à thermo-réguler. L'évolution de la température interne est observée en pratique par la mesure de la température rectale. D'une part parce qu'elle est corrélée à la température des organes internes (YAMAMOTO *et al.* 1971) et d'autre part parce que la prise de mesure est simple et peu coûteuse. En effet, un simple thermomètre est nécessaire. Dans le cadre de ma thèse, deux paramètres ont été mesurés, la température cutanée qui permet d'évaluer la capacité de pertes de la chaleur par voie sensible et la température rectale.

Lors des pesées, en semaine 19 et 23, la mesure de température cutanée a été réalisée à l'aide d'un thermomètre sonde thermocouple (OmégaHH thermj/k/t W Holster, ref HH-21A) avec des sondes de contact type K (ref 88002K). La mesure a été réalisée au niveau du dos au site P2. Après avoir posé la sonde sur le dos de l'animal, la température donnée par le boîtier a été lu. Cette température se stabilise environ 30 secondes après la pose de la sonde sur le dos de l'animal. L'appareil est posé sur l'animal (et non appuyé car la pression entraîne un échauffement qui fausse la mesure). La température rectale a été mesurée aux semaines 19, 21 et 23, lors des pesées à l'aide d'un thermomètre digital.

4. LE GÉNOTYPAGE

Le génotypage vise à déterminer les génotypes d'un polymorphisme chez un individu. Chaque échantillon de tissus (sang ou queue) prélevé pour extraction d'ADN a reçu un identifiant code-barre généré par MARGAU porc. Les échantillons ont été prélevés en double par sécurité et pour d'éventuelles analyses ultérieures. Les identifiants d'échantillons ont été importés dans l'outil de gestion des échantillons Barcode de la plateforme génomique genotoul, afin de favoriser la traçabilité de chaque prélèvement. Tous les codes-barres additionnels (pour les boîtes, les tubes, les compartiments ...) ont également été créés dans Barcode. Des prélèvements de tissus ont été réalisés pour l'extraction d'ADN dès la production des animaux (F0, F1 et BC). Deux types de tissus ont pu être utilisés: la queue prélevée 2 à 3 jours après la naissance et si le prélèvement de queue avait été omis, deux prises de sang ont été effectuées. Une fois prélevés, les échantillons ont été stockés et conservés à -20°C au Centre de Ressources Biologiques Animales (CRB-Anim) de l'INRA-URZ et la moitié ont été expédiés avec bloc-froid à l'INRA GenPhyse pour extraction d'ADN. Les

doublons sont conservés au CRB-Anim. Des puces à ADN pangénomique (qui couvrent le génome) permettant de génotyper un nombre croissant de SNPs ont été utilisées. Schématiquement, une puce est une plaque sur laquelle se trouvent des microbilles, chacune spécifique d'un SNP, recouvertes de fragments d'ADN, appelés oligonucléotides. Ces oligonucléotides correspondent à la séquence située en amont du SNP. L'ADN, préalablement amplifié et segmenté, est mis en contact avec les microbilles et les fragments se fixent sur les oligonucléotides correspondants. La plaque est ensuite lavée afin d'éliminer les fragments d'ADN qui ne se sont pas fixés. Des nucléotides associés à des fluorochromes, rouge ou vert selon la base, sont ensuite déposés sur la plaque et vont s'ajouter à l'oligonucléotide de manière complémentaire à l'ADN génomique, la couleur rouge ou vert permettra ainsi d'indiquer l'allèle observé. La plaque est scannée pour analyser la fluorescence et déterminer les génotypes des SNPs de la puce. Ainsi pour chaque individu génotypé, nous obtenons un ensemble d'allèles présents sur son génome.

5. LES ANALYSES STATISTIQUES

Les analyses statistiques ont été réalisées avec les logiciels suivants :

- SAS (Statistical Analysis System) est un logiciel de statistique édité par SAS Institute utilisé sur plus de 83 000 sites clients dans 149 pays (<https://www.sas.com/>). SAS (version 9.4, Inst.Inc.Cary, NC) a été principalement utilisé pour les analyses de variances et les corrélations. SAS est un logiciel payant
- R est un logiciel de statistique distribué gratuitement par le CRAN (Comprehensive R Archive Network) à l'adresse suivante <http://cran.r-project.org/>. R (version 3.3.2, R Core Team, 2016) a été principalement utilisé pour la description des données, les représentations graphiques, les analyses multifactorielles (ACP, AFC ...) et les analyses de détection de QTL.
- VCE (Variance component estimation) est un programme gratuit (NEUMAIER et GROENEVELD 1998) permettant d'estimer les matrices de variance-covariance par la méthode REML (REstricted Maximum Likelihood) ou la méthode d'échantillonnage de Gibbs. VCE 6 a été utilisé pour les analyses d'estimation des paramètres génétiques (modèle animal).

5.1. La connaissance des données

5.1.1. Les statistiques descriptives

La description des données quantitatives (position et dispersion) a été réalisée par calcul de la moyenne, des quartiles, du minimum, du maximum, l'écart-type et le coefficient de variation, en utilisant la fonction *summary* de R ou de SAS. Les variables qualitatives ont été décrites par le calcul de pourcentage par la fonction *summary* de R ou la procédure *PROC FREQ* de SAS. La distribution des variables a été représentée par des histogrammes et des boîtes à moustaches (pour les variables quantitatives) et des diagrammes en barres (pour les variables qualitatives) principalement à l'aide des fonctions *plot*, *hist*, *boxplot* et *barplot* du logiciel R. L'analyse statistique descriptive a permis d'identifier les individus « aberrants » (ceux dont la mesure pour un phénotype donnée était au-dessus ou en-dessous de la moyenne plus ou moins de 3 écart-type phénotypique). Ces individus « aberrants » ont été analysés pour exclusion éventuel du jeu de données, en comparant la valeur de la mesure « aberrante » aux valeurs des autres phénotypes et en vérifiant la pertinence biologique de la valeur. Par exemple, entre deux porcs de 50 kg de poids vif en semaine 23 avec une épaisseur de lard de 25 mm pour l'un et de 7 mm pour l'autre, seul le porc de 25 mm d'épaisseur de lard dorsal sera exclu pour inadéquation entre son poids et son adiposité.

5.1.2. La normalité des données

La majorité des tests statistiques utilisés (tests paramétriques) sont construits sous l'hypothèse que la distribution des données suit une loi normale. La normalité des données a été testée sur les données brutes et sur les résidus après analyse, par méthode graphique (comparaison de l'histogramme à la courbe normale) et méthode statistique avec le test de Shapiro-Wilk soit avec la fonction *shapiro.test* de R ou la procédure *PROC UNIVARIATE* de SAS. Lorsque les données ne suivaient pas la normalité ou que l'histogramme s'éloignait fortement de la courbe théorique gaussienne, une transformation adéquate a été réalisée par transformation Box-Cox à l'aide de la fonction *boxcox* du package *MASS* de R.

5.2. Les analyses multifactorielles

Les analyses multifactorielles utilisées sont l'analyse en composantes principales (ACP) et la classification ascendante hiérarchique (CAH). L'objectif de l'ACP est de résumer un tableau de données individus x variables quantitatives, en étudiant les ressemblances entre individus sur l'ensemble des variables et en dégagant des profils d'individus (CORNILLON *et al.* 2012). La CAH a pour objectif de construire une hiérarchie sur les individus et se présente sous la forme d'un dendrogramme (ou arbre de classification). Dans le papier I, l'ACP a été utilisée avec le package *FactoMineR* (LE *et al.* 2008) de R afin de déterminer des profils de familles robustes ou sensibles à la chaleur, sur la base de leurs moyennes ajustées pour les phénotypes étudiés. L'ACP a été aussi utilisé pour vérifier que les deux environnements sont différents en caractérisant les bandes d'animaux par les paramètres climatiques (température, humidité et interactions) qu'elles ont connus. Cette analyse a été suivie d'une classification ascendante hiérarchique (CAH). La CAH a permis de regrouper les bandes d'animaux dans des classes les plus homogènes possibles à partir des variables climatiques. Dans le papier III, l'ACP a été utilisée sur un tableau de distances génétiques (positionnement multidimensionnel ou MDS) afin d'avoir un aperçu de la représentation de SNP relativement aux animaux backcross et de vérifier génotypiquement le dispositif expérimental avec 5 grands-pères Créole et 10 familles de pères. La MDS a été réalisé avec la fonction *cmdscale* de R sur la matrice de distances génétiques. Cette matrice est issue de la matrice génomique d'apparenté entre paire d'individus obtenue avec la fonction *ibs* (Identity-by-State) du package *GenABEL* du logiciel R (KARSSEN *et al.* 2016).

5.3. Les analyses inférentielles

Différents tests statistiques ont été utilisés avec le logiciel SAS, R ou VCE. Le choix du modèle statistique dépendait du type de variable à expliquer et de la réponse cherchée.

5.3.1. Les analyses de variances (ANOVA)

L'analyse de variance est une méthode permettant de modéliser la relation entre une variable quantitative et plusieurs variables quantitatives et plusieurs variables qualitatives. L'essentiel des ANOVA a été réalisé avec le logiciel SAS aux moyens de la procédure *GLM* (General Linear Model) pour les données non-répétées et de la procédure *MIXED* pour les données répétées (LITTELL *et al.* 1998). La procédure *MIXED* permet d'estimer à la fois les effets fixes (effets différentiels à l'effet moyen général) et les effets aléatoires (effets dont les niveaux représentent un échantillon aléatoire d'une large gamme d'effets ayant une distribution probabiliste) par résolvant par itération un système d'équations connu sous les équations du modèle mixte (MME) d'Henderson (HENDERSON 1963). Les procédures *GLM* et *MIXED* assument la normalité des résidus. Dans le papier I, les procédures *GLM* et *MIXED* ont été utilisées pour estimer les différences significatives de moyennes ajustées entre environnements de production, entre familles de pères et les interactions sur les phénotypes étudiés. De manière générale, le modèle statistique était le suivant :

$$y = \text{moyenne générale} + \text{environnement} + \text{origine paternelle} + \text{bande (intra environnement)} + \text{sexe} + \text{interaction (environnement x origine paternelle)} + \text{résiduel}$$

où y est le phénotype à expliquer, l'environnement a deux modalités (tempéré vs. tropical), l'origine paternelle a 10 modalités (les 10 pères F1), la bande (intra environnement) a 11 classes en milieu tempéré et 12 en milieu tropical et le sexe a deux modalités (femelle vs. mâle castré). Toutes ces variables explicatives sont des effets fixes. L'animal a été inclus en effet aléatoire dans les modèles mixtes (pour les données répétées sur un même animal soit l'épaisseur de lard dorsal et les températures corporelles).

5.3.2. Le modèle animal

Le modèle animal est un modèle mixte particulier où la variance est expliquée par des effets environnementaux et des effets génétiques (additifs). L'idée est donc de quantifier la part de la variation expliquée par les effets génétiques additifs de la part dû à l'environnement et des effets génétiques indirects, en utilisant à la fois les informations phénotypiques (les mesures) et génétiques (les liens de parenté entre individus). Ce modèle statistique permet alors d'estimer les héritabilités et les corrélations génétiques. Dans le papier II, le logiciel VCE6 (GROENEVELD *et al.* 2010; NEUMAIER et GROENEVELD 1998) a été utilisé pour les estimer les héritabilités des phénotypes étudiés. Les phénotypes mesurés en environnement tempéré et tropical ont été analysés avec des modèles multivariées pour estimer les corrélations génétiques entre les environnements pour ces caractères. Comme tous les phénotypes ne

pouvaient être inclus dans une analyse unique, des analyses bivariées ou multivariées à quatre caractères ont été réalisées. Le pedigree contenait la généalogie des reproducteurs sur plus de 10 générations. Le modèle animal suivant a été utilisée :

$$y = \text{moyenne générale} + \text{environnement} + \text{bande (intra environnement)} + \text{sexe} + \text{animal} + \text{environnement permanent} + \text{résiduel}$$

où y représente le vecteur des phénotypes à expliquer, environnement, bande (intra environnement) et sexe sont des effets fixes et animal est l'effet aléatoire génétique additif et environnement permanent est l'effet aléatoire de la portée et résiduel est l'effet résiduel.

5.3.3. Les corrélations

Les corrélations phénotypiques ou génétiques permettent d'avoir une idée du niveau d'association phénotypique ou génétique entre deux caractères, concernant la direction de cette relation (antagonisme et favorable) et de l'intensité de cette relation (faible, moyenne ou forte). Dans le papier I, les corrélations résiduelles entre les caractères étudiés ont été estimées avec la procédure *PROC CORR* du logiciel SAS. Les corrélations résiduelles permettent d'estimer les associations entre caractères qui ne sont pas dues aux effets fixes (comme l'environnement de production ou la bande) pris en compte dans le modèle linéaire généralisé ou aux effets permanents dus aux liens entre différentes mesures sur un même animal pris en compte dans le modèle mixte. Deux types de corrélations ont été estimées : le coefficient de corrélation linéaire de Pearson qui suppose une relation linéaire entre variables et le coefficient de corrélation de Spearman qui mesure la dépendance entre deux variables de façon non-paramétrique (et donc même si la relation n'est pas linéaire). Dans le papier II, les corrélations phénotypiques et génétiques ont été estimées avec le logiciel VCE6. Le coefficient de corrélation génétique entre deux caractères permet de mesurer la liaison qui existe entre la valeur génétique additive des animaux pour le premier caractère et la valeur génétique additive de ces mêmes animaux pour le second caractère. Ainsi, une corrélation négative signifie que les valeurs génétiques additives relatives aux deux caractères évoluent en sens inverse alors qu'une corrélation positive signifie que ces valeurs évoluent dans le même sens. Quel que soit les papiers où nous avons présenté des corrélations entre caractères, nous avons effectué des tests pour déterminer si les corrélations génétiques étaient différents de zéro ou de 1 via la transformation Z' de Fisher. Cette transformation permet de convertir les coefficients de corrélation en une variable qui suit la distribution normale et ainsi de tester la significativité des différences entre coefficients de corrélation.

5.3.4. La détection de QTL

Le contrôle qualité

Une fois le génotypage effectué, des problèmes techniques ou statistiques peuvent perturber la détection des SNP associés aux caractères étudiés. Le contrôle qualité sur les SNP (erreur de génotypage) et sur les animaux (mauvaise qualité de l'ADN) doit donc être effectué.

Dans le papier III, le contrôle qualité a été effectué avec le package *GenABEL* du logiciel R (Aulchenko, 2015) au moyen de la fonction QC. Il a consisté à :

- Oter les SNP à taux de données manquantes élevé (Call Rate) car elles peuvent influencer les analyses
- Oter les SNP ayant une fréquence allélique de l'allèle mineur basse (MAF, minor allele frequency) car le risque d'erreur de génotypage est plus élevé et la puissance de détection est insuffisante
- Oter les individus où le taux de SNP manquants est élevé, où le taux d'hétérozygotie est faible.

5.3.4.1.L'analyse d'association ou GWAS

L'analyse d'association pangénomique appelée GWAS (Genome Wide Association Study) ou encore LD (Linkage Disequilibrium) cherche à démontrer l'association d'un allèle d'un marqueur (SNP) se trouvant proche ou dans le gène en question et un phénotype (MONGET et VEITIA 2014). Le GWAS à l'aide de puces à SNP n'a pas besoin de candidat a priori et permettrait d'identifier un nombre important de loci impliqués dans la tolérance à la chaleur. Le GWAS repose sur le principe du déséquilibre de liaison, c'est-à-dire d'une association non aléatoire de génotypes sur deux SNP données. Supposons deux SNP A et B possédant respectivement les allèles (A, a) et (B, b). Les haplotypes (combinaisons de SNP) reçus par les descendants sont AB, Ab, aB et bb avec la fréquence de 25% chacun (c'est l'équilibre de liaison). Si en revanche certains de ces haplotypes sont beaucoup plus fréquents, c'est qu'il existe une association préférentielle entre ces marqueurs, c'est le déséquilibre de liaison. C'est le cas de deux locus situés sur le même chromosome avec une distance très faible et avec absence de recombinaisons (IDE et INRA 2011). L'analyse statistique GWAS consiste donc à mesurer statistiquement l'association entre le polymorphisme d'un SNP et le phénotype étudié, en testant les hypothèses suivantes :

- H_0 : il n'y a pas d'association entre le SNP et le phénotype
- H_1 : le SNP est associé au phénotype.

Dans le papier III, la détection de QTL a été effectuée par analyse de variance testant l'effet d'un SNP sur le phénotype étudié (détection marqueur par marqueur). Un total de 9 types d'ANOVA ont été effectués (en milieu tempéré, en milieu tropical, analyse conjointe, en corrigeant par la mutation connue du gène *MC4R*, en corrigeant par la mutation connue du gène *IGF2* ou en corrigeant par les deux mutations *MC4R* et *IGF2*). Les effets fixes suivants ont été pris en compte : le sexe, la bande et le poids vif à l'âge correspond au phénotype étudié (en covariable). Les analyses GWAS ont été réalisées avec le package *GenABEL* du logiciel R (AULCHENKO 2015; AULCHENKO *et al.* 2007). De manière générale, le modèle s'écrit de la manière suivante :

$$y = \text{moyenne générale} + \text{bande (intra environnement)} + \text{sexe} + \text{SNP} + \text{polygénique} + \text{résiduel}$$

où y représente le phénotype à expliquer, bande (intra environnement) et sexe sont des effets fixes, SNP est l'effet fixe du SNP et polygénique est l'effet aléatoire polygénique et résiduel est l'effet résiduel.

Ces analyses GWAS aboutissent à des représentations dites « Manhattan plots » montrant la vraisemblance d'une association (en ordonnée) entre un SNP ou un locus dans une région génomique (en abscisse) et un caractère (MONGET et VEITIA 2014). Le choix du seuil de significativité n'est pas anodin car prendre un seuil de 5 % risquerait d'augmenter les résultats faux positifs, puisque certains marqueurs sont génétiquement liés. Plusieurs méthodes existent pour corriger le fait que les tests multiples effectués ne sont pas indépendants. Dans notre cas, nous avons considéré que les tests sont indépendants tous les 3 Mb, soit une moyenne de 1000 tests dépendants. Les seuils de significativité choisis (10, 5 et 1 %) ont alors été divisés par le nombre de tests dépendants, ce qui donne des seuils - $\log_{10}P$ -value de 5, 4,3 et 4.

5.3.4.2.L'analyse de liaison

L'analyse de liaison (LA) se base sur des dispositifs familiaux de type père-descendants et vise à étudier la transmission des allèles au sein de chaque famille. Dans le papier III, les analyses de liaison ont été effectuées avec les mêmes types d'ANOVA et au moyen du package *GenABEL* du logiciel R. La différence avec les GWAS réside dans la manière de codifier l'effet du SNP (effet de l'allèle mineur) en fonction de la transmission des allèles d'origine Créole. Concernant le choix du seuil de signification statistique, nous avons émis l'hypothèse que les tests LA sont indépendants tous les 20 Mb (en moyenne 150 tests dépendants) à cause du grand DL en raison de la co-ségrégation familiale. Sous cette hypothèse les seuils - $\log_{10}P$ -value sont alors de 4,18, 3,48 et 3,17 pour respectivement 10, 5 et 1 %.

LES PRINCIPAUX RÉSULTATS DE LA THESE

1. INTERACTIONS G x E SUR LES PHÉNOTYPES ÉTUDIÉS (PUBLICATION I)

1.1.Introduction à la publication I

Le principal objectif de ma thèse a été de caractériser la variabilité génétique de l'adaptation à la chaleur chez le porc engrais. Dans ce cadre, nous avons utilisé un dispositif familial en rétrocroisement (backcross) entre des porcs Large White (LW), sensibles à la chaleur, et des porcs Créole (CR) moins productifs mais plus thermo-tolérants. Différentes mesures ont été réalisées de façon simultanée en milieu tempéré (INRA GenESI, Le Magneraud) et en milieu tropical humide (INRA PTEA, Guadeloupe) sur ce dispositif familial et une base de données phénotypiques a été constituée, non seulement pour les aptitudes de production, mais également pour les caractéristiques thermorégulatrices. Avant d'aborder le déterminisme génétique de l'adaptation au chaud, il a fallu dans un premier temps, étudier la variabilité phénotypique des caractères étudiés, et caractériser les facteurs influençant cette variabilité. Le porc en croissance est sensible au **stress thermique** chronique en raison de la production de chaleur liée à son activité métabolique pour satisfaire ses besoins de croissance. La majorité des études menées en chambre climatique montre que lorsque la température excède la température critique d'évaporation (définie comme la température ambiante à partir de laquelle les pertes de chaleur par évaporation augmentent ; environ 25°C), l'appétit du porc diminue, ce qui provoque une réduction de ses performances de croissance. Cependant, la plupart des études disponibles sur le sujet ont été effectuées dans des milieux expérimentalement contrôlés avec des niveaux de températures constants. A notre connaissance, il y a très peu d'études quantifiant les effets du climat tempéré (majoritairement thermoneutre) comparé au climat tropical humide (**stress thermique** chronique) sur les performances de production et de thermorégulation de porcs en croissance génétiquement proches. D'autre part, outre l'environnement, les performances des porcs pourraient être modulées par des caractéristiques liées à l'origine paternelle, voire des interactions entre origine paternelle et environnement de production. Au cours de ce premier travail, nous nous sommes attachés à étudier les performances phénotypiques, en mettant l'accent sur les interactions famille x milieu de production.

1.2.Publication I

Interactions between sire family and production environment (temperate vs. tropical) on performance and thermoregulation responses in growing pigs

R. Rosé, H. Gilbert, T. Loyau, M. Giorgi, Y. Billon, J. Riquet D. Renaudeau et J-L Gourdine

(soumis à Animal le 05 Janvier 2017 à la section 1. Breeding and genetics

Et révisé et refusé le 28 Mars 2017 par la section 5. : Farming Systems & Env ;

Soumis ensuite à Journal of Animal Science le 06 Avril 2017

Et révisé puis soumis le 21 Juillet 2017 après décision de révision majeure)

Résumé

L'objectif de cette étude a été d'évaluer l'effet de deux environnements climatiques (tempéré, TEMP vs. tropical humide, TROP) sur les performances de production et les réponses thermorégulatrices des porcs en croissance. Un dispositif familial a été produit entre des porcs Large White (LW), sensibles à la chaleur, et des porcs Créole (CR) plus thermotolérants. Dix verrats F1 LW x CR ont été croisés avec 65 truies LW apparentées dans chaque environnement afin d'obtenir 1 298 animaux backcross (TEMP : n=634 porcs issus de 11 bandes; TROP : n=652 animaux issus de 12 bandes). Des pesées ont été réalisées tous les 15 jours de la 11^{ème} à la 23^{ème} semaine d'âge, et des épaisseurs de lard dorsal (ELD) ont été mesurées aux semaines 19 et 23. L'ingéré a été enregistré de 11 à 23 semaines d'âge. Le GMQ, la consommation journalière (CMJ) et l'indice de consommation (IC) ont été estimés. La thermotolérance a été évaluée via des mesures de température cutanée (TC, semaines 19 et 23) et rectale (TR, semaines 19, 21 et 23). Le calcul de l'index THI, combinant les effets de la température et de l'hygrométrie, montre une différence de 2.4°C entre TEMP et TROP. Le GMQ et la CMJ en TEMP sont plus élevés qu'en TROP (830 vs. 754 g/j et 2,20 vs. 1,80 kg/j, respectivement ; $P < 0,001$). Les températures corporelles en TROP sont plus élevées qu'en TEMP (respectivement 35,9 vs. 34,8°C pour la TC et 39,5 vs. 39,4°C pour la TR, $P < 0,001$). La majorité des caractères (GMQ, CMJ, IC, TR, ELD) montrent une interaction famille x environnement ($P < 0,05$) avec des familles « robustes » et « sensibles ». Nos résultats montrent une dépendance familiale de la tolérance à la chaleur, suggérant qu'il est possible de trouver des génotypes ayant un fort potentiel de production et une faible sensibilité à la chaleur. Des études supplémentaires sont nécessaires pour confirmer le niveau d'interactions entre la génétique et l'environnement et pour identifier les potentiels QTL liés à la tolérance à la chaleur chez le porc.

Animal: An International Journal of Animal Bioscience

Interactions between sire origin and production environment (temperate v. tropical) on performance and thermoregulation responses in growing pigs --Manuscript Draft--

Manuscript Number:	
Full Title:	Interactions between sire origin and production environment (temperate v. tropical) on performance and thermoregulation responses in growing pigs
Short Title:	Interaction sire origin x production environment
Article Type:	Research Article
Section/Category:	1. Breeding and genetics
Keywords:	climate; genetic by environment interaction; growing pig; heat stress; thermoregulation
Corresponding Author:	Jean-Luc Gourdine, Ph.D INRA Petit-Bourg, Guadeloupe FRANCE
First Author:	Roseline Rosé, Ph.D student
Order of Authors:	Roseline Rosé, Ph.D student Hélène Gilbert, Ph.D Thomas Loyau, Ph.D Mario Giorgi Yvon Billon Juliette Riquet, Ph.D David Renaudeau, Ph.D Jean-Luc Gourdine, Ph.D
Manuscript Region of Origin:	FRANCE
Abstract:	The aim of this study was to evaluate the effect of two climatic environments (temperate, TEMP v. tropical humid, TROP) on production and thermoregulation traits in growing pigs. A backcross design with Large White (heat sensitive) and Creole (heat tolerant) pigs was studied. The same 10 F1 boars (Large White x Creole) were mated with related Large White sows in each environment. A total of 1 298 backcross pigs (TEMP: n = 634 pigs from 11 batches; TROP: n = 664 pigs from 12 batches) were phenotyped on live BW (every 15 days from weeks 11 to 23 of age), voluntary feed intake (ADFI, from week 11 to 23), backfat thickness (BFT, at weeks 19 and 23), skin temperature (ST, at weeks 19 and 23) and rectal temperature (RT, at weeks 19, 21 and 23). Feed conversion ratio (FCR) was computed for the whole test period (weeks 11 to 23). The calculation of the temperature-humidity index showed an average difference of 2.4°C between TEMP and TROP environments. The average daily gain (ADG) and ADFI were higher in TEMP than in TROP (834 v. 754 g/d and 2.20 v. 1.80 kg/d, respectively, $P < 0.001$). Body temperatures were higher in TROP than in TEMP (35.9 v. 34.8°C for ST and 39.5 v. 39.3°C for RT, respectively, $P < 0.001$). Most of studied traits (i.e., BW, BFT, ADG, ADFI, RT) were affected by sire family × environment interactions ($P < 0.05$), showing "robust" and "sensitive" families. Our results show a family-dependency in the relationships between heat resistance and robustness, suggesting the possibility to find genotypes with high production and low heat sensitivity. Further research is needed to confirm the genetic by environment interaction and detect QTL related to heat tolerance.
Suggested Reviewers:	Umberto Bernabucci, Associate Professor Universita degli Studi della Tuscia bernab@unitus.it Expertise in heat stress in livestock

--	--

	Fabyano Fonseca Silva Universidade Federal de Vicosa fabyanofonseca@ufv.br expertise in tropical pig breeding
	Anna Wallenbeck, Associate Professor Swedish University of Agricultural Science anna.wallenbeck@slu.se expertise in genetic by environment interactions.
Opposed Reviewers:	

**Interactions between sire origin and production environment (temperate v.
tropical) on performance and thermoregulation responses in growing pigs**

1 R. Rosé¹, H. Gilbert², T. Loyau¹, M. Giorgi³, Y. Billon⁴, J. Riquet², D. Renaudeau⁵ and
2 J-L. Gourdine¹

5

6 ¹ URZ, INRA, 97170, Petit-Bourg (Guadeloupe), France;

7 ² GenPhySE, INRA, Université de Toulouse, INP, ENSAT, ENVT, 31326 Castanet
8 Tolosan, France

9 ³ PTEA, INRA, 97170, Petit-Bourg (Guadeloupe), France

10 ⁴ GenESI, INRA, 17700 Surgères, France

11 ⁵ PEGASE, INRA, Agrocampus Ouest, 35590 St Gilles, France

12

13 Corresponding author: Jean-Luc Gourdine. E-mail: jean-luc.gourdine@inra.fr

15

Short title: Interaction sire origin x production environment

16

Abstract

17 The aim of this study was to evaluate the effect of two climatic environments
18 (temperate, **TEMP** v. tropical humid, **TROP**) on production and thermoregulation
19 traits in growing pigs. A backcross design with Large White (heat sensitive) and
20 Creole (heat tolerant) pigs was studied. The same 10 F1 boars (Large White x
21 Creole) were mated with related Large White sows in each environment. A total of 1
22 298 backcross pigs (TEMP: n = 634 pigs from 11 batches; TROP: n = 664 pigs from
23 12 batches) were phenotyped on live BW (every 15 days from weeks 11 to 23 of
24 age), voluntary feed intake (**ADFI**, from week 11 to 23), backfat thickness (**BFT**, at

25 weeks 19 and 23), skin temperature (**ST**, at weeks 19 and 23) and rectal temperature
26 (**RT**, at weeks 19, 21 and 23). Feed conversion ratio (**FCR**) was computed for the
27 whole test period (weeks 11 to 23). The calculation of the temperature-humidity index
28 showed an average difference of 2.4°C between TEMP and TROP environments.
29 The average daily gain (**ADG**) and ADFI were higher in TEMP than in TROP (834 v.
30 754 g/d and 2.20 v. 1.80 kg/d, respectively, $P < 0.001$). Body temperatures were
31 higher in TROP than in TEMP (35.9 v. 34.8°C for ST and 39.5 v. 39.3°C for RT,
32 respectively, $P < 0.001$). Most of studied traits (i.e., BW, BFT, ADG, ADFI, RT) were
33 affected by sire family \times environment interactions ($P < 0.05$), showing “robust” and
34 “sensitive” families. Our results show a family-dependency in the relationships
35 between heat resistance and robustness, suggesting the possibility to find genotypes
36 with high production and low heat sensitivity. Further research is needed to confirm
37 the genetic by environment interaction and detect QTL related to heat tolerance.

39

Keywords: climate; genetic by environment interaction; growing pig; heat stress;

40 thermoregulation

42

Implications

43 To our knowledge, no studies of genetic by environment interaction in genetically
44 linked growing pigs reared in heat stress and thermal comfort production
45 environments have already been published. From our results on phenotypic
46 differences between backcross pigs from different sire origins, there are strong
47 genetic by environment interactions in heat tolerance, as the best sire families for
48 production traits in thermoneutrality could not be the best in heat conditions.

50

51 Introduction

52

53 Ignoring food waste, enough food is currently produced for the global population
54 (Food and Agriculture Organisation of the United Nations, 2012). Increasing
55 production is nevertheless important as 60% more food will be needed by 2050 for
56 ensuring food security (Porter *et al.*, 2014). Meat consumption decreases in the North
57 (Thornton, 2010), but the global demand for livestock products should be twice that of
58 today, particularly in developing countries (Delgado *et al.*, 1999). More than 50% of
59 the world pig production occurs in tropical and subtropical regions (FAOSTAT, 2015),
60 particularly in East and Southeast Asia (China, Vietnam ...) and in South America
61 (Brazil, Mexico ...). These areas would continue to support the future growth of
62 production (Bruinsma, 2003). However, heat stress is one of the main limiting factors
63 of pig production (Renaudeau *et al.*, 2012). Meanwhile, the climate is changing. The
64 global temperature is expected to increase in the 21st century (Intergovernmental
65 Panel on Climate Change, 2014). It can be suggested that heat stress-related issues
66 will consequently increase in the future, with negative effects on animal health,
67 welfare, reproduction and production, and thus the economic viability of pig
68 production. Heat stress has led to a global yearly economic loss around \$300 million
69 in the US pig industry (St-Pierre *et al.*, 2003). Tolerance differences in heat stress
70 have been observed in several livestock species (Hayes *et al.*, 2009; Mignon-
71 Grasteau *et al.*, 2015), suggesting the existence of a genetic determinism of heat
72 tolerance, but little has been published in pigs. In 2011, INRA initiated a backcross
73 design based on a tropical local breed (Creole) and a productive temperate breed
74 (Large White). Related backcross progeny were tested in a temperate (**TEMP**) or a
75 tropical (**TROP**) environment with the same procedure to evaluate production traits

76 and thermoregulatory responses. In this article we present the phenotypic responses
77 to the different environments, focusing on the genotype (sires' family, **G**) by
78 environment (**E**) interactions ($G \times E$).

79

80 **Material and methods**

81

82 All measurements and observations on animals were operated in accordance with
83 the current law on animal experimentation and ethics (CE2012-9 from the Animal
84 Care and Use Committee of Poitou-Charentes and 69-2012-2 from the Animal Care
85 and Use Committee of French West Indies and Guyana) under the direction of Y.
86 Billon and J. Fleury (authorization number by the French Ministry of Agriculture and
87 Fisheries: 17015 and 971-2011-03 7704, respectively).

88

Experimental design

89 Data were collected from April 2013 to October 2014 in the closed facilities of INRA
90 experimental unit located in the temperate area (INRA-GenESI, Poitou-Charentes,
91 France; (46°N latitude, 0.45°W longitude) and in the tropical area (INRA-PTEA,
92 Guadeloupe, French West Indies; 16°N latitude, 61°W longitude). To produce F1
93 animals, 10 Large White dams were sired with five tropical boars from the Creole
94 breed, which is known to be less productive but more thermal tolerant than Large
95 White breed (Renaudeau *et al.*, 2007). At the same moment, herds of related Large
96 White sows were organized in the two farms via artificial insemination of related sows
97 with the same boars to homogenize the genetic background of the dams. Backcross
98 pigs were produced in each environment from the same 10 F1 (Large White x
99 Creole) boars. In TEMP, 634 backcross pigs from 60 Large White sows were reared

100 in 11 contemporary groups whereas the corresponding number in TROP was 664
101 from 70 Large White sows in 12 contemporary groups. Each F1 boar produced on
102 average 65 ± 9 offspring per environment. Pigs were weaned at four weeks of age on
103 average (26.9 ± 1.7 days). After weaning (week 4), the pigs were raised during six
104 weeks in pens of 22 animals in TEMP and 12 animals in TROP. At this moment, a
105 preliminary choice was performed for avoiding new mixing at test and for facilitating
106 social interactions during test weeks: 64 pigs from eight litters (with on average four
107 castrated males and four females by litter) were divided into groups to balance sire
108 line and sex. At weeks 10, 60 of these 64 pigs were chosen to obtain six
109 homogeneous groups of 10 pigs of same sex per contemporary group (30 females
110 and 30 castrated males) and the pigs were moved to growing pens equipped with
111 electronic feeders. After one week of adaptation, the test period started at week 11
112 and ended at week 23. Each pen was equipped with nipple drinkers. Animals had
113 free access to water and were fed *ad libitum* with commercial diets presented as
114 pellets and formulated to meet the nutritional requirements of growing pigs according
115 to the standard recommendations (Noblet *et al.*, 2004). Feed samples were taken
116 and pooled for each contemporary group at the beginning and the end of the test
117 period for chemical analyses for DM, ash, organic matter, CP, starch, NDF and gross
118 energy (Association of Official Analytical Chemists, 2004).

119

120 *Data recording*

121 Room ambient temperature and relative humidity were recorded during the whole
122 duration of the test period. In TEMP conditions, these climatic parameters were
123 obtained every five min in the growing room of the closed experimental facilities using
124 a standalone USB data logger (EL-USB-2+, DATAQ Instruments, Inc., Akron, OH,

125 USA) located in the center of the room. In TROP conditions, the semi-open facilities
126 were equipped with a Campbell weather station (Campbell Scientific Ltd., Shepshed
127 UK) continuously recording ambient temperature and relative humidity (one
128 measurement every 30 min) in each room of the experimental farm.

129 All pigs were weighed one week before the beginning of the performance test and on
130 Monday every two weeks from week 11 to week 23. At weeks 19 and 23, the backfat
131 thicknesses (**BFT** at week 19 and 23, respectively) were evaluated as the average of
132 six ultrasonic measurements (Agroscan, E.C.M, Angoulême, France) taken at
133 shoulder, mid-back (P2 site) and loin at a position directly above the point of the
134 elbow, last rib and last lumbar vertebra locations, taken five cm off the midline on
135 each side of the pig. For technical reasons, feed intake was recorded using electronic
136 feeders (ACEMA 128, ACEMO, Pontivy, France) during two weeks periods either
137 only at weeks 11-12, 15-16 and 19-20 (defined as period 1) for half of the pigs or only
138 during weeks 13-14, 17-18 and 21-22 (defined as period 2) for the other half, as
139 recommended by Schulze *et al.* (2001). During the remaining test weeks, pigs had
140 free access to a conventional feed dispenser. Pigs switched from one feeding system
141 to the other on Monday after weighing.

142 Rectal temperature (**RT**) was measured at weeks 19, 21 and 23 and skin
143 temperature (**ST**) at weeks 19 and 23. The RT was measured using a digital
144 thermometer (Microlife Corp., Paris, France), and ST was measured on the back at
145 P2 site using a skin surface thermocouple probe (type K, model 88002K-IEC, Omega
146 Engineering Inc., Stamford, CT, USA) connected to a microprocessor-based
147 handheld thermometer (model HH-21, Omega Engineering Inc.). The RT and ST
148 measurements were performed in not restrained animals and with the minimum of
149 stress during the weighing events.

150

Calculation and statistical analyses

151 A temperature humidity index (THI) was calculated for each day based on the following

152 formula proposed by NOAA (1976; cited by Zumbach *et al.* (2008)):

155

$$THI = (T_{air} + T_{wet} - 14.4) \times 0.5 + (RH - 31) \times 0.0012 + 46.6$$

158 Average daily gain (**ADG**) between from weeks 11 and 23, and for each two weeks

159 period from week 11 to week 23 were computed. Average daily feed intake (**ADFI**)

160 were calculated from data collected by the electronic feed dispensers by averaging

161 daily feed intake records of the six weeks available for each pig in either period 1 or

162 period 2. Schulze *et al.* (2001) recommended excluding the first two test days of each

163 period with recording for obtaining more reliable feed intake information. In

164 preliminary analysis, it has been shown that the exclusion of the first day is only

165 needed because re-adaptation to electronic feeders was not necessary.

166 Consequently, ADFI was estimated by averaging daily feed intake with exclusion of

167 the days of switching between electronic feeders and conventional feed dispenser.

168 Residual feed intake was calculated for each animal, as the deviation between ADFI

169 and ADFI predicted by a regression of ADFI on ADG, BFT at week 23 and the

170 average metabolic BW during the test period. The average metabolic BW was

171 estimated for each animal using the following formulae from Noblet *et al.* (1999):

$$RFI = \frac{ADFI - (0.02 \times ADG + 0.0001 \times BFT_{23} + 0.0001 \times MBW)}{0.02 \times ADG + 0.0001 \times BFT_{23} + 0.0001 \times MBW}$$

173 Feed conversion ratio (**FCR**) was estimated divided ADFI by ADG. Relative BFT gain

174 between weeks 19 and 23 was calculated as $(BFT_{23} - BFT_{19})/BFT_{19}$. The gradient

175 between RT and ST was calculated at weeks 19 and 23 as the difference between
176 RT and ST.

177 Within each environment, extreme values were checked for all traits, by detecting
178 animals for which the value of the considered trait was distant from the mean by
179 more than three SD (i.e., outliers). For an animal with outliers, the biological
180 consistency of these values with the other records of the animal was evaluated to
181 exclude these outliers from the analysis. The highest number of excluded phenotypes
182 was about 12 for ADFI and FCR. Data on production traits (BW, BFT at specific test
183 week, ADG, ADFI, residual feed intake, FCR, , BFT gain) and on thermoregulation
184 traits (RT, ST and gradients between RT and ST at specific test week) were analyzed
185 using linear models (GLM procedure, SAS version 9.4, Inst. Inc. Cary, NC) with the
186 fixed effects of the environment (**E**, $n = 2$, TEMP *v.* TROP), sex ($n = 2$, female *v.*
187 castrated male), batch within environment ($n = 11$ in TEMP, $n = 12$ in TROP), sire
188 family (**G**, $n = 10$), and their interactions as main effects. For all variables in which
189 feed intake was used (ADFI, FCR) the effect of recording period ($n = 2$) was used as
190 fixed effect. Least square means of the effects were computed and the differences
191 between the level effects were tested with a Tukey test. Residuals from these linear
192 models (excluding the effect of G) were used to compute Spearman correlations
193 between the traits within environment. Longitudinal records (BFT, RT and ST) were
194 analyzed using a mixed linear model (MIXED procedure, SAS version 9.4, Inst. Inc.
195 Cary, NC) with the same fixed effects than previous linear models, adding the effect
196 of the week ($n = 2$ for BFT and ST; $n = 3$ for RT). The random effect of the animal
197 was included to account for repeated measurements on the same pig. The sire family
198 by production environment interactions ($G \times E$) was assessed by studying the least

199 square means from the previous linear models, when the effect of the interaction was
200 significant ($P < 0.05$).

201 For the assessment of robustness and sensitivity between the 10 sire families, two
202 different statistical analyses were performed. In the first analysis, sire families were
203 ranking on the least square means differences of their offspring between TEMP and
204 TROP on traits for which GxE interactions were found significant, and scores were
205 attributed to the sire families from 1 (i.e., the lowest difference) to 10 (i.e., the highest
206 difference). In the second analysis, a principal component analysis was performed
207 using the FactoMineR package (Lê *et al.*, 2008) in R version 3.3.2 (R Core Team,
208 2016). The principal component analysis was done with the 12 variables (BW at
209 week 23, ADG, ADFI, residual feed intake, FCR, BFT at weeks 19 and 23, RT at
210 week 19, 21 and 23, ST at week 19 and 23) as active variables and the backcross
211 pigs as individuals, ignoring the environment and the sire origin they belonged to.
212 The variables G, E and GxE were included in the analysis as illustrative variable to
213 obtain their coordinates on the different principal components.

214

RESULTS

Environmental characteristics

215

216 *Climate.* The daily ambient temperature ranged from 20.5 to 27.7°C and from 22.2 to
217 28.9°C for TEMP and TROP conditions, respectively (Table 1). The relative humidity
218 varied between 46.2 and 76.3%, and between 75.3 and 93.6% for TEMP and TROP
219 conditions, respectively. The difference in average daily ambient temperature
220 between TEMP and TROP was only about 1.1°C, but the corresponding difference in

221 average daily temperature humidity index was about 2.4°C, due to the high contrast
222 in relative humidity between environments (+23.3% in TROP).

223 Figure 1 shows the monthly variation of daily ambient temperature, relative humidity
224 and temperature humidity index in the experimental facilities. In TEMP indoors
225 conditions, mean daily temperature were almost constant whereas the mean daily
226 relative humidity fluctuated more, between 51.7% in March and 68% in July.

227 Consequently, the mean daily temperature humidity index fluctuated during the test
228 period between 22.8°C and 24.4°C. In TROP conditions, the conditions in the semi-
229 open pig experimental building followed the outside climatic changes, with the lowest
230 and the highest mean daily temperature in March (i.e., 24.3°C) and in August (i.e.,
231 27.7°C), respectively. Mean relative humidity was the lowest in March (i.e., 82.1%)
232 and the highest in October (i.e., 87.7%). As a consequence, temperature humidity
233 index was maximum in October (26.8°C) and minimum in March (23.2°C).

234

Feed composition. The DM content of the diet was 88.0% irrespective of the

235 environment. Chemical composition and nutritional values of diets were rather similar
236 in both climatic environments. Indeed, expressed in % of DM, TEMP diets were
237 characterized by 15.9% of CP, 5.5% of ash, 2.6% of crude fiber, 11.4% of NDF, 2.3%
238 of fat and 46.3% of starch, leading to an energy value of 13.87 MJ/kg. The
239 corresponding values for TROP diets were 16.4% of CP, 6.0% of ash, 4.3% of crude
240 fiber, 14.8% of NDF, 3.8% of fat and 42.7% of starch, corresponding to a value of
244 13.53 MJ/kg.

245

246 *Environment effects*

247

248 Table 2 shows descriptive statistics of the main traits studied. Irrespective to
249 environment, the highest variation for a trait was found for BW at week 23. For
250 production traits, higher CV were found in TROP. For thermoregulatory traits, CV
251 were higher in TEMP than in TROP. Between TEMP and TROP, the highest
252 differences in CV were found for BW at weeks 11 and 23. It should be pointed out
253 that differences between females and castrated males were also observed in most of
254 traits. Focus was not put on the effects of sex because the most important features in
255 the present study are the differences between TEMP and TROP, and the GxE
256 interactions.

257 All production performances were influenced by the production environment, except
258 ADG between weeks 21 and 23 (Table 3). The backcross pigs reared in TROP
259 exhibited lower age than TEMP pigs. Higher BW were observed in pigs reared in
260 TEMP than in TROP environment (+10 kg at the beginning of the test, $P < 0.001$; +18
261 kg at the end of the test, $P < 0.001$). Except for the periods of weeks 19 to 21 and 21
262 to 23, TEMP pigs had higher ADG than TROP pigs, with the greatest differences
263 observed during the weeks 13 to 14 (+192 g/d; $P < 0.001$). TROP pigs had greater
264 ADG than TEMP pigs between weeks 19 and 21 (+83 g/d, $P < 0.001$). The overall
265 growth performance was affected by the production environment with a reduction of
266 10% in ADG between weeks 11 and 23 related to a reduction of 20% in ADFI for
267 TROP pigs compared with TEMP pigs. The FCR was significantly lower in TROP pigs
268 than in TEMP pigs (-7%, $P < 0.05$). Whatever the week, BFT was greater in TEMP
269 pigs than in TROP pigs ($P < 0.01$). Irrespective of the week, ST was greater in TROP
270 pigs than in TEMP pigs ($P < 0.01$; Table 4). Similarly to ST, RT was greater in TROP
271 pigs than in TEMP pigs by about +0.2°C whatever the week ($P < 0.01$).

272 The residual correlations between production and thermoregulation traits at test week
273 23 according to the environment are presented in Table 5. Significant positive
274 correlations between production traits were found, except for FCR. In TEMP, the
275 correlation between FCR and BFT were higher than in TROP. In both TEMP and
276 TROP environments, positive correlation was found between RT and ST, with higher
277 values in TROP than in TEMP. Residual correlations between production and
278 thermoregulation traits were not significantly different from zero, except for RT and
279 BFT ($r = -0.07$) and ST and ADG ($r = -0.09$) in TEMP, and ST and BFT ($r = -0.10$) in
280 TROP.

281

Sire family × Environment interaction effects

282 The effect of GxE was significant for the majority of the studied traits, except for ADG
284 between weeks 15 and 16, 17 and 18, 19 and 20 ($P > 0.06$), FCR ($P = 0.08$), BFT
285 gain ($P = 0.15$) and body temperatures ($P > 0.11$) (Tables 3 and 4). However, when
286 taking into account the measurements on RT at weeks 19, 21 and 23 as a same trait,
287 the GxE interaction became significant ($P < 0.05$), showing that the average RT of
288 backcross pigs was affected by GxE. Based on the estimates from the linear models,
289 we considered that the most robust sire family for a given trait is the family whom
290 least square means' difference for the sire family between TEMP and TROP is the
291 lowest. On the opposite, the most sensitive sire family was defined as the family for
292 which this difference is the highest. A difference of 12.3 kg for BW at week 23
293 between TEMP and TROP was observed (Figure 2) for the most robust sire family
294 (family seven, with a BW of 101.5 kg in TEMP). The corresponding value for the most
295 sensitive family (family three, least square means of 105.9 kg in TEMP) was 22.5 kg.
296 The hierarchy between families at week 23 (7 – 2 – 1 - 4 - 9 - 8 - 10 - 5 - 6 - 3, from

297 the most robust to the most sensitive for BW at week 23) was already observed at
298 the beginning of the test (7 – 2 – 1 – 9 - 4 - 8 - 5 - 10 - 6 – 3) with a difference of 8.3
299 and 12.2 kg of BW at week 11 between TEMP and TROP for family seven and family
300 three, respectively. Figure 2 shows that some re-ranking of the sire families occurred
301 when considering performances in different environments. For instance, TEMP
302 backcross pigs offspring of sire family two had low BW at week 23 (rank 8 in TEMP)
303 whereas their half-sibs in TROP had high values for BW at week 23 (rank 2 in
304 TROP). The most robust families for BW at week 23 (families 7, 2 and 1) were also
305 the three most robust for BFT at week 23 as showed by Figure 2. These families had
306 an average contrast for BFT of 3.4 mm between TEMP and TROP. Some re-ranking
307 also occurred for example, TEMP pigs from family 1 had low BFT (19.3 mm, rank 2 in
308 TEMP from the lowest to the highest BFT) and TROP half sib pigs from family 1
309 ranked 9 in TROP for this trait. The highest least square means difference for ADG
310 between TEMP and TROP (106.5 g/d, Figure 2) was observed for the sire families
311 which had the highest ADG in TEMP (881 g/d; families 8 and 9). Nevertheless, family
312 five with low growth rate in TEMP (i.e., 775.6 g/d, rank eight) was also found
313 sensitive for ADG (i.e., 105.4 g/d of difference between TEMP and TROP, $P < 0.001$).
314 For ADFI, similarly to BW and BFT at week 23, it seems that the higher ADFI is in
315 TEMP, the more sensitive the family is (i.e., the higher difference between TEMP and
316 TROP is; Figure 2). For instance, high differences in ADFI between TEMP and TROP
317 (i.e., 520 g/d) were observed for families 10 and 6 that had the highest ADFI in TEMP
318 (on average 2.10 kg/d). Again, family five was an exception with low ADFI in TEMP
319 (1.90 kg/d, rank eight) and the highest difference in ADFI between TEMP and TROP
320 (548 g/d, $P < 0.001$). For the average RT from weeks 19, 21 and 23, except few re-
321 ranking families, the trend was that sire families for which pigs in TEMP had high RT

322 (39.4°C; families 7, 1 and 9) were essentially found to have a more limited increase in
 323 TROP (+0.09°C between TROP and TEMP, $P < 0.001$) than those whom pigs had
 324 low RT in TEMP (39.3°C, families 8 and 6; +0.25°C between TROP and TEMP, $P <$
 325 0.001).

326 Figure 3a represents the score of the 10 sire families for each trait where significant
 327 GxE interaction was found (BW and BFT at week 23, ADG, ADFI and average RT at
 328 test weeks 19, 21 and 23). For a studied trait, the score 1 (and inversely the score
 329 10) was attributed to the family which had the lowest (and inversely the highest) least
 330 square means difference between TEMP and TROP. Hence, in Figure 3a the closer
 331 from the center the sire family's pentagon is, the more robust the family is. Based on
 332 the five traits studied, it was found that the families 7, 1 and 2 were the most robust
 333 sire families. On the opposite families 6, 5 and 10 were found to be the most
 334 sensitive. Figure 3b represents the position of the GxE groups ($n = 20$) on the first
 335 principal component. The principal component analysis showed that the first principal
 336 component explained 35% of the total variation and it contrasts production variables
 337 (BW at week 23, BFT at weeks 19 and 23, ADFI, ADG, $r > 0.74$) to thermoregulation
 338 traits (ST at weeks 19 and 23, $r < -0.51$; RT at weeks 19,21 and 23, $r < -0.15$; $P <$
 339 0.01):

340

$$\begin{aligned} \text{PC1} = & 22.22 \times \text{BW}_{23} + 2.22 \times \text{BFT}_{19} + 2.22 \times \text{BFT}_{23} + 2.22 \times \text{ADG} + 2.22 \times \text{ADFI} + 2.22 \times \text{ST}_{19} + 2.22 \times \text{ST}_{23} \\ & - 22.22 \times \text{RT}_{19} - 2.22 \times \text{RT}_{21} - 2.22 \times \text{RT}_{23} + 2.22 \times \text{RT}_{19}^2 + 2.22 \times \text{RT}_{21}^2 + 2.22 \times \text{RT}_{23}^2 \end{aligned}$$

345 The categorical variables GxE, E and G allow to characterize the first principal
 346 component ($r = 0.55, 0.50$ and 0.02 , respectively $P < 0.01$). Hence, the same trend

347 as in Figure 3a was found in Figure 3b, except for family 7. Indeed, based on the slop
348 decline between TEMP and TROP from the coordinates on the first principal
349 component of a given sire family, it was also found that the families 1 and 2 were the
350 most robust sire families and families 6, 5 and 10 were the most sensitive. However,
351 the family seven who was found the 1st robust in Figure 3a was in the 5th position
352 with the principal component analysis.

353

DISCUSSION

354 Little is known on the impact of genetic to climatic environment on livestock animal
355 productivity (Nardone *et al.*, 2010). Our experimental design, in which a large number
356 of contemporary half-sib pigs (more than 600 animals per environment) were reared
357 either in thermoneutral conditions (TEMP) or in chronic heat stress conditions
358 (TROP), contributes to deciphering the heat tolerance in pigs. A principal component
359 analysis completed by a hierarchical classification was performed (unpublished
360 results, JL Gourdine) on contemporary groups of backcross pigs as individuals
361 (without *a priori* on the environment of the group) and climatic parameters (minimum,
362 maximum, mean of ambient temperature, relative humidity and temperature humidity
363 index) as explanatory variables. Two clusters were discriminated corresponding to
364 the TEMP batches for the first cluster and the TROP batches for the second cluster.
365 These results confirmed that TEMP and TROP can be considered as two different
366 climatic conditions.

367 It is admitted that the upper limit of the thermoneutral zone, in which no extra energy
368 is used to maintain thermoregulation, is approximately 25°C for growing pigs
369 (Renaudeau *et al.*, 2008). In our study, the average ambient temperature was $25.2 \pm$
370 0.9°C in TEMP and $26.3 \pm 1.3^\circ\text{C}$ in TROP. Consequently, we can consider that in the

371 current study TEMP backcross pigs were reared close to the thermoneutral
372 conditions most of the time. In contrast, with a higher average ambient temperature
373 of 1.1°C (+4%) in TROP, their half-sib TROP pigs were heat-stressed most of the
374 time. It is well known that high relative humidity accentuates the adverse effect of
375 heat stress (Huynh *et al.*, 2005). The relative humidity reported in our study was
376 higher in TROP than TEMP, which may have reduced the TROP pig's ability to
377 dissipate heat by evaporation and magnified the heat stress effect. Based on
378 temperature humidity index, the current study shows that TROP pigs actually
379 experienced an average ambient conditions 2.4°C (+10%) more important than the
380 TEMP pigs. It should be noticed that the temperature humidity index used in the
381 present study was formulated to monitor discomfort in dairy cattle. This index has
382 been used in studies on heat stress of pigs (Zumbach *et al.*, 2008; Gourdine *et al.*,
383 2016), but to our knowledge, there is no equation formulated for pig production
384 performance. Consequently, the temperature humidity index used in our study must
385 be interpreted in a relative rather than an absolute manner.

386

Effect of the production environment

387 There are limited data available in the literature that quantify the effects of different
388 production environments on highly genetically related pigs reared in conditions close
389 to the commercial production ones (i.e., building, feed), like our study did. However,
390 the effect of increased ambient temperature (in controlled conditions) on the
391 performance of growing pigs has been extensively described (see the meta-analysis
392 of Renaudeau *et al.* (2011)). Even if pigs in our study were backcross animals with a
393 low production level breed, the growth performance of TEMP pigs was in the range of
394 performance values (the higher fraction) that can be found in French commercial

395 conditions (between 780 and 840 g/d; Institut du porc, 2016). Concerning the
 396 performance of TROP pigs, our data set on ADG, BFT or age around 90 kg was in
 397 the range of values reported by the review of Akanno *et al.* (2013) from international
 398 pig breeds in the tropics (793 ± 29 g/d; 18.6 ± 1.5 mm, 157 ± 9 d, respectively). The
 399 results of the present experiment on growth performance confirm those generally
 400 obtained in the literature, with a lower ADG and ADFI in heat-stressed pigs than pigs
 401 in thermal comfort situation (Le Dividich *et al.*, 1998). It should be pointed out that
 402 TROP pigs were younger than TEMP pigs. This is mainly due to higher gestation
 403 duration in TROP Large White dams (114.6 ± 1.5 d) than in TEMP Large White dams
 404 (114.1 ± 1.2 d), leading to backcross piglets' weaning age of one day less in TROP
 405 pigs (26.5 d) than in TEMP pigs (27.4 d). Consequently, the differences between
 406 TROP and TEMP pigs could be underestimated without taking into account the age
 407 (e.g. as a covariable) in the analysis. However, we have considered that the age
 408 differences were caused by the environment. Besides the overall ADG, in our study
 409 the profiles for ADG as a function of age (or BW) are not the same between TEMP
 410 and TROP, with higher ADG between test weeks 19 and 21 for TROP than TEMP
 411 pigs, suggesting that the near-plateau zone of the growth curve was achieved latter
 412 in TROP than in TEMP. The overall ADG relative reduction value between TEMP and
 413 TROP was about 10% and was consistent with the estimated values of 9.4%
 414 calculated with equation proposed by the meta-analysis of Renaudeau *et al.* (2011):

$$417 \quad (\text{ADG}) = -489 + 62.2 \times \text{W} - 1.37 \times \text{W}^2 + 21.2 \times \text{T} - 0.0933 \times \text{T}^2 - 0.264 \times \text{W} \times \text{T}$$

419 where T is the ambient temperature ($^{\circ}\text{C}$) and W is the mean BW during the
 420 experiment (kg). In our results, the reduction in ADFI between TEMP and TROP pigs
 421 was twice higher than the reduction in ADG (20.0 and 9.6%, respectively). However

422 the ADFI relative reduction obtained in our study was higher than the 15% reduction
 423 estimated by using Renaudeau *et al.* (2011)'s equation on ADFI

$$424 \quad (\text{Eq. 1}) = -1,331 + 134 \times T - 2.40 \times T^2 + 58.7 \times RH - 0.105 \times T^2 - 0.923 \times T \times RH$$

426 The discrepancy is explained by a higher overestimation of TROP pig ADFI (2.06
 427 kg/d from equation v. 1.82 kg/d in our study) than of TEMP pig ADFI (2.43 kg/d from
 428 equation v. 2.23 kg/d in our study), which could be related to a more stressful
 429 conditions in TROP due to high relative humidity (on average 84.6%) that was not
 430 taken into account in the ADFI equation from the meta-analysis. Indeed, according to
 431 Granier *et al.* (1998), above 80% of relative humidity the heat stress effect on ADFI is
 432 accentuated because of the lower ability to loss heat under high ambient relative
 433 humidity. It was reported that heat stress poorly affected FCR which remains nearly
 434 constant (Renaudeau *et al.*, 2011), except for high ambient temperature level
 435 (Renaudeau *et al.*, 2008). In our study, FCR was found higher in TEMP than TROP
 436 pigs (2.65 v. 2.46 kg/kg). The higher FCR values observed in TEMP than TROP were
 437 however in agreement with the estimated values obtained with FCR equation from
 438 Renaudeau *et al.* (2011) (2.50 v. 2.28 kg/kg for TEMP and TROP pig, respectively)

$$439 \quad (\text{Eq. 2}) = 4.06 - 0.15 \times CP + 0.00289 \times CP^2 + 0.0102 \times T + 0.000316 \times T \times CP - 0.0451 \times T^2$$

441 where CP is the crude protein content (g/100 g). Our finding suggests that TEMP
 442 pigs were less efficient in using feed for growth than TROP pigs, whereas TROP pigs
 443 were in heat stress conditions. Quiniou *et al.* (2013) showed that FCR can be
 444 improved by moderate feed restriction (around 90% of the *ad libitum*). In our study, if
 445 we consider that TEMP pigs were fed *ad libitum*, ADFI of TROP pigs (expressed by
 446 g/kg BW^{0.60} per day) represents on average 90% of the TEMP pig *ad libitum*.

447 Consequently, it can be suggested that i) heat stress that occurs in our TROP
448 conditions was not too severe to increase FCR and ii) even if TROP pigs had free
449 access to feed, they were in restricted feed conditions due to heat stress, resulting in
450 lower FCR than TEMP pigs. It can be also hypothesized that better FCR and reduced
451 BFT can be obtained for TEMP pigs if feed restriction (around 90%) is applied, but
452 probably to detrimental impact on the carcass weight.

453 Concerning thermoregulation traits, ST of TROP pigs were greater by on average
454 +1°C, influenced by a greater temperature humidity index in TROP than TEMP
455 conditions of about +2.4°C. As reported by Collin *et al.* (2002), an increase in ST is
456 the consequence of enhanced heat exchange between the skin and the environment.
457 However, RT was found higher in TROP than TEMP pigs and the gradient between
458 rectal and skin temperatures was found lower, suggesting that TROP pigs were partly
459 unable to lose the entire heat load by sensible pathways (Renaudeau *et al.*, 2007).

460 Moderate to strong negative correlation between body temperatures and production
461 traits have been reported, but with large standard errors (Renaudeau *et al.*, 2004;
462 Gourdine *et al.*, 2016). In the present study, no significant correlations between RT or
463 ST and production traits were reported, expected for RT with BFT and ST with ADG
464 in TEMP conditions ($r = -0.07$ and -0.09 , respectively) and RT with BFT and ST with
465 BFT in TROP conditions ($r = -0.10$). It can be suggested that either the number of
466 animals or the pertinence of thermoregulation traits (one measurement within a day)
467 was limited to estimate accurate correlations, or there is a limited association
468 between production and thermoregulation traits in our test conditions.

469

Effect of the interaction between sire family and production environment

470 Only few studies on genetic by environment interactions (GxE) are available in pigs
471 as compared with broilers, dairy cattle and beef cattle (see the review of Rauw and
472 Gomez-Raya, 2015). This is probably due to the lack of accurate genetic
473 relationships between TEMP and TROP environments and the lack of large amount
474 of observations. With the climate change, understanding and taking into account GxE
475 interactions is crucial for future pig production systems (Rauw and Gomez-Raya,
476 2015). In this study, we firstly chose to analyze GxE interactions for production and
477 thermoregulation traits by testing the interactions between sire origin of backcross
478 pigs and the production environment. It has been reported that high GxE interactions
479 may modify the breeding values hierarchy between animals showing different
480 individual sensitivity to heat stress. In lactating sows, Lewis and Bunter (2011) have
481 shown high genetic correlations between seasons, and suggested that separated
482 specification of traits by environment would not be necessary. On the other hand,
483 Bloemhof *et al.* (2013) have found sensitive and robust sires in regard to the effect of
484 ambient temperature on reproductive performance of their daughters.

485 In our study where both production and functional traits have been studied, we can
486 ask about what should be a robust animal? Regarding production traits, in our study
487 the effect of tropical environment on production traits of pigs differs according to the
488 sire origin. Among the five most sensitive families for BW at week 23 (i.e., families 3,
489 6, 5, 10 and 8), four of them were in the top five in TEMP. However, when comparing
490 the top five in TEMP with the top five in TROP for BW at week 23, two families (i.e., 8
491 and 10) were among the best in both environments. Consequently, the criteria to
492 discriminate robustness between families should be chosen with caution, and it
493 should reflect the ability to combine a high production potential with resilience to
494 stressors (Knap, 2005). Further analyses are needed to finely evaluate the

495 components of robustness and resilience in our data. To our knowledge, little has
496 been published on the effect of G×E interactions on physiological indicators, such as
497 rectal temperature. It is generally admitted that pigs with increased rectal temperature
498 experience lower production performance (Renaudeau *et al.*, 2004). Based only on
499 our results on residual correlations, it can be argued that there is poor association
500 between thermoregulation and production. However, residual correlations estimated
501 within family (results not presented) showed a variety of associations from significant
502 negative correlation between RT and ADFI (e.g., the “robust” family one, $r = -0.19$) to
503 positive correlation (e.g., the sensitive family 9, $r = 0.16$). As reviewed by Renaudeau
504 *et al.* (2004), an antagonism between heat resistance (as defined by the ability to
505 maintain or to slowly increase inner temperature) and heat robustness (as defined by
506 the ability to maintain production in spite of heat stress) is generally suggested. Our
507 results show a family-dependency in the relationship between heat resistance and
508 robustness, suggesting the possibility to find genotypes with high production and low
509 heat stress sensitivity. As pointed out by Rauw and Gomez-Raya (2015), such
510 genotypes would help to make selection for robustness easier.

511 However, further studies are needed to finely describe the components of heat
512 resistance and robustness to heat stress. Advances in high density technologies now
513 offer the opportunity to characterize and integrate fine phenotypes (transcriptomics,
514 metabolomics) and to provide genomic tools for heat tolerance selection. In terms of
515 breeding objectives, different choices can be envisaged, such as selecting for pigs
516 adapted to specific environments of production, or selecting for robust pigs able to
517 perform in most conditions of production (Knap, 2005). However, standards for
518 phenotypes discriminating heat tolerance is needed before the implementation of
519 breeding schemes for heat tolerance.

520

Acknowledgements

521 The financial support of i) the French National Agency of Research (ANR PigHeaT,
522 ANR-12-ADAP-0015), ii) the department of animal genetics of INRA (AAP2012
523 PhenoHeaT and the doctoral fellowship of Roseline Rosé), iii) EU-funds (FEDER,
524 FSE, FEADER) and iv) the Region Guadeloupe (including the AGROECODIV project
525 and the doctoral fellowship of Roseline Rosé) are gratefully acknowledged. The
526 authors thank K. Benony, D. Beramice, B. Bocage, M. Bructer et F. Silou from the
527 experimental unit INRA-PTEA, F. Meslier, J. Bailly, P Epagneaud and C. Lebourhis
528 from the experimental unit INRA-GenESI and H. Lagant for their technical assistance.

529

References

- 530 Association of Official Analytical Chemists (AOAC) 2004. Official methods of analysis,
531 volume 2, 18th edition. AOAC, Arlington, VA, USA.
- 532 Akanno EC, Schenkel FS, Quinton VM, Friendship RM and Robinson JAB 2013. Meta-
533 analysis of genetic parameter estimates for reproduction, growth and carcass traits of
534 pigs in the tropics. *Livestock Science* 152, 101-113.
- 535 Bloemhof S, Mathur PK, Knol EF and van der Waaij EH 2013. Effect of daily environmental
536 temperature on farrowing rate and total born in dam line sows. *Journal of Animal*
540 *Science* 91, 2667-2679.
- 541 Bruinsma J (edition.) 2003. *World agriculture: towards 2015/2030. An FAO perspective.*
542 London: Earthsan and Rome: FAO.
- 543 Collin A, Vaz MJ and Le Dividich J 2002. Effects of high temperature on body temperature
544 and hormonal adjustments in piglets. *Reproduction Nutrition Development* 42,54-53.
- 545 Delgado C, Rosegrant M, Steinfeld H, Siméon H and Courbois C 1999. *Livestock to 2020:*
546 *The Next Food Revolution. Vision initiative food, agriculture, and the environment*

- 547 discussion Paper 28. Paper 28, International FoodPolicy Research Institute,
548 Washington D.C.
- 549 Food and Agriculture Organisation of the United Nations (FAO) 2012. The state of food
550 insecurity in the world: economic growth is necessary but not sufficient to accelerate
551 reduction of hunger and malnutrition. In: FAO (ed.) the International Fund for
552 Agricultural Development (IFAD), and the World Food Programme (WFP), Rome, Italy.
- 553 FAOSTAT. 2015. Food and Agriculture Organisation of the United Nations, Rome, Italy.
554 FAOSTAT Domains – Animal Production. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QL>
555 (Accessed 21 June 2016).
- 556 Gourdine JL, Mandonnet N, Giorgi M and Renaudeau D 2016. Genetic parameters for
557 thermoregulation and production traits in lactating sows reared in tropical climate.
558 *Animal*. 1-10.
- 559 Granier R, Massabie P and Bouby A 1998. Effect of the humidity level of ambient air
560 (temperature 28 deg C) on the growth performance of growing-finishing pigs. *Journées*
561 *de la Recherche Porcine en France* 30,331-336.
- 562 Hayes BJ., Bowman PJ, Chamberlain AJ, Savin K, van Tassell CP, Sonstegard TS and
563 Goddard ME 2009. A Validated Genome Wide Association Study to Breed Cattle
564 Adapted to an Environment Altered by Climate Change. *Plos One* 4. doi:
565 10.1371/journal.pone.0006676.
- 566 Huynh TTT, Aarnink AJA, Verstegen MWA, Gerrits WJJ, Heetkamp MJW, Kemp B and Canh
567 TT 2005. Effects of increasing temperatures on physiological changes in pigs at
568 different relative humidities. *Journal of Animal Science* 83,1385-1396.
- 569 Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) 2014. *Climate Change 2014: Synthesis*
570 *Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of*
571 *the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri*
572 *and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.*
- 573 Institut du porc, FIP. 2016. *Gestion technico-économique: Résultats par région - Post-*
574 *sevreurs-engraisseurs – période du 01/01/15 au 31/12/15 . IFIP-GTE, Paris, France.*

- 575 Knap PW 2005. Breeding robust pigs. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 45,763-
576 773.
- 577 Lê S, Josse J and Husson F 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis.
578 *Journal of Statistical Software* 25,1-18.
- 579 Le Dividich J, Noblet J, Herpin P, van Milgen J, Quiniou N, Wiseman J, Varley MA and
580 Chadwick JP 1998. *Thermoregulation, Progress in Pig Science*. Nottingham Univ.
581 Press, Nottingham, UK.
- 582 Lewis CRG and Bunter KL 2011. Effects of seasonality and ambient temperature on genetic
583 parameters for production and reproductive traits in pigs. *Animal Production Science*
584 51,615-626.
- 585 Mignon-Grasteau S, Moreri U, Narcy A, Rousseau X, Rodenburg TB, Tixier-Boichard M and
586 Zerjal T 2015. Robustness to chronic heat stress in laying hens: a meta-analysis.
587 *Poultry Science* 94,586-600.
- 588 Nardone A, Ronchi B, Lacetera N, Ranieri MS and Bernabucci U 2010 Effects of climate
589 changes on animal production and sustainability of livestock systems. *Livestock*
590 *Science* 130,57-69.
- 591 Noblet J, Karege C, Dubois S and van Milgen J 1999. Metabolic utilization of energy and
592 maintenance requirements in growing pigs: Effects of sex and genotype. *Journal of*
593 *Animal Science* 77,1208–1216.
- 594 Noblet J, Sève B and Jondreville C 2004. Nutritional values for pigs. In: 2004 D. Sauvant,
595 J.M. Perez and G. Tran, ed. *Tables of composition and nutritional value of feed*
596 *materials: pigs, poultry, cattle, sheep, goats, rabbits, horses, fish*. INRA Editions, Paris,
597 p. 25-35.
- 598 Porter JR, Xie L, Challinor AJ, Cochrane K, Howden SM, Iqbal MM, Lobell DB and Travasso
599 MI 2014. Food security and food production systems. In *Climate Change 2014:*
600 *Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. No. Part A: Global and Sectoral Aspects.
601 Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the
602 Intergovernmental Panel on Climate Change (ed. CB Field, VR Barros, DJ Dokken, KJ

- 603 Mach, MD Mastrandrea, TE Bilir, M Chatterjee, KL Ebi, YO Estrada, RC Genova, B
604 Girma, ES Kissel, AN Levy, S MacCracken and a. LLW e CUPPR Mastrandrea), pp.
605 485-533. Cambridge editors. United Kingdom and New York, NY, USA.
- 606 Quiniou N, Vautier B, Salaün Y, Van Milgen J and Brossard L 2013. Modeling the effect of
607 feeding strategy and feed prices on performance, variation among pigs, and nitrogen
608 excretion in a population of pigs. *Journées de la Recherche Porcine en France* 45,155-
609 160.
- 610 R Core Team. 2016. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation
611 for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>.
- 612 Rauw WM and Gomez-Raya L 2015. Genotype by environment interaction and breeding for
613 robustness in livestock. *Frontiers in Genetics*. 6,310. doi: 10.3389/fgene.2015.00310.
- 614 Renaudeau D, Collin A, Yahav S, de Basilio V, Gourdine JL and Collier R 2012. Adaptation
615 to hot climate and strategies to alleviate heat stress in livestock production. *Animal*
616 6,707-728.
- 617 Renaudeau D, Gourdine JL and St-Pierre NR 2011. A meta-analysis of the effects of high
618 ambient temperature on growth performance of growing-finishing pigs. *Journal of*
619 *Animal Science* 89,2220-2230.
- 620 Renaudeau D, Gourdine JL and Anais C 2007. Thermoregulatory responses to high ambient
621 temperature in growing pigs: effects of temperature level and breed. In: *Animal Housing*
622 *in Hot Climates*, Cairo, Egypt. pp 1-31.
- 623 Renaudeau D, Kerdoncuff M, Anais C and Gourdine JL 2008. Effect of temperature level on
624 thermal acclimation in Large White growing pigs. *Animal* 2,1619-1626.
- 625 Renaudeau D, Mandonnet N, Tixier-Boichard M, Noblet J and Bidanel JP 2004. Attenuate
626 the effects of high ambient temperature on pig performance: the genetic selection.
627 *INRA Productions Animales* 17,93-108.
- 628 Schulze V, Roehe R, Looft H and Kalm E 2001. Effects of continuous and periodic feeding by
629 electronic feeders on accuracy of measuring feed intake information and their genetic

- 630 association with growth performances. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 118,
631 403-416.
- 632 St-Pierre NR, Cobanov B and Schnitkey G 2003. Economic losses from heat stress by US
633 Livestock Industries. *Journal of Dairy Science* 86(E.Suppl.),E52-E77.
- 634 Thornton PK 2010. Livestock production: recent trends, future prospects. *Philosophical*
635 *Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 365,2853-2867.
- 636 Zumbach B, Misztal I, Tsuruta S, Sanchez JP, Azain M, Herring W, Holl J, Long T and
637 Culbertson M 2008. Genetic components of heat stress in finishing pigs: Development
638 of a heat load function. *Journal of Animal Science* 86,2082-2088.

Table 1 Climatic characteristics¹ of the production environments (Temperate and Tropical)

Environment		Temperate	Tropical
	Climatic parameters		
	Daily ambient temperature, °C		
	Minimum – mean - Maximum	20.5	22.2
	Maximum	27.7	28.9
	Mean	25.2	26.3
	Daily relative humidity, %		
	Minimum	46.2	75.3
	Maximum	76.3	93.6
	Mean	61.3	84.6
	Daily temperature-humidity index ² , °C		
	Minimum	19.2	21.7
	Maximum	25.4	28.0
	Mean	22.9	25.3

639 ¹ Average values obtained from daily climatic parameters measured indoor from April 2013 to October 2014 in

640 TROP (n = 13 248 hourly temperatures and relative humidities) and from March 2013 to September 2014 (n = 12
641 504 hourly temperatures and relative humidities)

642 ² Temperature-humidity index combining ambient temperature, relative humidity and interaction. It was calculated
643 using the following formulae: Temperature-humidity index (°C) = T - (0.55 - 0.0055 xRH) × (T - 14.5) (NOAA,
644 1976; cited in (Zumbach *et al.*, 2008))

Table 2 Means, standard deviations and CV of the traits recorded on backcross growing pigs

645 according to the production environments

Environment							
Temperate				Tropical			
	Trait	n	Mean \pm SD	CV, %	n	Mean \pm SD	CV, %
	BW at week 11, kg	634	31.3 \pm 4.2	13.4	664	21.1 \pm 4.6	21.8
	BW at week 23, kg	633	103.4 \pm 9.9	9.6	664	85.4 \pm 11.4	13.3
	ADFI, kg/d	626	2.21 \pm 0.46	20.9	661	1.78 \pm 0.42	23.5
	BFT at week 19, mm	632	16.6 \pm 3.0	18.1	664	12.1 \pm 2.3	19.0
	BFT at week 23, mm	628	20.6 \pm 3.7	18.0	664	15.6 \pm 3.0	19.2
	ST at week 19, °C	634	35.1 \pm 0.9	2.6	664	36.1 \pm 0.8	2.2
	ST at week 23, °C	633	34.5 \pm 1.0	2.9	664	35.7 \pm 0.8	2.2
	RT at week 19, °C	631	39.5 \pm 0.4	1.0	663	39.7 \pm 0.4	1.0
	RT at week 21, °C	633	39.3 \pm 0.4	1.0	664	39.5 \pm 0.3	0.8
	RT at week 23, °C	628	39.3 \pm 0.4	1.0	664	39.4 \pm 0.3	0.8

646 BFT: backfat thickness; ST: skin temperature; RT: rectal temperature.

Table 3 Effect of production environment (Temperate v. Tropical) and sex on production traits on backcross growing pigs (least square means¹)

Trait	Environment				n	RSD	Significant effects
	Temperate		Tropical				
	Female	Castrated male	Female	Castrated male			
Age at week 11, d	75 ^a	75 ^a	73 ^b	73 ^b	1 298	1	E**,G**,GxE**
Age at week 23, d	161 ^a	161 ^a	158 ^b	158 ^b	1 298	1.3	E**,G**,GxE**
BW at week 11, kg	30.9 ^a	31.6 ^a	20.7 ^b	21.2 ^b	1 298	4.0	E**,G**,S**,GxE**
BW at week 23, kg	101.3 ^a	105.6 ^b	82.5 ^c	87.2 ^d	1 297	9.5	E**,G**,S**,GxE**
ADFI, kg/d	2.11 ^a	2.30 ^b	1.70 ^c	1.84 ^d	1 287	0.37	E**,G**,S**,P**, GxE**
Residual feed intake, g/d	2	37	-15	-25	1 283	321	E*,G**,P**
ADG, g/d							
From weeks 11 to 12	688 ^a	728 ^b	572 ^c	592 ^c	1 291	151	E**,G**,S**,GxE**
From weeks 13 to 14	869 ^a	907 ^b	662 ^c	733 ^d	1 296	138	E**,G**,S**, ExS*,GxE**
From weeks 15 to 16	850 ^a	968 ^b	749 ^c	788 ^d	1 295	152	E**,G**,S**, ExS*,GxE**
From weeks 17 to 18	971 ^a	987 ^a	823 ^b	907 ^c	1 294	173	E**,G**,S**, ExS*,GxE**
From weeks 19 to 20	768 ^a	810 ^b	824 ^b	870 ^c	1 281	186	E**,G**,S**,GxE**
From weeks 21 to 22	793 ^a	777 ^a	756 ^a	794 ^a	1 284	199	G**, ExS*
From weeks 11 to 23	813 ^a	854 ^b	729 ^c	778 ^d	1 297	85	E**,G**,S**,GxE**
FCR, kg feed/kg BW gain	2.61 ^a	2.70 ^b	2.45 ^c	2.47 ^c	1 286	0.43	E**,G**,S*, P**, GxE*
BFT at week 19, mm	15.7 ^a	17.5 ^b	11.4 ^c	12.7 ^d	1 296	2.3	E**,G**,S**, ExS*,GxE**
BFT at week 23, mm	19.4 ^a	21.8 ^b	14.7 ^c	16.5 ^d	1 292	2.8	E**,G**,S**,GxE**
Relative BFT gain, %	25.6 ^a	26.4 ^a	31.7 ^b	31.9 ^b	1 256	14.8	E**,G*

647 BFT: backfat thickness; Relative BFT gain: relative BFT gain between test weeks 19 and 23

648 ¹ Least square means followed by different letters significantly differed within a row ($P < 0.05$); E: environment; S : sex; G: sire family; P: period of feed intake recordings. batch

649 within environment was significant for all traits and is not reported in the table.

Table 4 Effect of production environment (temperate v. tropical) and sex on thermoregulation traits on backcross growing pigs (least square650 means¹)

Trait	Environment				n	RSD	Significant effects
	Temperate		Tropical				
	Female	Castrated male	Female	Castrated male			
Skin temperature, °C							
ST at week 19	35.2 ^a	35.0 ^b	36.1 ^c	36.1 ^c	1 294	0.7	E**
ST at week 23	34.5 ^a	34.5 ^a	35.7 ^b	35.7 ^b	1 297	0.7	
E**,G** Rectal temperature, °C							
RT at week 19	39.4 ^a	39.5 ^a	39.6 ^b	39.7 ^c	1 294	0.3	E**,G**,S**
RT at week 21	39.3 ^a	39.4 ^b	39.4 ^b	39.6 ^c	1 297	0.4	E**,G*,S**
RT at week 23	39.2 ^a	39.3 ^b	39.4 ^b	39.5 ^c	1 291	0.3	E**,G**,S**
Gradient RT – ST, °C	4.3 ^a	4.5 ^b	3.5 ^c	3.6 ^c	1 294	0.7	E**,G**,S**
at week 19	4.3 ^a	4.5 ^b	3.5 ^c	3.6 ^c	1 294	0.7	E**,G**,S**
at week 23	4.7 ^a	4.9 ^b	3.7 ^c	3.8 ^d	1 290	0.7	E**,G**,S**

651 ST: skin temperature; RT: rectal temperature

652 ¹ least square means followed by different letters significantly differed within a row ($P < 0.05$); E: environment; S: sex; G: sire family. batch within environment was significant

653 for all traits and is not reported in the table

Table 5 Spearman residual correlation between production and thermoregulation traits¹ on backcross growing pigs; above the diagonal:

654 correlations between traits measured in temperate environment; below the diagonal: correlations between traits measured in tropical

662 environment

	BW	BFT	ADFI	ADG	FCR	RT	ST
BW		0.38*	0.47*	0.90*	-0.07*	0.05	0.05
BFT	0.48*		0.46*	0.34*	0.28*	-0.07*	-0.03
ADFI	0.52*	0.45*		0.47*	0.76*	0.02	0.06
ADG	0.93*	0.47*	0.54*		-0.13*	0.05	0.09*
FCR	-0.12*	0.14*	0.68*	-0.15*		-0.01	0.01
RT	0.00	-0.03	-0.02	0.01	-0.05		0.11*
ST	-0.03	-0.10*	0.02	0.03	-0.02	0.34*	

663 ¹ BW at 23 weeks of age; ADG: average daily BW gain between 11 and 23 weeks of age; BFT: backfat thickness at 23 weeks of age; ST: skin temperature at 23 weeks of age;

664 RT: rectal temperature at 23 weeks of age

665 ²* $P < 0.05$; statistically different from 0

Figure 1. Monthly climatic variation in the pig building facilities according to the

666 production environment (temperate or tropical); average daily ambient temperature

667 (□) average daily relative humidity (■) and temperature humidity index (□)

668

Figure 2. Effect of sire family × production environment (temperate v. tropical)

669 interactions on BW and backfat thickness at the end of test period (week 23), on

670 average daily BW gain, average daily feed intake during the overall test period (least

671 square means from a linear model analysis applied to each trait) and on the rectal

672 temperature measured from week 19 to week 23 on backcross growing pigs (least

673 square means from a mixed model analysis)

674

Figure 3. Assessment of robustness and sensitivity in the 10 sire families of

675 backcross growing pigs a) according to their score (from 1: the most robust to 10: the

676 most sensitive) on least square means differences of sire families between temperate

677 and tropical environments on BW and backfat thickness (BFT) at week 23, growth

678 rate (ADG) and average daily feed intake (ADFI) during the test period and rectal

679 temperature (RT) measured from week 19 to week 23. The closer to the center the

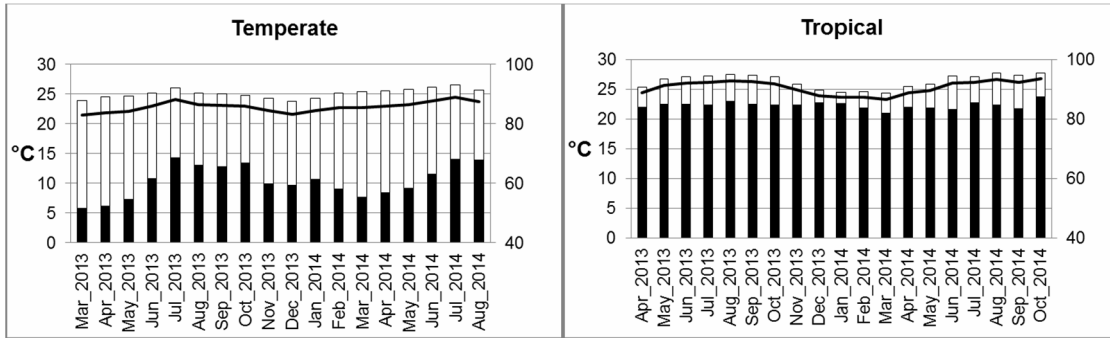
680 sire family pentagon is, the more robust it is; b) according to the coordinates of the 10

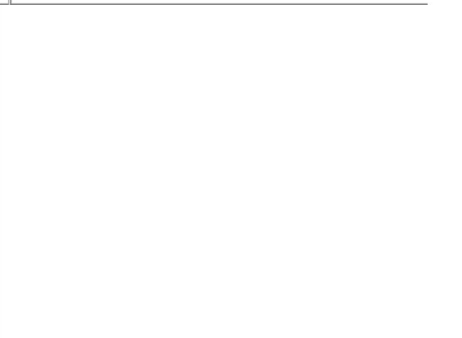
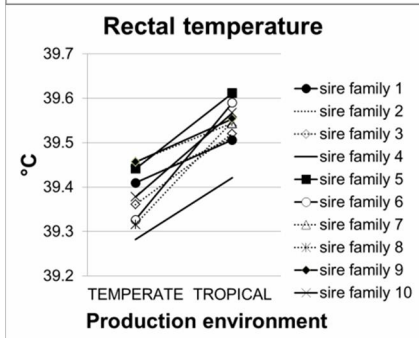
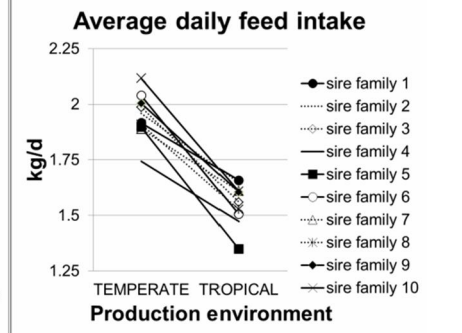
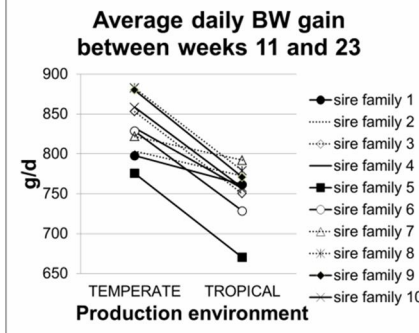
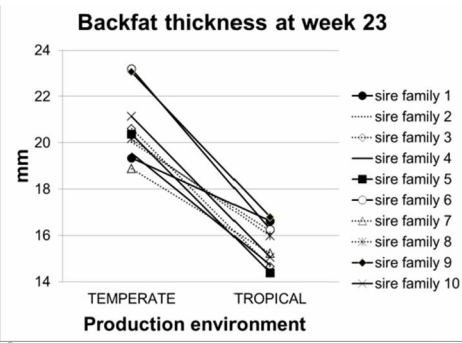
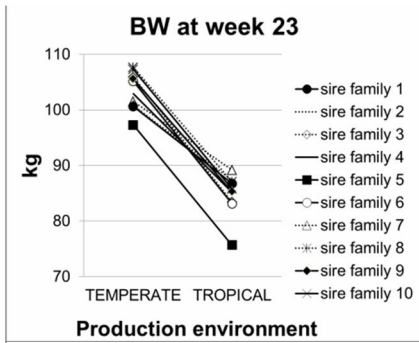
681 sire families in temperate and tropical environments on the first principal component

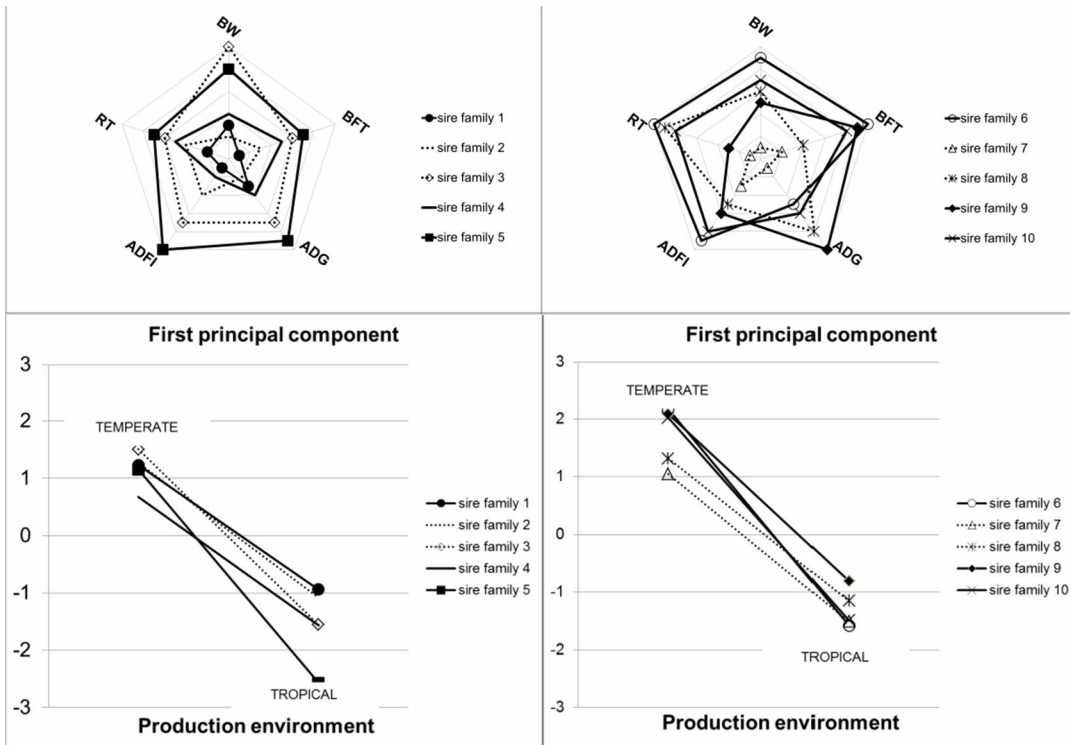
682 from a principal component analysis with the 12 variables (BFT, RT and ST at week

683 19, BW, BFT, RT and ST at week 23, ADG, ADFI, residual feed intake, FCR, RT at

684 week 21).







1.3. Conclusion de la publication I

Cette première étude nous a permis tout d'abord de confirmer l'effet négatif du **stress thermique** chronique sur les performances de production. En accord avec les résultats de la bibliographie, la consommation d'aliment et la vitesse de croissance sont plus faibles en stress chronique qu'en situation de thermoneutralité. D'après ces résultats, il y a une dépendance familiale de ces performances. Les études d'interaction génotype x environnement (G x E) sont généralement réalisées en estimant la part de la variance expliquée par l'interaction G x E. Dans notre cas, nous avons étudié l'interaction en effets fixes, sachant que les études qui suivent (papier II et III) porteront sur la caractérisation génétique de l'aléa. A notre connaissance, notre étude est la première qui rapporte des interactions G x E sur les performances de porcs génétiquement proches et élevés dans des environnements thermiquement contrastés. En se basant sur nos résultats rapportant des différences phénotypiques importantes entre animaux backcross issus d'origine paternelle différente, on peut supposer que les meilleurs animaux sur les performances de production en milieu de production tempéré ne seront pas forcément les meilleurs en milieu tropical humide. Ce travail suggère donc que la tolérance à la chaleur chez le porc pourrait avoir un déterminisme génétique. La suite logique est donc de quantifier la variabilité génétique des caractères étudiés.

2. ESTIMATIONS DE LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE (PUBLICATION II)

2.1.Introduction à la publication II

L'amélioration par la sélection génétique de l'adaptation des animaux à leur environnement et principalement à la chaleur semble être une solution prometteuse et durable. Pour ce faire, il est important de caractériser le déterminisme génétique des caractères lié à l'adaptation à la chaleur. Dans le papier I, les différences de performances observées entre les deux environnements climatiques et entre les différentes origines de père suggère qu'une part de la variabilité est génétique. L'objectif de cette étude est de vérifier et de quantifier la part génétique de cette variabilité nous avons estimé Les paramètres génétiques des différents phénotypes dans chaque environnement dans le but de confirmer les interactions génotype-environnement sur les caractères de production et de thermorégulation.

2.2.Publication II

Etude des paramètres génétiques, des caractères de production et d'adaptation à la chaleur chez le porc en croissance

Pour caractériser le déterminisme génétique de l'adaptation à la chaleur chez le porc en croissance, 1253 animaux backcross (1/4 lignée Créole, 3/4 Large White) ont été élevés dans des conditions classiques d'élevage en milieu tempéré (TEMP : n=601 sur 11 bandes) ou tropical (TROP : n=652 sur 12 bandes). Les caractères de production ont été mesurés entre 11 et 23 semaines d'âge, et les températures rectales (TR) et cutanées (TC) à 19, 21 et 23 semaines d'âge, pour évaluer les capacités de thermorégulation des porcs. L'héritabilité de la TR est faible (TEMP $h^2 = 0,16 \pm 0,06$, TROP $h^2 = 0,10 \pm 0,04$). L'héritabilité de la TC est différente entre les deux environnements (TEMP $h^2 = 0,12 \pm 0,03$; TROP $h^2 = 0,36 \pm 0,14$) avec une corrélation génétique entre les deux environnements fortement négative ($-0,64 \pm 0,03$). Concernant les caractères de production, l'héritabilité du gain d'épaisseur de lard est plus élevée en TROP ($h^2 = 0,21 \pm 0,04$) qu'en TEMP ($h^2 = 0,11 \pm 0,03$). Les corrélations génétiques de la TC avec le poids vif à 23 semaines d'âge et l'épaisseur de lard dorsal sont positives en TEMP alors qu'elles sont négatives en TROP. Les mécanismes engagés pour dissiper la chaleur ou pour la croissance, en partie sous contrôle génétique, seraient différents entre environnements.

1

2 **Genetics of heat adaptation in pigs: genetic parameters for G x E in temperate and**
3 **tropical environments**

4

5 T. Loyau¹, R. Rosé¹, H. Gilbert², D. Renaudeau³, J.Riquet², J-L. Gourdine¹.

6 ¹ *UR0143 Unité de Recherches Zootechniques, INRA Centre Antilles-Guyane, F-97170 Petit-*
7 *Bourg, France*

8 ² *UMR1388, GenPhyse, INRA Centre de Toulouse, F-31326 Castanet Tolosan, France*

9 ³ *UMR 1348, PEGASE, INRA Centre de Rennes, F35590 Saint Gilles, France;*

10

11 Corresponding author: Jean-Luc Gourdine. Email: Jean-Luc.Gourdine@inra.fr

12

13 Short title: Genetics of heat adaptation in pigs

14

15 **Abstract**

16 Pig production which is the first one worldwide is realised with more than 50 % in tropical
17 and subtropical regions. However, genetic selection has mainly been realised in optimal
18 environment with controlled temperatures. Consequently heat waves in northern countries and
19 tropical climate have a negative impact on the durability of pig production reducing pig
20 performance and decreasing their well-being. A previous study has shown that there is a
21 family origin of environment interaction with performance. Consequently the aim of this
22 study was to characterize the genetic determinism of heat adaptation in growing pigs. A total
23 of 1253 Creole-Large-White Backcross pigs (1/4 Creole, 3/4 Large-White) were reared in
24 classic conditions in temperate (TEMP; n=601; 11 batches) or tropical (TROP; n=652; 12
25 batches) climate. Production phenotypes were recorded between weeks 11 and 23. Rectal

26 temperature (RT) was recorded at 19, 21 and 23 weeks of age and cutaneous temperature
27 (CT) were recorded at 19 and 23 weeks of age. Curvature and diameter of back hair were also
28 measured. Genetic parameters were estimated according to REML method with VCE6.0
29 software. Heritability of RT was low (from 0.06 ± 0.03 to 0.15 ± 0.03 in TEMP and $0.06 \pm$
30 0.03 to 0.09 ± 0.04 in TROP). Heritability of CT was low to moderate and significantly
31 different between environments (from 0.13 ± 0.04 to 0.16 ± 0.04 in TEMP and from $0.25 \pm$
32 0.05 to 0.38 ± 0.07 in TROP). Heritability of gradient between cutaneous and rectal
33 temperatures was moderate in both environments (from 0.22 ± 0.09 to 0.37 ± 0.08). Study of
34 genetic correlation indicates that animals with high performance are those who have more
35 difficulties to dissipate heat through skin. Back fat thickness on week 19 is also limiting for
36 further heat dissipation through skin. Thus these results suggest that pathways involved in
37 heat dissipation are partly under genetic control and may differ according to the environment.
38 Genetic determinism of performance parameters is different between environments.

39

40 **Keywords:** Heat Adaptation, Thermoregulation

41

42 **Implications**

43 H el ene Gilbert , Jean-Luc Gourdine, David Renaudeau and Juliette Riquet conceived,
44 designed the study and collected the phenotypes. Thomas Loyau, Jean-Luc Gourdine and
45 Roseline Ros e analysed the data. Thomas Loyau and Roseline Ros e wrote the manuscript. All
46 the authors approved the manuscript.

47

48 **Introduction**

49 Today, there is an evidence that climate change is real, having worst consequences for
50 sustainability of agriculture and livestock production. Efficiency of livestock production

51 should be improved in order to increase the need in dietary requirements in the context of
52 climate change, and of increasing world population. Moreover, in the developing countries,
53 where almost all world population increases take place, consumption of meat has been
54 growing at 5-6 percent p.a (FAO, 2007). Pig is the first consumed meat in the world and more
55 than 50% of pig production is carried out in tropical and subtropical regions (FAO, 2009).
56 Increasing temperature is justifiable in these regions but also in temperate one where heat
57 stress is an occasional problem during summer heat waves (Renaudeau et al., 2011). The
58 increase in global average of earth's surface temperature may be between 1.8°C and 4.0°C
59 and with an increase in the number of days with heat waves in temperate areas from 40 to 150
60 days per year by 2100 (GIEC, 2014;).

61 Pig performances were increased since decades by genetic selection within optimal narrow
62 environmental conditions. Heat stress negatively impacts growth performances and can
63 induce morbidity and pigs may succumb to severe thermal stress (Renaudeau et al., 2011).

64 Advances in environmental management (i.e. cooling systems and constructions) have
65 alleviated some of the negative impacts of heat stress. However these systems are not always
66 sufficient because production is still decreased during heat waves and they are expensive
67 especially for farmers from developing countries. Genetic selection to improve animal
68 adaptation to their environment appears to be the most promising and sustainable option for
69 breeding in these regions. However, upstream to define selection objectives, it seems to be
70 important to understand the genetic determinism of heat adaptation in pigs. Rose et al. (2016),
71 previously reported that there was a sire family interaction with the environment, between
72 temperate versus tropical climate, on production and adaptation trait in F2 Large-White x
73 Creole backcross pigs. This study highlights the need to go further in this field to determine
74 genetic determinism of adaptation traits. Consequently, the aim of this study was to estimate

75 genetic parameters of production and heat adaptation traits in temperate and tropical
76 environments to better understand this determinism.

77

78

79 **Material and Methods**

80 Animal care and procedures were approved by the ethic committee for animal
81 experimentation “Comité d’Ethique en Matière d’Expérimentation Animale des Antilles et de
82 la Guyane (CEMEAAG)”, registered by the national committee under N° N°A971-18-02.

83

84 *Animal and rearing conditions*

85 All animals and traits studied in this paper were issued from Rose et al (2016) experimental
86 design.

87

88 A backcross F2 population (3/4 Large White, 1/4 Local Creole breed) composed provided data
89 for this study. These data are taken from a large study on the genetic of heat adaptation in pigs
90 (Rosé et al., 2016). Large White breed is issued from genetic selection for production; this
91 breed has a high production, but environmental changes like heat stress has major impact on
92 their performances. Creole breed is issued from traditional farm breeding of West Indies and
93 is well adapted to environmental change, but has lower production as compared to LW.
94 Backcrosses were provided from 10 Large White x Creole breed and 120 purebred Large
95 White sows. A total of 634 and 664 parented pigs were respectively reared in a temperate
96 experimental farm in 11 batches (INRA, Magnereau) and in a tropical experimental farm in
97 the French West Indies in 12 batches (INRA, Plateforme d’Expérimentation Animale, 97170
98 Petit-Bourg, Guadeloupe France) from October 2013 to November 2014. In the temperate
99 condition, the farm building was a conventional closed building with controlled environment

100 while in the tropics, it was a semi-open building where animals were submitted to temperature
101 and humidity variations according to the climate. For each batch, the growing period started at
102 the age of 11 weeks and ended in the 23th week. Pigs were fed *ad-libitum* with commercial
103 feed (15.7 MJ ED/Kg, 17% of digestible protein) and had a free access to water in both
104 environments. The average, minimum and maximum ambient temperatures of rearing were
105 respectively 25.7, 20.5, 27.7°C in temperate, and where significantly different from those in
106 tropical environment: 26.2, 22.9, and 27.7°C. Average humidity was 61.2 and 84.4%
107 respectively in temperate and tropical farms.

108

109 *Measures*

110 - *Production traits*

111 All animals were weighted on 11 (BW11) and 23 (BW23) weeks of age. Average daily gain
112 was calculated between weeks 11 and 23. Back Fat Thickness was measured on weeks 19 and
113 23. Average daily feed intake (ADFI) was calculated thanks to electronic feeders (ACEMO
114 128, ACEMO, Pontivy, France) as described by Rosé et al., 2016. Feed Conversion Ratio
115 (FCR) was estimated by dividing ADFI and ADG.

116 All the results obtains for these measures according for the environment were described in
117 Rosé et al., 2016.

118 - *Adaptation traits*

119 Rectal temperature (RT) was measured on weeks 19, 21 and 23 with digital thermometers
120 (Microlife Corp., Paris France). Skin temperature was measured on the back at P2 site at
121 weeks 19 and 23 using a skin surface thermocouple probe(type K, model 88002K-IEC,
122 Omega Engineering Inc., Stamford) connected to a microprocessor –based handled
123 thermometer (Model HH21-Omega Engineering Inc).

124

125

126 *Genetic analysis:*

127 A preliminary analysis of variance was performed to select fixed effect to include in the
 128 model. From this first step, genetic analyses were carried out with model (1) for BW11,
 129 BW23, BW1123, ADG, BFTgain, with model (2) for BW1123, ADFI, RFI, FCR, US19,
 130 US23, USmean, RT19, RT21, RT23, CT19, CT23, which are animal models:

$$131 Y_{ijklm} = \mu + S_i + B_j(S_i) + S_k + A_m + e_{ijklm} \quad (4)$$

$$132 Y_{ijklm} = \mu + S_i + B_j(S_i) + S_k + A_m + S_{Tn} + e_{ijkmn} \quad (5)$$

133 Where y_{ijklm} is the performance of an animal m , μ the general mean, S_i the fixed effect of
 134 the site I (TEMP or TROP), $B_j(S_i)$ the intra-site band (12 batches in TROP and 11 in TEMP),
 135 S_k the effect of the k sex of the animal (female or castrated male), A_m the additive effect of
 136 the k sex of the animal, and e_{ijklm} the residual effect relating to the animal, and S_{Tn} the stage
 137 corresponding to the measurement time n (weeks 19, 21 or 23).

138

139 Estimation of genetic parameters of production and thermoregulation traits was measured
 140 separately in TEMP and TROP conditions.

141 The VCE6 software (Neumaier et al., 1998; Groeneveld et al., 2010) was used for the genetic
 142 analyses. As all traits could not be included in a single analysis, a series of 77 analyses was
 143 run, in order to test at least one time each combination of traits. When the same parameter
 144 appeared in different analyses, the results presented below are the average of estimated
 145 genetic parameters and the average of standard errors.

146

147 **Results**

148 *Heritability estimates of production phenotypes according to TEMP or TROP environment*

149 Heritability estimates (HE) of production parameters are presented in table 1. HE body weight
150 at week 11 and 23 are high in both TEMP and TROP environment from 0.56 ± 0.03 to $0.78 \pm$
151 0.06 . HR of ADG is also high with 0.42 ± 0.04 in TEMP and 0.49 ± 0.05 in TROP. HE of
152 ADFI, US19, US23 and BFTgain are moderate in both environment. HR of BW11, BW23,
153 BW1123, ADFI, ADG, US19, US23, USmean, BFTgain are not significantly different
154 between TEMP and TROP environment. HR of RFI in TEMP environment is low with $0.04 \pm$
155 0.01 while in TROP, HE is equal to zero. HR of FCR is significantly different within
156 environment with low HE in TEMP (0.08 ± 0.02) and moderate in TROP (0.42 ± 0.09).
157 Moreover, except for RFI, all the genetic correlation of performance traits between TEMP and
158 TROP environments are significantly different from 1.

159

160 *Heritability estimates of thermoregulation traits according to TEMP or TROP environment*

161 HE of thermoregulation traits and their genetic correlation between are presented in table 2.
162 Rectal temperature HE at day 19, 21 and 23 are low in both environments ranging from $0.06 \pm$
163 0.03 for RT 19 in TROP and RT23 IN TEMP to 0.15 ± 0.06 for RT 19 in TEMP. These HE
164 are significantly different from zero and have low genetic correlation between TEMP and
165 TROP environments (0.06 ± 0.01 , 0.03 ± 0.01 and 0.04 ± 0.01 for RT19, RT21 and RT23
166 respectively). HE of cutaneous temperature are significantly different according to
167 environments with low HE in TEMP with 0.16 ± 0.04 and 0.13 ± 0.04 for CT19 and CT23,
168 and moderate to high HE in TROP with 0.25 ± 0.05 and 0.38 ± 0.07 for CT19 and CT23.
169 Moreover, GC of these parameters is negative according to environment with -0.56 ± 0.03 and
170 -0.36 ± 0.02 respectively for CT19 and CT23. HE of GRAD19 and GRAD23 were moderate
171 to high in both environments ranging from 0.22 ± 0.09 to 0.37 ± 0.08 in TROP. Genetic
172 correlation between environments of these parameters are positive ranging from 0.50 ± 0.05
173 to 0.56 ± 0.06 .

174
175
176
177
178
179
180
181
182
183
184
185
186
187
188
189
190
191
192
193
194
195
196
197

Genetic correlations between thermoregulation and production traits.

Genetic correlations (GC) of thermoregulation and production traits according to environment are presented in table 3. As HE of rectal temperature was low, genetic correlation with production parameters were calculated on cutaneous and gradient temperatures. Except for the GC between BW11 and CT19 in TEMP, BW1123 and CT19, and CT23 in TROP which are not significantly different from zero, body weights and BW1123 are negatively correlated to cutaneous temperature with disparity according to environment ranging from moderate GC for BW23 and CT19 in TROP (-0.24 ± 0.03) to high one for BW23 and CT23 in TEMP (-0.69 ± 0.05). With the same profile, ADG has negative GC with CT, and positive ones with GRAD traits. ADFI has none significantly different from zero or low GC with cutaneous temperature. GC of ADFI with CT19, CT23, GRAD19 and GRAD23 are low. GC between RFI and thermoregulation parameters seems to have disparity according to time of measure and environment. These estimates should be taken with caution as regard that RFI HE was low. US19 has negative GC with CT19 and CT23 in both environments while US23 has positive and moderate GC with CT19 and CT23 in TEMP and negative low GC in TROP. US19 had moderate to high positive GC with GRAD19 and GRAD23 in both environments while US23 had negative and moderate GC with GRAD19 and GRAD23 in TEMP and low one in in TROP. BFT gain had positive and moderate GC with cutaneous temperature in TEMP and low GC in TROP. BFTgain had positive moderate to high GC with GRAD19 and GRAD23 in both environment. FCR had low to moderate positive GC with CT19 and CT23 in both environments. FCR had negative low to moderate GC with GRAD19 and GRAD23.

198 CT19 and CT23 had higher GC in TEMP (0.77 ± 0.13) than in TROP (0.44 ± 0.09). RT19 had
199 positive moderate to low GC with RT21 and RT23 in both environment ranging from $0.31 \pm$
200 0.02 to 0.73 ± 0.04 . RT21 and RT23 had a GC of 0.54 ± 0.03 in TEMP and of 0.43 ± 0.02 in
201 TROP. RT19 had a GC non-significantly different from zero with RT19 in TEMP while the
202 GC in TROP was of 0.76 ± 0.04 . RT23 had a moderate GC with CT23 in TEMP (0.37 ± 0.06)
203 and a higher one in TROP (0.70 ± 0.05).

204 **Discussion**

205 This study demonstrated for the first time to our knowledge the comparison of two
206 environments, a temperate and a tropical, on the estimation of genetic parameters of
207 performance and thermoregulation traits, in backcross growing pigs. Worldwide, pigs are
208 selected under optimal temperate conditions and under constantly improving management.
209 This selection produces animals with high performance and in general with smaller
210 environmental flexibility (Misztal, 2017). Precision farming management masks the effect of
211 local climate and avoids large intensive pig production. However, this management requires
212 significant economics needs, especially in tropical and subtropical areas where climate has a
213 major impact on production performances. These regions, which represent more than 50% of
214 the worldwide pig production, are mainly composed of developing countries where farmers
215 do not often have the financial means for such development. In the context of medium and
216 small pig production exploitations in these regions, of climate change, of the development of
217 agro-ecological practices, and in the context where the societal demand for a smarter
218 agriculture is increasing, particularly with regard to livestock, there is a real need for
219 improving pig resiliency especially for heat stress. Previously to establish selection strategies,
220 it is needed to better understand the genetic determinism of thermoregulation traits and their
221 correlation with performance and production parameters.

222

223 With the same experimental design, Rose et al., 2016 demonstrated that the temperature and
224 humidity index had a significant difference of 2.4°C between TEMP and TROP. The tropical
225 environment had also a significant impact on main production parameters measured as
226 compared with TEMP: TEMP pigs exhibited higher body weight, ADFI, FCR, and lower BFT
227 gain and ADG as compared to TROP one. The study of Rose et al., 2016 showed the
228 existence of a family-dependancy in the relationships between heat resistance and robustness
229 traits. This suggested the existence of a genetic determinism of thermoregulation traits and
230 heat tolerance, and the possibility to find genotypes with high production and low heat
231 sensitivity. Our study aimed to improve our knowledge about this genetic determinism.

232

233 *Heritability estimates of performance traits and interaction with environment*

234 In this study, most of the heritability estimates of production traits are concordant with those
235 observed in the literature in growing pigs (Saintilan et al., 2013). There were no significant
236 differences in heritability estimates for production parameters between TEMP and TROP
237 environment except for RFI and FCR; Difference between environments for RFI was very
238 low and HE in TEMP was close to zero while the one in TROP was equal to zero. In a
239 comparison between breeds, Saintilan et al (2013) showed that HE of RFI ranged from $0.21 \pm$
240 0.03 in Large White to 0.33 ± 0.06 in Piétrain in temperate conditions and Jiao et al (2014)
241 had lower HE (0.10 ± 0.05) in Duroc breed. These HE may be low in our conditions because
242 of lower precision measurement of feed intake; in fact, consumption measure of an animal
243 was available only during 50% of the total growth period. In our conditions, FCR HE was
244 low in TEMP (0.08 ± 0.02) and moderate in TROP (0.42 ± 0.09). Previous studies estimated
245 FCR HE ranging between 0.30 ± 0.03 to 0.40 ± 0.06 for several breeds in temperate
246 conditions during growth period (Jiao et al., 2014, Saintilan et al, 2013).

247 For all the production traits measured except for RFI, the genetic correlation between TEMP
248 and TROP was non-significantly different from 1, indicating that genetic mechanisms
249 underlying the traits are partially different between environments. Consequently, the major
250 genetic progress on performance traits realized thanks to selection in TEMP is not entirely
251 met in TROP environment.

252

253 *Heritability estimates of thermoregulation traits and interaction with environment*

254 Concerning thermoregulation traits, rectal temperature HE was low in both environments
255 suggesting a high environmental regulation of this parameter in growing pigs, also in tropical
256 environment. To our knowledge, these estimations are the first one in growing pigs in the
257 literature. These results are lower than those observed in lactating sow reared in tropical
258 environment (0.35 ± 0.09 ; Gourdine et al., 2017), maybe because of physiological status
259 which is different. During lactation, sows 'metabolism is highly solicited and rectal
260 temperature may result from this metabolism which is more under genetic control. In fact
261 internal temperature of animals depends on equilibrium between thermogenesis and
262 thermolysis. Thermogenesis in growing pigs is the result of the production of heat by the
263 metabolism (basal metabolism highly solicited in sows), physical activity, and heat produced
264 by feeding. Thermolysis is the result of heat dissipation by respiratory ways and via skin.
265 Rectal temperature is the most used indicator to measure animal temperature; rectal
266 temperature was showed to be highly correlated to internal organs temperature (Yamamoto et
267 al., 1971). The results obtained for rectal temperature HE are also concordant but in the
268 bottom of those observed in poultry and bovine at thermoneutrality ranging from 0.06 to 0.49
269 (Tixier-Boichard et al., 1995, Dikmen et al., 2012, Loyau et al., 2013). Burrow (2001) showed
270 an HE of log transformed rectal temperature to be 0.17 on composite tropical breed when
271 ambient temperature exceeded 30°C. Genetic correlation of rectal temperature between TEMP

272 and TROP environment was close to zero suggesting different genetic mechanisms leading to
273 this character. In fact in TEMP environment, rectal temperature may be the result of digestive
274 and maintenance metabolism only while in TROP, heat may interact with those regulations. In
275 the second condition, rectal temperature may be the result of animal metabolism added to the
276 effects of environmental heat on the animal.

277 For cutaneous temperature, HE were low in TEMP and moderate to high in TROP reaching
278 0.38 ± 0.07 on week 23, suggesting that the phenotypic variance measured for this parameter
279 is the result of genetic factors. To our knowledge, this is the first time that HE of cutaneous
280 temperature was measured in pigs. In laying hens, surface temperature measured by infrared
281 thermography on unfeathered zone had low to moderate HE ranging from 0.15 to 0.22 at 18
282 or 28°C without difference according environment

283 In our conditions, HE was significantly higher in TROP as compared to TEMP on week 23
284 suggesting a higher regulation by genetic of this trait in TROP. The measurement of
285 cutaneous thanks to infrared (infrared thermometer) is linked to heat dissipation, through
286 radiation. Radiation, one of the sensible heat dissipation mechanisms in animals, represents
287 the heat flow from the surface to the body from the surrounding, mainly occurring through
288 infrared emissions. Heat can also be dissipated through respiratory pathway, which was not
289 measured in our conditions. In our conditions, skin temperature was measured between the ear
290 base and cervical region which was reported as heat dissipating zone correlated with rectal
291 temperatures in pigs (Soerensen and Pedersen, 2015) and with high repeatability measure
292 (Traulsen et al., 2010).. It is supposed that pigs with high cutaneous temperature are those
293 who have the capacity to better dissipate heat through skin. For the future, measurement of
294 whole body temperature thanks to infrared thermography camera may permit to better
295 measure heat dissipation in pigs. Genetic correlation between TEMP and TROP for cutaneous

296 temperature was negative with high to moderate value, suggesting that genetic determinism of
297 this trait differs greatly depending on the environment.

298

299 To better understand genetic determinism of thermoregulation and heat dissipation, it was
300 chosen to measure HE of gradient temperature between rectal and cutaneous temperature,
301 where cutaneous was always lower than rectal one. Higher will be the gradient, fewer the heat
302 exchange will be between internal parts to skin of the animal. In our condition, HE of gradient
303 temperature was moderate to high reaching 0.37 ± 0.08 in TROP on week 23. This suggests
304 again, a significant genetic regulation of heat dissipation in pigs. Genetic correlation between
305 TEMP and TROP for gradient temperature is positive and moderate, suggesting partly similar
306 genetic mechanisms establishing the gradient.

307

308 *Genetic correlations of thermoregulation and production traits in TEMP and TROP*

309 Partie enlevée retravaillée/réorganisée semaine prochaine

310 As the HE of RT is low, the genetic correlation with production parameters was calculated
311 with CT and gradient temperatures. Negative GC for body weight and ADG with CT on week
312 23 indicate that families with higher body weight have lower capacities to dissipate heat
313 through skin, especially at the ear-cervical base. This hypothesis may be confirmed by the fact
314 that GC of BW23 and GRAD23 are moderate and positive indicating that families with high
315 body weight will have decreased capacities to dissipate heat through skin. Animals with
316 higher back fat on week 19 are those with lower CT and higher gradient on week 19 and on
317 week 23, with lower impact in TROP as compared to TEMP. However, back fat on week 23
318 has lower GC with CT and GRAD. Thus, these results indicate that, at the genetic level, week
319 19 seems to be primordial for the interaction between backfat and heat dissipation through
320 skin at the ear-cervical base. Pigs with precocial lipid storage in the back seem to be those

321 who will have more difficulties to dissipate heat through skin at the ear-cervical base. Further
322 studies are needed to study whole body heat dissipation to better understand these interactions
323 and maybe localize differential heat-dissipation zones. The study of genetic capacities of heat
324 dissipation through respiration (hyperventilation) pathway should also be studied. Back fat
325 gain had negative GC with GRAD temperature on week 23 showing that animals with high
326 back fat gain between week 19 and 23 are those with higher heat dissipation through skin at
327 the ear-cervical base. At the back level, adipose tissue limits the capacity of animals to
328 dissipate heat (Mount et al., 1979). Consequently, heat may be dissipated in other regions than
329 back like the ear cervical base zone. These results on back fat had lower GC in TROP with
330 thermoregulation traits maybe because adipose tissue deposition and distribution in TROP
331 environments is different as compared to TEMP. In fact, during heat stress, Rinaldo and Le
332 Dividich (1991) showed that the deposition of fatty tissue is more important than the
333 deposition of the muscle tissue, maybe for adaptive strategies because adipose metabolism
334 produces less heat than muscular metabolism (Le Dividich and Rinaldo., 1989, Rinaldo and
335 Le Dividich., 1991, Wu et al., 2016). Moreover, the deposition of fat is no longer at the level
336 of the bardiere (subcutaneous level), but rather at the internal level (Rinaldo and Le Dividich
337 (1991).

338 Then, RT and CT have positive GC with lower value in TEMP than in TROP, demonstrating
339 the interaction of TROP environment to force heat dissipation.

340

341 As thermoregulation is intrinsically linked to thermogenesis produced by metabolism, animals
342 with high performance may be those who have a high metabolism and consequently high
343 metabolic heat production. Improving themolysis capacities of animals while maintaining as
344 possible performance production and back fat composition could thus be a good alternative to
345 resiliency in the context of tropical livestock production and climate change. Further studies

346 to identify QTL will be needed to better understand the genetic determinism, and to identify
347 biomarker of adaptation to heat stress.

348

349 **General Conclusion:**

350 These early studies of genetic parameters related to heat adaptation in growing pigs show that
351 heat dissipation measured with cutaneous temperature and gradient temperature is partly
352 under genetic control, with moderate to high heritabilities. Rectal temperature is a less
353 heritable trait, event in tropical environments where animal are subjected to conditions that
354 should exacerbate inter-individual variability. Cutaneous temperature measurements and
355 calculation of gradient temperature appear to be more promising from a genetic point of view,
356 being close to the ability of animals to adapt to their environment. We also show that genetic
357 correlations between environments are different from 1 for production traits, suggesting the
358 need to include selection strategies dedicated to improve tropical performance in response to
359 the extension of pig production in tropical and subtropical regions. These first data will allow
360 evaluating the prospects of inclusion of the thermoregulation parameters in the pig selection
361 schemes for breeding in these regions and in the context of agro ecological breeding in
362 parallel to climate change.

363

364 **References:**

- 365 BURROW, H. M., 2001 Variances and covariances between productive and adaptative traits
366 and temperament in composite breed of tropical beef cattle. *Livestock Production*
367 *Science* **70**: 213-233.
- 368 DIKMEN, S., J. B. COLE, D. J. NULL and P. J. HANSEN, 2012 Heritability of rectal temperature
369 and genetic correlations with production and reproduction traits in dairy cattle. *Journal*
370 *of Dairy Science* **95**: 3401-3405.
- 371 FAO, 2007 Food Outlook Global Market Analysis
- 372 FAO, 2009 La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture. , pp. in *Le point sur*
373 *l'élevage.*, edited by FAO. FAO, Rome.
- 374 GIEC, 2014 Changements climatiques 2014:Rapport de synthèse.Contribution des Groupes de
375 travail I,II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts

- 376 intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction
377 principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer]. Genève, Suisse. GIEC: 161.
- 378 GOURDINE, J. L., N. MANDONNET, M. GIORGI and D. RENAUDEAU, 2017 Genetic parameters
379 for thermoregulation and production traits in lactating sows reared in tropical climate.
380 *Animal* **11**: 365-374.
- 381 GROENEVELD, E., M. KOVAC and N. MIELENZ, 2010 VCE User's Guide and Reference
382 Manual Version 6.0,
- 383 JIAO, S., C. MALTECCA, K. A. GRAY and J. P. CASSADY, 2014 Feed intake, average daily gain,
384 feed efficiency, and real-time ultrasound traits in Duroc pigs: I. Genetic parameter
385 estimation and accuracy of genomic prediction. *Journal of Animal Science* **92**: 2377-
386 2386.
- 387 LE DIVIDICH, J., and D. RINALDO, 1989 Effets de l'environnement thermique sur les
388 performances du porc en croissance, pp. 219-230 in *21èmes Journées de la Recherche*
389 *Porcine en France*.
- 390 LOYAU, T., C. BERRI, L. BEDRANI, S. MÉTAYER-COUSTARD, C. PRAUD *et al.*, 2013 Thermal
391 manipulation of the embryo modifies the physiology and body composition of broiler
392 chickens reared in floor pens without affecting breast meat processing quality1.
393 *Journal of Animal Science* **91**: 3674-3685.
- 394 MISZTAL, I., 2017 BREEDING AND GENETICS SYMPOSIUM: Resilience and lessons
395 from studies in genetics of heat stress12. *Journal of Animal Science* **95**: 1780-1787.
- 396 MOUNT, L. E., J. L. MONTEITH and L. E. MOUNT, 1979 The concept of thermoneutrality, pp.
397 425-439 in *Heat loss from animals and man*. Butterworths, London, UK.
- 398 NEUMAIER, A., and E. GROENEVELD, 1998 Restricted maximum likelihood estimation of
399 covariances in sparse linear models. *Genetics Selection Evolution* **30**: 3.
- 400 RENAUDEAU, D., J. L. GOURDINE and N. R. ST-PIERRE, 2011 A meta-analysis of the effects of
401 high ambient temperature on growth performance of growing-finishing pigs. *Journal*
402 *of Animal Science* **89**: 2220-2230.
- 403 RINALDO, D., and J. LE DIVIDICH, 1991 Effects of warm exposure on adipose tissue and
404 muscle metabolism in growing pigs. *Comparative Biochemistry and Physiology Part*
405 *A: Physiology* **100**: 995-1002.
- 406 ROSE, R., H. GILBERT, D. RENAUDEAU, M. GIORGI, Y. BILLON *et al.*, 2016 Interactions
407 génotype x environnement (climat tempéré vs. tropical) sur les caractères de
408 production et de thermorégulation chez le porc en croissance. *Journées Recherche*
409 *Porcine* **48**: 257-262.
- 410 SAINTILAN, R., I. MÉROUR, L. BROSSARD, T. TRIBOUT, J. Y. DOURMAD *et al.*, 2013 Genetics
411 of residual feed intake in growing pigs: relationships with production traits, and
412 nitrogen and phosphorus excretion traits. *J Anim Sci* **91**.
- 413 SOERENSEN, D. D., and L. J. PEDERSEN, 2015 Infrared skin temperature measurements for
414 monitoring health in pigs: a review. *Acta Veterinaria Scandinavica* **57**: 5.
- 415 TIXIER-BOICHARD, M., D. BOICHARD, E. GROENEVELD and A. BORDAS, 1995 Restricted
416 maximum likelihood estimates of genetic parameters of adult male and female Rhode
417 Island Red chickens divergently selected for residual feed consumption. *Poultry*
418 *Science* **74**: 1245-1252.
- 419 TRAULSEN, I., K. NAUNIN, K. MÜLLER and J. KRIETER, 2010 Application of infrared
420 thermography to measure body temperature of sows. *Züchtungskunde* **82**: 437-446.
- 421 WU, X., Z.-Y. LI, A.-F. JIA, H.-G. SU, C.-H. HU *et al.*, 2016 Effects of high ambient
422 temperature on lipid metabolism in finishing pigs. *Journal of Integrative Agriculture*
423 **15**: 391-396.
- 424 YAMAMOTO, S., K. TOKORO, N. TOMISHIMA, T. ITO and K. MIMURA, 1971 Studies on the
425 effective temperature for farm animals. II. Effective temperature for pigs, with special

- 426 reference to the influence of dry-and wet bulb temperatures on the physiological
427 reactions in rearing pigs. *Jpn. J.Zootech.Sci* **42**: 609-616.
- 428

429 Table 1: Heritability estimates of production traits according to environment, and genetic
 430 correlation between environments.

431

	TEMP	TROP	Correlation between environment
BW11	0.77 ± 0.09	0.78 ± 0.06	0.64 ± 0.01
BW23	0.56 ± 0.03	0.57 ± 0.06	0.58 ± 0.01
BW1123	0.39 ± 0.02	0.23 ± 0.09	0.7 ± 0.16
ADFI	0.17 ± 0.03	0.27 ± 0.08	0.24 ± 0.06
RFI*	0.04 ± 0.01	0.00 ± 0.00	0.95 ± 0.06 ^a
ADG	0.42 ± 0.04	0.49 ± 0.05	0.58 ± 0.07
US19	0.24 ± 0.03	0.14 ± 0.05	0.38 ± 0.01
US23	0.34 ± 0.02	0.18 ± 0.06	0.36 ± 0.01
Usmean	0.09 ± 0.01	0.16 ± 0.06	0.33 ± 0.01
BFT gain	0.29 ± 0.09	0.17 ± 0.04	0.44 ± 0.01
FCR*	0.08 ± 0.02	0.42 ± 0.09	0.82 ± 0.02

432

433 * value significantly different between environment (P<0.05), a Value not significantly different from
 434 1 (P < 0.05).

435

436 Table 2 : Heritability estimates of thermoregulation traits according to environment, and
 437 genetic correlation between environments.

438

	TEMP	TROP	Correlation between environment
RT19	0.15 ± 0.06	0.06 ± 0.03	0.06 ± 0.01
RT21	0.12 ± 0.06	0.08 ± 0.04	0.03 ± 0.01
RT23	0.06 ± 0.03	0.09 ± 0.04	0.04 ± 0.01
CT19	0.16 ± 0.04	0.25 ± 0.07	-0.56 ± 0.03
CT23*	0.13 ± 0.04	0.38 ± 0.07	-0.36 ± 0.02
GRAD19	0.35 ± 0.08	0.22 ± 0.09	0.5 ± 0.05
GRAD23	0.29 ± 0.09	0.37 ± 0.08	0.56 ± 0.06

439

440 * value significantly different between environment (P<0.05).

Table 3 Genetic correlations of Thermoregulation traits and production traits according to environment

	CT19		CT23		GRAD19		GRAD23	
	TEMP	TROP	TEMP	TROP	TEMP	TROP	TEMP	TROP
BW11	-0.08 ± 0.09a	-0.54 ± 0.06	-0.28 ± 0.08	-0.42 ± 0.06	-0.04 ± 0.01	0.47 ± 0.07	-0.03 ± 0.01	0.52 ± 0.06
BW23	-0.51 ± 0.04	-0.24 ± 0.03	-0.69 ± 0.05	-0.23 ± 0.05	0.37 ± 0.03	0.30 ± 0.04	0.37 ± 0.04	0.37 ± 0.04
BW1123	-0.45 ± 0.03	0.01 ± 0.01a	-0.42 ± 0.03	-0.03 ± 0.04	0.42 ± 0.05	-0.07 ± 0.04	0.38 ± 0.04	-0.06 ± 0.03
ADFI	-0.20 ± 0.03	-0.01 ± 0.05a	-0.02 ± 0.05a	-0.16 ± 0.04	0.13 ± 0.01	-0.05 ± 0.02	0.10 ± 0.04	0.07 ± 0.03
RFI	0.92 ± 0.02	-0.17 ± 0.01	0.94 ± 0.02	0.47 ± 0.01	-0.92 ± 0.03	0.17 ± 0.01	-0.96 ± 0.02	0.14 ± 0.08
ADG	-0.64 ± 0.05	-0.20 ± 0.04	-0.51 ± 0.06	-0.20 ± 0.06	0.51 ± 0.04	0.27 ± 0.04	0.42 ± 0.03	0.32 ± 0.03
US19	-0.69 ± 0.04	-0.45 ± 0.04	-0.77 ± 0.05	-0.44 ± 0.04	0.75 ± 0.05	0.53 ± 0.05	0.73 ± 0.04	0.40 ± 0.09
US23	0.55 ± 0.04	-0.37 ± 0.03	0.33 ± 0.04	-0.12 ± 0.02	-0.33 ± 0.04	0.09 ± 0.02	-0.24 ± 0.04	0.10 ± 0.06
USmean	-0.02 ± 0.02a	-0.06 ± 0.05a	-0.41 ± 0.03	-0.27 ± 0.03	0.12 ± 0.01	0.30 ± 0.05	0.09 ± 0.01	0.23 ± 0.05
BFT gain	0.69 ± 0.11	-0.24 ± 0.05	0.64 ± 0.12	0.17 ± 0.03	-0.63 ± 0.12	-0.52 ± 0.05	-0.57 ± 0.11	-0.41 ± 0.04
FCR	0.26 ± 0.03	0.17 ± 0.10	0.38 ± 0.04	0.14 ± 0.03	-0.28 ± 0.02	-0.29 ± 0.05	-0.30 ± 0.05	-0.18 ± 0.03
CT19			0.77 ± 0.13	0.44 ± 0.09	-0.96 ± 0.15	-0.98 ± 0.09	-0.77 ± 0.12	-0.32 ± 0.09
CT23	0.77 ± 0.13	0.44 ± 0.09			-0.77 ± 0.13	-0.48 ± 0.09	-0.35 ± 0.13	-0.50 ± 0.02
RT19	0.01 ± 0.05a	0.76 ± 0.04	-0.08 ± 0.05a	0.15 ± 0.02	0.24 ± 0.02	-0.55 ± 0.00	0.18 ± 0.07	-0.11 ± 0.11a
RT21	0.42 ± 0.07	0.40 ± 0.03	0.21 ± 0.06	0.59 ± 0.05	-0.27 ± 0.06	-0.39 ± 0.03	-0.14 ± 0.06	-0.54 ± 0.05
RT23	0.77 ± 0.09	0.80 ± 0.05	0.37 ± 0.06	0.70 ± 0.05	-0.33 ± 0.05	-0.72 ± 0.05	-0.60 ± 0.03	-0.62 ± 0.04
GRAD19	-0.96 ± 0.15	-0.98 ± 0.09	-0.77 ± 0.13	-0.48 ± 0.09			0.80 ± 0.13b	0.37 ± 0.09
GRAD23	-0.77 ± 0.12	-0.32 ± 0.09	-0.35 ± 0.13	-0.50 ± 0.02	0.80 ± 0.13b	0.37 ± 0.09		

* value significantly different between environment ($P < 0.05$), a Value not significantly different from 0 ($P < 0.05$), b Value not significantly different from 1 ($P < 0.05$).

2.3. Conclusion de la publication II

A notre connaissance, c'est la première étude qui estime les paramètres génétiques chez les porcs en croissance génétiquement proche élevés dans deux milieux différents. Les corrélations génétiques différentes de 1 entre les deux environnements confirment les interactions génotype x environnement observées dans le papier I. En effet, les résultats de cette étude montrent une différence en fonction de l'environnement étudiés des paramètres génétiques (héritabilités et corrélations génétiques) ce qui suggère que les mécanismes génétiques sous-jacent à la tolérance à la chaleur serait partiellement différent. Cette étude interroge sur les stratégies de sélection pour améliorer les performances des porcs en milieu tropical. Les héritabilités de la température rectale que nous obtenons sont plus faibles que ceux de la littérature. Pour améliorer ce résultat nous proposons de mesurer la cinétique de la température interne via des capteurs implantés dans le cou des individus plutôt que la prise de la température rectale ; ce qui affinerait les résultats et accentuerait la variabilité inter-individuelle. La température cutanée ou le gradient entre les températures rectale et cutanée sont héréditaires. Ces résultats montrent que la dissipation de la chaleur est en partie sous contrôle génétique. Cette étude permet d'évaluer les perspectives d'inclure les paramètres de thermorégulation dans les schémas de sélection. En effet, la température cutanée et le gradient de températures pourraient être dans un point de vue génétique des caractères discriminants pour la sélection de l'adaptation à la chaleur. La détection de QTL permettrait de confirmer au niveau génétique les interactions génotype x environnement.

3. INTERACTION G x E SUR LES QTL DÉTECTÉS (PUBLICATION III)

3.1.Introduction à la publication III

La première étude nous a permis d'observer une interaction G x E sur les caractères étudiés. De plus, la variabilité phénotypique des caractères de production et de thermorégulation en fonction des origines de pères suggérait un déterminisme génétique. La seconde étude nous a permis de confirmer cette hypothèse. En effet, nous avons observé des héritabilités et des corrélations génétiques différentes en fonction de l'environnement ce qui suggère que les mécanismes engagés pour dissiper la chaleur et pour la croissance serait en partie sous contrôle génétique et serait différent entre environnement. A notre connaissance, peu d'études rapportent des QTL liées à la tolérance à la chaleur chez les porcs. De plus, les mécanismes génétiques sous-jacents de l'adaptation à la chaleur chez le porc en croissance sont peu connus. L'objectif de cette troisième étude est de détecter les QTL liés à l'adaptation à la chaleur chez le porc en croissance en étudiant les caractères de production et de thermorégulation à la fois en milieu tempéré et en milieu tropical.

3.2.Publication III

Analyses comparatives de QTL qui influencent les caractères de production et les caractères de thermorégulation chez le porc en croissance élevé en climat tropical humide et en climat tempéré

R. Rosé¹, H. Gilbert², D. Renaudeau³, Y.Labrune², J.Riquet², J-L. Gourdine¹.

¹ UR0143 Unité de Recherches Zootechniques, INRA Centre Antilles-Guyane, F-97170 Petit-Bourg, France

² UMR1388, GenPhyse, INRA Centre de Toulouse, F-31326 Castanet Tolosan, France

³ UMR 1348, PEGASE, INRA Centre de Rennes, F35590 Saint Gilles, France;

Résumé

La détection de QTL de l'adaptation à la chaleur a été menée sur les caractères de production et de réponses de thermorégulation (températures cutanée et rectale) de 1157 porcs en croissance grâce à deux analyses : une analyse d'association (GWAS) et une analyse de liaison (LA). Les animaux sont issus du croisement de deux races de porcs : Large White (LW), thermosensible et Créole (CR), thermotolérant. Cent vingt truies (LW) ont été inséminées par 10 verrats F1 (LW x CR). Les backcross ont été produits dans un environnement de stress thermique chronique, un milieu tropical (TROP=589) et dans un environnement neutre, un milieu tempéré (TEMP=559). Les données ont été analysées suivant deux approches par milieu de production (TROP, TEMP) pour détecter des QTL spécifiques au milieu puis conjointement (TROP+TEMP) pour détecter des QTL multi-environnement. L'analyse GWAS a permis de détecter des régions qui influencent très significativement ($P < 0,01$) les caractères de production étudiés en TEMP sur SSC 2, 4, 5, 7 et 16 ; en TROP sur SSC 2, 5, 7, 10 et 15 et en analyse conjointe sur SSC 1, 2 et 16. Ainsi que des régions très significative ($P < 0,01$) pour les températures corporelles en TEMP sur SSC5 et en analyse conjointe sur SSC 4, 7 et 14. L'analyse LA a permis de détecter des régions, contenant des SNP associés aux caractères de production et de températures corporelles, où il y a un contraste d'expression du caractère expliqué par l'origine raciale de l'allèle transmis par le père LW ou CR. Pour les caractères de production les régions très significative ($P < 0,01$) sont détectées en TEMP sur SSC 2 et 8, en TROP sur SSC 2, 5 et 8, en analyse conjointe sur SSC 2, 6 et 15 et pour les températures corporelles les régions sont détectées en TEMP sur SSC1, en TROP sur SSC 2, 5 et 7 et en analyse conjointe sur SSC2. Les 2 analyses ont permis de proposer des régions qui affectent significativement : les caractères de croissance, l'ingestion, l'efficacité alimentaire, l'épaisseur de lard et les caractères de réponse de thermorégulation sur le chromosome sur SSC 2, 5, 8, 10, 11 et 15. Les mutations des gènes MC4R et IGF2 semblent avoir un effet sur les températures corporelles. Des interactions entre ces mutations et des régions sur le génome ont été détectées (indépendances et déséquilibres de liaisons).

Analyses comparatives de QTL qui influencent les caractères de production et les caractères de thermorégulation chez le porc en croissance élevé en climat tropical humide et en climat tempéré

R. Rosé¹, H. Gilbert², D. Renaudeau³, Y. Labruné², J. Riquet², J-L. Gourdine¹.

¹ UR0143 Unité de Recherches Zootechniques, INRA Centre Antilles-Guyane, F-97170 Petit-Bourg, France

² UMR1388, GenPhySe, INRA Centre de Toulouse, F-31326 Castanet Tolosan, France

³ UMR 1348, PEGASE, INRA Centre de Rennes, F35590 Saint Gilles, France;

Résumé

La détection de QTL de l'adaptation à la chaleur a été menée sur les caractères de production et de réponses de thermorégulation (températures cutanée et rectale) de 1157 porcs en croissance grâce à deux analyses : une analyse d'association (GWAS) et une analyse de liaison (LA). Les animaux sont issus du croisement de deux races de porcs : Large White (LW), thermosensible et Créole (CR), thermotolérant. Cent vingt truies (LW) ont été inséminées par 10 verrats F1 (LW x CR). Les backcross ont été produits dans un environnement de stress thermique chronique, un milieu tropical (TROP=589) et dans un environnement neutre, un milieu tempéré (TEMP=559). Les données ont été analysées suivant deux approches par milieu de production (TROP, TEMP) pour détecter des QTL spécifiques au milieu puis conjointement (TROP+TEMP) pour détecter des QTL multi-environnement. L'analyse GWAS a permis de détecter des régions qui influencent très significativement ($P < 0,01$) les caractères de production étudiés en TEMP sur SSC 2, 4, 5, 7 et 16 ; en TROP sur SSC 2, 5, 7, 10 et 15 et en analyse conjointe sur SSC 1, 2 et 16. Ainsi que des régions très significative ($P < 0,01$) pour les températures corporelles en TEMP sur SSC5 et en analyse conjointe sur SSC 4, 7 et 14. L'analyse LA a permis de détecter des régions, contenant des SNP associés aux caractères de production et de températures corporelles, où il y a un contraste d'expression du caractère expliqué par l'origine raciale de l'allèle transmis par le père LW ou CR. Pour les caractères de production les régions très significative ($P < 0,01$) sont détectées en TEMP sur SSC 2 et 8, en TROP sur SSC 2, 5 et 8, en analyse conjointe sur SSC 2, 6 et 15 et pour les températures corporelles les régions sont détectées en TEMP sur SSC1, en TROP sur SSC 2, 5 et 7 et en analyse conjointe sur SSC2. Les 2 analyses ont permis de proposer des régions qui affectent significativement : les caractères de croissance, l'ingestion, l'efficacité alimentaire, l'épaisseur de lard et les caractères de réponse de thermorégulation sur le chromosome sur SSC 2, 5, 8, 10, 11 et 15. Les mutations des gènes *MC4R* et *IGF2* semblent avoir un effet sur les températures corporelles. Des interactions entre ces mutations et des régions sur le génome ont été détectées (indépendances et déséquilibres de liaisons).

Les mots clés : *IGF2*, *MC4R*, réponse de thermorégulation, stress thermique, thermotolérant

Introduction

Le stress thermique chez le porc conduit à d'énorme perte économique pour les éleveurs, car il réduit significativement les performances des porcs (LEWIS and BUNTER 2011; QUINIOU *et al.* 2000c; RENAUDEAU *et al.* 2005b; RINALDO *et al.* 2000c). Cette perte est évaluée à plus de 300 millions de dollar par an aux USA (ST-PIERRE *et al.* 2003). Dans le contexte de changement climatique, les prévisions du groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat sont pessimistes. La température globale pourrait augmenter de plus de 1°C en 2050 (GIEC 2014). Parallèlement, la production porcine dans les régions chaudes et subtropicales est en plein essor dans ces régions où la plus part des pays sont en pleine développement économique. Des solutions ont été proposées pour atténuer l'effet de l'environnement sur les performances des porcs. Elles consistent principalement à modifier les conditions d'élevage (KANIS *et al.* 2004; MANDONNET *et al.* 2011). La solution génétique est envisageable dans plusieurs espèces. En effet, des races locales de ces pays chauds ont développées des capacités d'adaptation à leur environnement. Mais des différences de performances entre ces races locales et les races améliorées sont observées par exemple chez les volailles (CHEN *et al.* 2009; YAHAV *et al.* 1998), le caprin (MENENDEZ-BUXADERA *et al.* 2012) ou encore le bovin (BURNS *et al.* 1997; OLSON *et al.* 2003a). Chez le porc, des études comparatives sur les réponses de thermorégulations du porc de la race locale, Créole, et la race Large White, une race commerciale améliorée (GOURDINE *et al.* 2010a; RENAUDEAU *et al.* 2011b; ROSE *et al.* 2016). Ces études ont montré que le Créole a la capacité à mieux tolérer la chaleur que le Large White. Une première étude génétique a montré l'existence d'une variabilité génétique (ROSE *et al.* 2016). Ce résultat a été conforté par la caractérisation génétique (LOYAU *et al.* 2017). Cette étude montre des héritabilités des caractères de production et de thermorégulation différentes en fonction du site de production. De nombreux QTL liés aux performances zootechniques sont décrits dans la littérature chez le porc. Mais à notre connaissance, aucun QTL lié à la réponse de thermorégulation au stress thermique chronique n'est détecté chez le porc en croissance. L'objectif de cette étude est d'identifier des QTL et de mieux comprendre le mécanisme de l'adaptation à la chaleur. Pour ce faire nous avons utilisés deux méthodes de détection de QTL sur des caractères de production et de réponses de thermorégulation de porcs apparentés (plein frère et demi frères) en phase de croissance issues d'un croisement en retour (Créole x Large White) x Large White produits dans un milieu tropical humide et dans un milieu tempéré.

Matériels et méthodes

Animaux

Les backcross sont issus du croisement de 10 verrats F1 (Créole x Large White) et de 120 truies Large White. Cette étude se base sur un total de 1 301 porcs apparentés produits dans 2 stations expérimentales de l'INRA : Le Magneraud (Charente-Maritime) où les conditions de l'élevage sont ceux d'un élevage intensif en milieu tempéré (TEMP) et à PTEA (Guadeloupe) où les conditions d'élevage sont ceux d'un élevage intensif en milieu tropical (TROP). Les animaux sont issus de 23 bandes espacés de 6 semaines ; 12 bandes sont produites en Guadeloupe et les 11 autres bandes en Charente-Maritime. A dix semaines d'âge, les animaux

sont mis en lot de dix en fonction de leur origine de père, de leur sexe et de leur poids vif pour former 6 groupes homogènes dans chaque bande. Puis, ils sont placés durant une semaine d'adaptation dans des loges équipés de distributeurs automatiques d'aliments (ACEMO 128). Les animaux ont été contrôlés durant 12 semaines entre 11 semaines et 23 semaines d'âge. Les phénotypes mesurés sont le poids vif (PV) toutes les 2 semaines, l'épaisseur de lard (ELD) à 19 et 23 semaines d'âge mesurée avec une sonde ultrason, ainsi que les températures cutanées (TC) mesurées à 19 et 23 semaines d'âge et les températures rectales (TR) mesurées à 19, 21 et 23 semaines d'âge respectivement avec une sonde thermique (HH-21 model, Omega, Stamford, CT, USA) posée sur le dos de l'animal et un thermomètre digital (Microlife Corporation, Paris, France). La consommation journalière est mesurée durant 2 semaines toutes les 2 semaines de façon alternée. Durant les deux semaines sans mesure, les animaux sont placés dans des loges avec des nourrisseurs. Nous disposons de la quantité d'aliment ingéré de tous les animaux durant 3 périodes de 2 semaines sur les 12 semaines de contrôle. A partir de ces données, nous avons estimé le gain moyen journalier (GMQ), la consommation moyenne journalière (CMJ), l'indice de consommation (IC) et la consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR) entre 11 et 23 semaines, et le gain relatif d'épaisseur de lard (ELD_{gain}) où $ELD_{gain} = \frac{ELD_{23} - ELD_{11}}{23 - 11}$. Les analyses des données phénotypiques et climatiques sont décrites dans (ROSE *et al.* 2016).

Génotypage et contrôle qualité

Le génotypage des grands-parents, des parents et des backcross est effectué avec la puce porcine IlluminaSNP60 (RAMOS *et al.* 2009). Au total, 1 247 animaux sont analysés avec 62 626 marqueurs par le laboratoire Labogena à Jouy en Josas. La carte génomique utilisée pour localiser les marqueurs sur le génome porcin est *Sus Scrofa* Build 10.2.

Suite à l'analyse de la qualité des marqueurs, 7 284 marqueurs ont été exclus pour un call rate inférieur à 95% et 9 887 marqueurs ont été exclus à cause d'une fréquence allélique mineure inférieur à 5%. La qualité de l'ADN des individus a également été analysée et 3 individus ont été exclus pour un call rate inférieur à 95%. Le contrôle qualité des données a été effectué avec le package R GenABEL (AULCHENKO *et al.* 2007).

A l'issue du contrôle qualité, un contrôle d'affiliation a été mené et 4 animaux ont été exclus pour des problèmes de filiation.

Au total, 1 240 animaux et 45 693 marqueurs ont passé le contrôle qualité. Nous avons étudié la structure de la population avec une analyse en composante principale (ACP) des coefficients de la distance génétique entre individus réalisée à partir des génotypes pour 2 000 marqueurs (SNP) choisis aléatoirement et distribués sur les autosomes. Nous avons utilisé les variables qualitatives « origine grand-paternelle » et « site de production » comme variables illustratives afin d'aider à l'interprétation des axes principaux.

Analyse statistique

La détection de QTL a été effectuée avec deux analyses : l'analyse d'association et l'analyse de liaison.

L'analyse d'association

La méthode utilisée pour l'analyse d'association repose sur des tests basés sur les liens de parenté des familles (FASTA) qui prend en compte la stratification de la population. Elle s'effectue en deux étapes : la première étape consiste à estimer les composantes de variance (l'effet polygénique) du modèle sans tenir compte de l'effet des SNP et la deuxième étape consiste à estimer pour chaque phénotype l'effet individuel des 43 693 SNP dans un modèle linéaire mixte en utilisant les estimations de l'effet polygénique résultant de l'étape précédente (CHEN and ABECASIS 2007).

Le modèle de l'analyse d'association pour chaque caractère étudié est le suivant :

$$Y = \mathbf{1}\mu + \mathbf{Z}u + \mathbf{W} + e$$

Le développement de ce modèle statistique sous la forme matricielle est

$$\begin{bmatrix} Y \\ \vdots \\ Y \\ \vdots \\ Y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \end{bmatrix} \mu + \begin{bmatrix} Z \\ \vdots \\ Z \\ \vdots \\ Z \end{bmatrix} u + \begin{bmatrix} W \\ \vdots \\ W \\ \vdots \\ W \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e \\ \vdots \\ e \\ \vdots \\ e \end{bmatrix}$$

Y est le vecteur du phénotype étudié, $\mathbf{1}$ est le vecteur identité et μ est la moyenne générale, \mathbf{Z} la matrice d'incidence de l'effet polygénique; \mathbf{W} est le vecteur de codage du génotype du SNP en fonction du dosage allélique de l'allèle mineur 0 (homozygote pour l'allèle mineur), 1 (hétérozygote) ou 2 (homozygote pour l'allèle majeur) ; u est le vecteur de l'effet polygénique, et suit la loi normale $N(0, \mathbf{G} \sigma^2 u)$ où \mathbf{G} est la matrice d'apparentement génomique et $\sigma^2 u$ la variance polygénique, est l'effet additif du SNP, et e le vecteur des résidus qui suit la loi normale $N(0, \mathbf{I} \sigma^2 e)$ où \mathbf{I} est la matrice identité et $\sigma^2 e$ la variance résiduelle. Ainsi l'effet du SNP détecté sur le caractère étudié est quantifié par l'effet de l'allèle mineur sur ce caractère.

Les seuils de niveau de significativité (P -value $< \alpha$) sont P -value $< 0,1$ pour une association suggestive, P -value $< 0,05$ pour une association significative et P -value $< 0,01$ pour une association très significative. Ces seuils ont été corrigés avec la correction de Bonferroni cette correction étant très strict. Nous considérons que les tests sont indépendants tous les 3Mb, il y a ici 1000 tests indépendants. Les seuils nominaux (α / nombre de tests indépendants) obtenus sont 4 ($-\log P$ -value $< 0,1$) pour une association suggestive ; 4,30 ($-\log P$ -value $< 0,05$) pour une association significative et 5 ($-\log P$ -value $< 0,01$) pour l'association très significative SNP-QTL.

L'analyse de liaison

La méthode de la détection de QTL par analyse de liaison est basée sur des tests qui se rapprochent de la méthode FASTA. La première étape est l'estimation de l'effet polygénique et la deuxième étape consiste à estimer pour chaque phénotype l'effet du contraste de la présence d'un allèle Créole ou Large White pour chaque SNP dans un modèle linéaire mixte.

Pour ce faire, les backcross ont été phasés avec le logiciel QTLMAP (ELSEN *et al.* 1999). Pour chaque allèle, la probabilité de la transmission de l'allèle Créole et de l'allèle Large White du père F1 est estimée à partir de l'information aux marqueurs des backcross. Les allèles paternels de chaque backcross sont codés en fonction de la provenance de l'allèle de la

race Large White ou de la race Créole. Les marqueurs pour lesquels le codage était impossible ont été traités comme des données manquantes. Le modèle employé pour cette analyse est le suivant :

$$Y = I\mu + Zu + W\phi + e$$

Le développement de ce modèle statistique sous forme matricielle est

$$\begin{matrix} \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \end{matrix} = \begin{matrix} \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \end{matrix} \begin{matrix} 1 & \dots & \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n & \dots & \mathbb{R}^n \\ 1 & \dots & \mathbb{R}^n \end{matrix} + \begin{matrix} \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \end{matrix} \begin{matrix} \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \end{matrix} + \begin{matrix} \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \end{matrix} \begin{matrix} \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \end{matrix} + \begin{matrix} \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \end{matrix} \begin{matrix} \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \\ \mathbb{R}^n \end{matrix}$$

où Y est le vecteur du phénotype étudié, $\mathbf{1}$ est le vecteur identité et μ est la moyenne générale, Z la matrice d'incidence de l'effet polygénique ; $W\phi$ est le vecteur de codage du génotype du SNP en fonction de l'origine raciale de l'allèle transmis par le père F1 0 si les deux allèles de l'individu backcross sont d'origine LW et 1 si l'un des allèles est d'origine CR ; u est le vecteur de l'effet polygénique, et suit la loi normale $N(0, G \sigma^2 u)$ où G est la matrice d'apparentement génomique et $\sigma^2 u$ la variance polygénique, ϕ est le contraste entre l'effet de l'allèle CR et l'effet de l'allèle LW au SNP, et e le vecteur des résidus qui suit une loi normale $N(0, I \sigma^2 e)$ où I est la matrice identité et $\sigma^2 e$ la variance résiduelle.

Pour définir le seuil de significativité de cette analyse, nous avons émis l'hypothèse que ces tests sont indépendants tous les 20 Mb (150 tests indépendants) à cause du déséquilibre de liaison de longue distance. Alors, les seuils nominaux $-\log P\text{-value} < 0,1$; $-\log P\text{-value} < 0,05$ et $-\log P\text{-value} < 0,01$ sont 3,17 ; 3,48 et 4,18 respectivement. Les régions de 20Mb détectées avec cette analyse sont associées à une différence significative d'expression d'un caractère en fonction de l'origine des allèles (Créole ou Large White) ainsi que l'effet du contraste entre l'allèle Créole et l'allèle Large White transmis par le père.

Dans les deux modèles, les caractères phénotypiques ont été analysés selon deux approches premièrement en fonction de leur site de production (TEMP, TROP) puis conjointement (TEMP + TROP). Les effets fixes sont le sexe, la bande intra-site et le poids vif ; ils ont été estimés intra-élevage, pour tenir compte des différences de moyennes entre élevages un effet élevage a été introduit dans les modèles. PV_{11} est utilisé comme covariable pour le poids de fin d'étude (PV_{23}), GMQ, CMJ et IC. Le poids vif du stade physiologique de la mesure est utilisé comme covariable. Par exemple, PV_{19} est utilisé comme covariable pour ELD_{19} , TC_{19} et TR_{19} . Pour les deux analyses, des corrections ont été nécessaires. Pour corriger la déviation éventuelle du test statistique, la cohérence de la distribution des $P\text{-value}$ a été contrôlée grâce à un test χ^2 qui est la régression de la distribution des $P\text{-value}$ observées pour chaque analyse d'association contre la distribution attendue d'un χ^2 à 1 degré de liberté. Pour corriger les analyses de l'effet de la stratification de la population, un contrôle génomique a été fait en utilisant le facteur d'inflation λ . Le package R GenABEL a été utilisé pour ces analyses (AULCHENKO *et al.* 2007).

Correction des modèles de détections de QTL pour les mutations *IGF2* et *MC4R*

Des associations significatives ont été observées entre des SNP, localisés dans des régions chromosomiques proches des gènes connus *IGF2* et *MC4R*, et l'épaisseur de lard, des caractères de croissance ou encore la consommation en aliment. Des mutations dans ces gènes sont décrites dans la littérature (KIM *et al.* 2000; MOTE and ROTHSCHILD 2006) comme ayant des effets significatifs sur ces caractères. Pour évaluer l'implication des régions détectées, et optimiser la détection d'autres régions à effet quantitatif sur les caractères étudiés ; nous avons introduits ces SNP comme effets fixes dans les modèles, comme suit : le génotype de la mutation Asp298Asn du gène *MC4R* (n=3) et le génotype de la mutation G3072A de l'intron 3 du gène *IGF2* (n=2).

Résultats

Les statistiques descriptives (moyenne, écart-type, CV) des 17 caractères analysés dans cette étude sont décrites dans le **Tableau 1** en fonction du site de production. Dans la suite, nous distinguerons 4 groupes de caractères : les caractères de croissance (poids vifs et GMQ), les caractères d'ingestion et d'efficacité alimentaire (CMJ, IC et CMJR), les caractères d'adiposité (épaisseurs de lard) et les caractères de thermorégulation (températures rectales et cutanées).

1. Structure de la population

La Figure 1 montre la structure de la population par l'ACP sur les distances génétiques entre animaux. L'analyse ACP du génotype des backcross confirme la structure du dispositif expérimental avec 5 groupes homogènes en relation avec les origines de grands-pères Créole ($n=5$). Les deux premiers axes principaux expliquent 9.2 % de la variance totale. Le site de production (cercle pour le milieu tropical et carré pour le milieu tempéré dans la Figure 1) ne permet pas de distinguer intra famille les backcross élevés en TROP et ceux élevés en TEMP, en raison des fortes apparentés entre mères des BC. On note que les groupes formés par les animaux ayant comme grands-pères paternels les verrats 1 et 2 sont génétiquement très proches.

2. QTL sur les SSC1 et SSC2 par analyse d'association

Sur le chromosome 1 (SSC1), deux régions sont détectés avec une P -value de 10% et trois régions sont détectés en analyse GWAS en TROP et en analyse conjointe à un niveau significatif ($P<0,05$). Il s'agit de la région 2 en TROP et des régions 2, 3 et 5 en analyse conjointe (**Tableau 2**). En milieu tempérée aucune région n'est détectée sur SSC1 avec un niveau significatif. La région 2 (entre 177 Mb et 180 Mb) affecte l'adiposité en TROP et la température rectale en analyse conjointe. L'effet de cette région (effet de l'allèle mineur du SNP le plus significatif détectés dans la région) est modéré sur l'épaisseur de lard mesurée en semaine 19 ($-0,43 \sigma_p$) en TROP et faible sur la température rectale moyenne ($-0,22 \sigma_p$) en analyse conjointe. Notons aussi que le gène *MC4R* est localisé dans cette région. La région 3 (entre 56 Mb et 59 Mb) affecte modérément l'épaisseur de lard mesurée en semaine 23 ($0,24 \sigma_p$) et l'épaisseur de lard moyenne ($0,22 \sigma_p$). Comme la région 2, la région 5 (entre 171 Mb et 174 Mb) affecte significativement la température rectale moyenne ($-0,26 \sigma_p$).

Sur les 10 premières Mb du SSC2, trois régions (6, 7 et 8) sont détectées et elles sont associées aux quatre groupes de caractères étudiés (**Tableau 3**). Ces régions sont détectées dans les trois jeux de données (TROP, TEMP et conjointe) analysées. En TROP, la région 6 affecte la température cutanée ($P<0,05$) et les régions 7 ($P<0,001$) et 8 ($P<0,05$) affectent l'adiposité. L'effet de la région 6 est faible sur la température cutanée ($-0,21 \sigma_p$). La région 7 a un effet modéré à fort sur les trois caractères d'adiposité ($0,35$ à $0,57 \sigma_p$). La région 8 a un effet modéré sur l'épaisseur de lard moyen ($0,24 \sigma_p$). En TEMP, les régions 6 ($P<0,001$), 7 ($P<0,001$) et 8 ($P<0,05$) affectent l'adiposité et la région 8 ($P<0,05$) l'indice de consommation. L'effet de la région 6 est modéré sur les trois caractères d'adiposité ($0,27$ à $0,30 \sigma_p$). La région 7 a un fort effet sur les trois caractères d'adiposité ($0,54$ à $0,60 \sigma_p$). L'effet

de la région 8 sur l'adiposité est plus contrasté, de faible sur l'épaisseur de lard en semaine 23 ($-0,24 \sigma_p$) à modéré sur l'épaisseur de lard en semaine 19 ($0,47 \sigma_p$). L'effet de la région 8 sur l'indice de consommation est fort ($0,51 \sigma_p$). En analyse conjointe, les régions 6 et 7 affectent les caractères de croissance. En effet, la région 6 affecte le poids vif en semaine 11 avec un effet faible ($-0,16 \sigma_p$, $P < 0,05$). La région 7 affecte le poids vif en semaine 23 ($-0,46 \sigma_p$, $P < 0,01$) et la vitesse de croissance ($-0,30 \sigma_p$, $P < 0,01$). Les régions 6 et 7 affectent aussi l'adiposité ($0,19$ à $0,26 \sigma_p$, $P < 0,001$ pour la région 6 et $0,40$ à $0,48 \sigma_p$, $P < 0,001$ pour la région 7). Comme pour l'analyse TEMP, les régions 6 et 7 affectent l'adiposité sur tous les caractères et stades physiologiques étudiés. Les régions 7 et 8 affectent moyennement l'efficacité alimentaire. L'effet de ces régions sur l'indice de consommation est de $0,26 \sigma_p$ ($P < 0,01$) et $0,32 \sigma_p$ ($P < 0,05$), respectivement. L'effet de la région 7 diffère donc en fonction du groupe de caractère étudié. Notons que la région 7 est située au début du chromosome 2, où est localisé un gène à empreinte paternelle (i.e. un gène qui s'exprime que si il est transmis par son père) *IGF2*.

Génotypage des mutations majeures des gènes *MC4R* et *IGF2*

Le **Tableau 4** présente la répartition des 3 génotypes *MC4R* et *IGF2* dans chacun des types génétiques étudiés (les grands-pères Créole, les pères F1 LW x CR, les mères LW et les animaux backcross). Il en ressort que les deux mutations sont effectivement en ségrégation dans la population de backcross.

Dans notre étude, pour le gène *MC4R*, l'allèle majoritaire chez les grands-pères CR est l'allèle sauvage A (4 A/A vs 1 A/G). Un seul père F1 (LW x CR) est hétérozygote. En revanche, la fréquence du génotype homozygote pour l'allèle muté G chez les mères F1 LW est plus importante (39 %). Il en résulte que 4 % des animaux backcross présente l'allèle muté G à l'état homozygote et 55 % à l'état hétérozygote. La région 2 contenant *MC4R* est associée aux caractères liés à l'adiposité et aux caractères de réponse de thermorégulation avec un effet modéré.

Pour le gène *IGF2*, l'allèle G est majoritaire chez les grands-pères CR, alors que toutes les mères LW sont homozygotes A/A. Trois des 10 pères F1 ont reçu l'allèle A de leur père CR. Parmi les backcross, 63 % des animaux sont homozygotes A/A et 37 % sont hétérozygotes A/G. L'effet la région 7 est modéré à fort sur les caractères de production et modéré sur la température rectale mesurée en semaine 23 ($-0,23 \sigma_p$, $P < 0,1$).

Le **Tableau 5** présente l'effet des génotypes *MC4R* et *IGF2* sur les caractères étudiés. Les résultats indiquent que les individus de génotype G/G pour le gène *MC4R* ont une vitesse de croissance, une épaisseur de lard, une consommation moyenne journalière d'aliment et des températures rectales inférieure à celles des animaux hétérozygotes A/G et homozygotes A/A. Les individus porteurs du génotype A/A pour le gène *IGF2* présentent un poids vif en fin de croissance plus élevé, une épaisseur de lard plus faible et des températures corporelles globalement plus élevées que ceux porteur du génotype A/G (95kg et 15,6mm vs. 93kg et 17,3mm). Le **tableau 6** présente les effets fixes prise en compte dans les analyses de détection de QTL.

3. QTL détectées par analyse d'association avec prise en compte de *MC4R* et de *IGF2*

Un total de 126 régions de 3 Mb a été détecté sur les autosomes par les 3 différentes analyses tenant compte soit de l'effet du gène *MC4R*, soit d'*IGF2* ou des deux gènes (**Tableau 7**). Aucune région n'a été détectée à un niveau significatif ($P < 0,05$) sur SSC13.

3.1. Régions affectant les caractères de croissance

Les régions qui contrôlent les caractères de croissance sont dépendantes du site de production. En TROP, 10 régions réparties sur les chromosomes 2, 3, 7, 10, 15 sont significativement associées ($P < 0,05$) aux caractères de croissance avec des effets modérés sur les caractères à l'exception de la région 62 (sur le SSC7) qui a un fort effet sur la vitesse de croissance ($0,50 \sigma_p$, $P < 0,05$). Notons que deux régions sont très significatives ($P < 0,001$) : la région 86 (entre 23 Mb et 26 Mb sur le SSC10) qui affecte le poids vif en semaine 11 ($-0,37 \sigma_p$) et la région 107 (entre 18 Mb et 21 Mb, SSC15) qui affectent le poids vif en semaine 23 ($-0,29 \sigma_p$) et la vitesse de croissance ($-0,28 \sigma_p$). En TEMP, 7 régions significatives ($P < 0,05$) sont détectées. Elles sont localisées sur les chromosomes 5, 8, 11, 12, 14, 16. Ces régions ont un effet modéré. La région 48 affecte les poids vif en semaine 11 ($-0,39 \sigma_p$, $P < 0,001$) et en semaine 23 ($-0,38 \sigma_p$, $P < 0,05$). La région 99 affecte le poids vif en semaine 23 ($-0,28 \sigma_p$, $P < 0,05$). En analyse conjointe, 7 régions significatives ($P < 0,05$) ont été détecté sur les chromosomes 2, 4, 15, 17. Les effets de ces régions sont faibles à modérés. La région ayant l'effet le plus élevé est la région 7 (entre 1 et 4 Mb sur SCC2) qui affecte le poids vif en semaine 23 ($-0,46 \sigma_p$, $P < 0,01$). La région 48 est la seule région qui affecte le poids vif aux deux stades physiologiques étudiés. En TROP, toutes les régions significativement associées au poids vif en semaine 23 sont aussi détectés pour la vitesse de croissance. Ce résultat n'est pas observé dans l'analyse de données de TEMP et avec d'analyse conjointe. Aucune des régions détectées dans les deux environnements ne sont détectées avec l'analyse conjointe.

3.2. Régions affectant l'ingestion et l'efficacité alimentaire

L'ingestion et l'efficacité alimentaire sont associées à des régions localisées sur SSC2, 3, 4, 6, 7, 9, 12, 16.

En TROP, 6 régions situées sur SSC2 sont significativement ($P < 0,05$) associées à la consommation. L'effet de ces régions est modéré sur l'ingestion, avec par exemple un effet de la région 20 de $-0,36 \sigma_p$ ($P < 0,01$) et de la région 21 de $-0,26 \sigma_p$ ($P < 0,05$). En TROP, suite à la correction pour l'effet de la mutation *MC4R*, seule la région 40 (entre 53 et 56 Mb sur SSC4) est associée à l'efficacité alimentaire. Cette région a un effet modéré sur l'indice de consommation ($0,21 \sigma_p$, $P < 0,05$). En TEMP, seule la région 56 (entre 16 et 19 Mb sur SSC6) est significativement associée à la consommation, avec un effet modéré sur l'ingestion ($0,30 \sigma_p$, $P < 0,05$). Sept régions sont significativement associées à l'efficacité alimentaire. Les régions 8 (SSC2), 67 (SSC7), 68 (SSC7) sont associées à l'indice de consommation avec des effets modérés à l'exception de la région 8 qui a un effet fort sur l'indice de consommation ($0,51 \sigma_p$, $P < 0,05$). Les régions 33 (SSC3), 34 (SSC3), 56 (SSC6), 67 (SSC7) et 114 (SSC16) sont significativement associée à la consommation moyenne journalière résiduelle, avec un effet modéré à l'exception de la région 114 (fort effet de $0,60 \sigma_p$, $P < 0,01$). En analyse conjointe, les régions 12 (SSC2) et 96 (SSC12) sont significativement associées à la consommation avec un effet modéré $-0,24 \sigma_p$ ($P < 0,05$) pour la région 12 et $0,34 \sigma_p$ ($P < 0,05$)

pour la région 96. L'efficacité alimentaire est significativement ($P<0,05$) affectée par 7 régions situées sur les chromosomes 2, 7, 9 et 16. Cinq de ces régions (7, 8, 67, 80 et 115) sont associées à l'indice de consommation et 4 régions à la consommation moyenne journalière résiduelle (67, 111, 114 et 115). Notons que la région 115 est associée ($P<0,05$) aux deux caractères de l'efficacité alimentaire. Toutes ces régions ont un effet modéré à l'exception de la région 80 qui a un effet faible sur l'indice de consommation ($-0,16 \sigma_p$, $P<0,05$). La région 7 est très significativement associée à l'indice de consommation ($0,26 \sigma_p$, $P<0,01$). Les régions 111 et 114 sont très significatives pour la consommation moyenne journalière résiduelle avec respectivement des effets estimés de $0,40 \sigma_p$ ($P<0,01$) et $0,46 \sigma_p$ ($P<0,01$). Nous observons que les régions 8, 12, 56, 67 et 114 sont détectées en analyse conjointe et dans au moins un environnement climatique testé.

3.3. Régions affectant l'adiposité

En TROP, les caractères d'adiposité sont significativement associés ($P<0,05$) à 21 régions sur huit chromosomes 1, 2, 5, 6, 7, 10, 15 et 17. Les régions détectées diffèrent selon le caractère d'adiposité étudié. En effet, les régions 7, 49, 50 et 52 sont associées de façon très significative ($P<0,01$) à l'épaisseur de lard en semaine 19. Les régions 7 et 17 sont très significativement associées ($P<0,001$) à l'épaisseur de lard en semaine 23 et les régions 7, 17 et 52 à la moyenne de l'épaisseur de lard ($P<0,01$). En revanche, les régions 7 (SSC2), 23 (SSC2) et 52 (SSC5) sont associées à l'épaisseur de lard mesurés aux deux stades physiologiques et à la moyenne de l'épaisseur de lard. L'effet de la région 7 est modéré sur l'épaisseur de lard en semaine 19 ($0,35 \sigma_p$, $P<0,001$) et fort en semaine 23 ($0,50 \sigma_p$, $P<0,001$). En revanche, l'effet de la région 23 est plus élevé sur l'épaisseur de lard en semaine 19 ($0,48 \sigma_p$, $P<0,05$) qu'en semaine 23 ($0,30 \sigma_p$, $P<0,05$). Les régions 51 et 87 sont détectées à fort effet pour un stade physiologique spécifique. La région 51 a un fort effet sur l'épaisseur de lard mesuré en semaine 19 ($0,52 \sigma_p$, $P<0,05$) et la région 87 sur l'épaisseur de lard mesuré en semaine 23 ($0,50 \sigma_p$, $P<0,05$). Notons que la détection de la région 87 est dépendante de la prise en compte de l'effet de la mutation *IGF2*. Les deux régions significativement associées au gain relatif d'épaisseur de lard sont les régions 28 et 57 qui ont tous deux un effet de $-0,21 \sigma_p$ ($P<0,05$). Observons que la région 57 est associée à la fois l'épaisseur de lard en semaine 19 et le gain relatif d'épaisseur de lard avec un effet opposé.

En TEMP, 18 régions associées significativement ($P<0,05$) aux caractères d'adiposité ont été détectées. Elles sont localisées sur les chromosomes 2, 4, 7, 9 et 14. L'épaisseur de lard en semaine 19 est associée à huit régions. L'épaisseur de lard mesuré en semaine 23 est associée à 14 régions. La moyenne de l'épaisseur de lard est associée à 11 régions. Le gain relatif de l'épaisseur de lard est associé à 2 régions. L'épaisseur de lard en semaine 19 est très significativement associée aux régions 6, 7, et 17 qui sont détecté sur SSC2. L'épaisseur de lard en semaine 23 est très significativement associée à trois régions sur SSC2 (6, 7 et 17) et trois régions sur SSC7 (64, 67 et 69). La moyenne de l'épaisseur de lard est très significativement associée aux régions 7, 17 et 36 (SSC4). Le gain relatif de l'épaisseur de lard est très significativement associé à la région 72 (SSC6). Comme en TROP, la région 7 est très significativement associée à l'épaisseur de lard aux deux stades physiologiques étudiés et à la moyenne de l'épaisseur de lard. L'effet de la région 7 est plus élevé en TEMP comparé à

TROP sur l'épaisseur de lard en semaine 19 (0,35 vs. 0,60 σ_p) et de la moyenne de l'épaisseur de lard (0,48 vs. 0,59 σ_p). Par contre, on observe que l'effet de la région 7 sur l'épaisseur de lard en semaine 23 est moins élevé en TEMP comparé à TROP (0,54 vs. 0,57 σ_p). Un total de 44% des régions détectées pour les caractères d'adiposité le sont à la fois pour l'épaisseur de lard mesuré aux deux stades physiologiques et la moyenne de l'épaisseur de lard. Les régions 17 et 36 ont des effets forts compris entre 0,50 et 0,65 σ_p . Les régions 62 et 67 ont des effets forts et négatifs compris entre -0,57 et -0,63 σ_p . Les régions 6 et 69 ont des effets modérés compris entre 0,27 et 0,38 σ_p . Notons que les régions 36, 62, 67 et 69 ont été détectées après la prise en compte de la mutation d'*IGF2*. Les deux régions 70 et 72 détectées pour le gain relatif d'épaisseur de lard ont un effet modéré à fort -0,33 σ_p ($P < 0,05$) et -0,53 σ_p ($P < 0,01$), respectivement.

En analyse conjointe, 15 régions associées aux caractères d'adiposité ont été détectées. Elles sont localisées sur SSC1, 2, 4, 6 et 7. Les deux stades physiologiques et la moyenne de l'épaisseur de lard sont associés à 7 régions (6, 7, 8, 17, 45, 65 et 67). Le gain relatif d'épaisseur de lard est seulement associé à la région 109 (SSC15). Toutes les régions détectées ont un effet faible à modéré sur les caractères d'adiposité. Notons que la région 57 associée à l'épaisseur de lard mesuré en semaine 19 a aussi été détectée en analyse TROP mais pas en TEMP. Les régions 7, 17 et 23 sont associées dans les trois jeux de données à l'épaisseur de lard avec un niveau de significativité très élevé mais après prise en compte d'*IGF2* dans l'analyse, seule la région 23 est détectée.

3.4. Régions affectant les températures corporelles

Un total de 33 régions significativement ($P < 0,05$) associées aux températures corporelles ont été détectées. En TROP, 13 régions sont détectées à savoir les régions 6, 7 et 26 sur SSC2, la région 38 sur SSC4, la région 51 sur SSC5, les régions 60 et 61 sur SSC6, les régions 91 et 92 sur SSC11, les régions 102, 103 et 105 sur SSC14 et la région 126 sur SSC18. Les effets de ces régions sont compris entre 0,13 σ_p et 0,31 σ_p . Notons que les régions 7 et 51 n'ont été détecté qu'avec la prise en compte de la mutation de *MC4R* ; les régions 38 et 103 par la prise en compte de la mutation d'*IGF2* et la région 105 par la prise en compte des deux mutations. Les régions 26 et 51 sont associées à l'adiposité et mais aussi aux les températures corporelles. En TEMP, 10 régions sont détectées à savoir la région 11 sur SSC1, la région 37 sur SSC4, la région 55 sur SSC5, la région 59 sur SSC6, la région 77 sur SSC8, la région 97 sur SSC12, la région 105 sur SSC14, la région 113 sur SSC16, la région 121 sur SSC17 et la région 138 sur SSC6. La région 55 est très significativement associée à la moyenne de la température rectale avec un fort effet (-0,54 σ_p , $P < 0,01$). Les régions 11, 37, 59, 97, 105 et 121 ont un effet modéré compris entre 0,23 et 0,36 σ_p . En analyse conjointe, 10 régions sont associées aux températures corporelles. Il s'agit de la région 2 sur SSC1, la région 5 sur SSC1, la région 38 sur SSC4, la région 60 sur SSC6, la région 66 sur SSC7, la région 73 sur SC7, la région 90 sur SSC11, la région 105 sur SSC14. Trois de ces régions sont très significativement ($P < 0,01$) associées aux températures corporelles : la région 38 à la température cutanée et les régions 66 et 105 aux températures rectales. Ces trois régions ont un effet faible à modéré compris entre 0,14 et 0,32 σ_p . La région 73 est la région où l'effet sur la température rectale est le plus élevé (0,32 σ_p , $P < 0,05$). Les autres régions significatives ont

un effet négatif compris entre - 0,14 et - 0,26 σ_p . Notons que la région 66 est associée ($P<0,1$) à l'épaisseur de lard avec un effet modéré (-0,25 σ_p) et que la région 105 est associée aux températures corporelles dans tous les jeux de données analysés.

Le nombre des régions significatives détectées en TROP ($n=43$) est plus élevé quand TEMP ($n=39$) et analyse conjointe ($n=40$). Aussi, l'analyse conjointe a permis de détecter 13 régions non détectées dans les deux autres analyses. Nous observons que la région 17 disparaît avec la prise en compte de la mutation *IGF2* et que ces effets semblent être similaires à celle de la région 7.

4. La détection de QTL par analyse de liaison

Dans le tableau 8 sont présentés les QTL détectés par l'analyse LA. Cinq nouvelles régions sont détectées par l'analyse de liaison.

4.1. Les régions affectant les caractères de croissance

En TROP, 2 régions sont significativement détectées ($P<0,05$) pour les caractères de croissance. Elles sont situées sur SSC2 (39 Mb et 56 Mb) et SSC15 (128 Mb et 148 Mb). En TEMP, 2 régions sont détectées sur SSC2 (0 Mb et 20 Mb ; $P<0,01$) et SSC15 (134 Mb et 157 Mb ; $P<0,05$). En analyse conjointe, 3 régions sont détectées, elles sont localisées sur SSC2 (0 Mb et 20 Mb ; $P<0,01$), SSC7 (112 Mb et 132 Mb ; $P<0,05$) et SSC15 (128 Mb et 148 Mb ; $P<0,05$). La région détectée sur SSC15 est sensiblement la même pour les trois jeux de données. La région détectée sur SSC2 est la même en TEMP et en analyse conjointe avec un effet de l'allèle Créole est modéré et compris entre -0,26 σ_p et -0,32 σ_p en TEMP et faible à modéré en analyse conjointe (-0,14 σ_p et -0,21 σ_p).

4.2. Les régions affectant l'ingestion et l'efficacité alimentaire

En TROP, seule une région est significativement associée à l'indice de consommation ($P<0,01$). Elle est localisée sur SSC8 (0 Mb et 21 Mb) avec un effet modéré (0,23 σ_p). En TEMP, 2 régions sont détectées, elles sont situées sur SSC1 et SSC8. La région détectée sur SSC1 (138 Mb et 157 Mb) affecte significativement l'indice de consommation ($P<0,05$) et celle située sur SSC8 (130 Mb et 148 Mb) est associée à la consommation d'aliment ($P<0,01$) et à l'indice de consommation ($P<0,05$). Les effets des allèles Créole dans ces régions en TEMP sont modérés et compris entre 0,31 et 0,35 σ_p . En analyse conjointe, 3 autres régions localisées sur SSC2, SSC11 et SSC15 sont détectées. Les régions associées à la consommation d'aliment sont sur SSC15 (128 Mb et 148 Mb ; $P<0,01$) et sur SSC11 (9 Mb et 30 Mb ; $P<0,05$). La région associée à l'IC est sur SSC2 (0 Mb et 20 Mb ; $P<0,05$). Les effets de l'allèle Créole dans ces régions en analyse conjointe réduisent la consommation d'aliment en SSC11 et SSC15, -0,18 et -0,22 σ_p , respectivement.

4.3. Les régions affectant l'adiposité

En TROP, 6 régions sont détectées, 2 régions sur SSC2 (0 Mb et 20 Mb ; $P<0,001$ et 80 Mb et 99 Mb ; $P<0,05$), une région sur SSC5 (0 Mb et 20 Mb ; $P<0,01$), une région sur SSC8 (0 Mb

et 25 Mb ; $P < 0,05$) et une région sur SSC10 (21 Mb et 41 Mb ; $P < 0,05$). Le gain relatif d'épaisseur de lard est associée à une troisième région détectées sur SSC2 (39 Mb et 56 Mb ; $P < 0,05$). En TEMP, quatre régions sont détectées significativement : une région sur SSC2 (0 Mb et 20 Mb ; $P < 0,001$) et deux sur SSC3 (54 Mb et 73 Mb ; $P < 0,05$, 92 Mb et 114 Mb ; $P < 0,05$). Une région est significativement associée au gain relatif de l'épaisseur de lard sur SSC2 (33 Mb et 53 Mb ; $P < 0,05$). En analyse conjointe, six régions sont détectées significativement. Quatre régions sont significatives sur SSC2 (0 Mb et 20 Mb ; $P < 0,001$, 33 Mb et 53 Mb ; $P < 0,05$, 80 Mb et 99 Mb ; $P < 0,05$ et 114 Mb et 134 Mb ; $P < 0,05$) et une sur SSC6 (2 Mb et 22 Mb ; $P < 0,01$). Le gain relatif d'épaisseur de lard est associé significativement à une région sur SSC2 (33 Mb et 53 Mb ; $P < 0,05$). Le gain relatif d'épaisseur de lard est sensiblement associé à cette même région dans les trois jeux de données analysés. L'effet de l'allèle Créole dans ces régions est faible ($0,14 \sigma_p$ sur SSC6) à fort ($0,53$ sur SSC2).

4.4. Les régions affectant les températures corporelles

En TROP, six régions sont détectées significativement pour l'analyse de contraste des températures corporelles. Les régions détectées sont sur SSC2 (0 Mb et 20 Mb ; $P < 0,01$), SSC3 (0 Mb et 21 Mb ; $P < 0,05$), SSC5 (23 Mb et 43 Mb ; $P < 0,05$ et 43 Mb et 68 Mb ; $P < 0,01$, SSC7 (107 Mb et 127 Mb ; $P < 0,01$) et SSC9 (5 Mb et 25 Mb ; $P < 0,05$). En TEMP, deux régions sont détectées. Elles sont situées sur SSC1 (25 Mb et 46 Mb ; $P < 0,05$) et SSC4 (123 Mb et 143 Mb ; $P < 0,05$). En analyse conjointe, trois régions sont détectées elles sont situées sur SSC2 (0 Mb et 20 Mb ; $P < 0,001$), SSC3 (0 Mb et 21 Mb ; $P < 0,05$) et SSC9 (36 Mb et 56 Mb ; $P < 0,05$). Notons que pour les régions situées sur SSC5 ($P < 0,01$) et SSC2 ($P < 0,001$) sont très significatives. Notons que la présence de l'allèle Créole dans les régions détectées sur SSC 2, 3, 5, 7 et 9 entraîne une réduction la température corporelle. La valeur absolue de l'effet de l'allèle Créole est modérée et comprise entre $0,22$ et $0,38 \sigma_p$.

Discussion

Pour détecter des régions chromosomiques liées à la tolérance à la chaleur, notre étude s'est basée sur des porcs apparentés produits dans deux élevages expérimentaux (environ 600 animaux par site de production). Dans ces sites expérimentaux, les conditions d'élevage sont proches des conditions réelles de production conventionnelle de leur environnement d'implantation respective (milieu tempéré et milieu tropical humide). L'analyse en composantes principales de la distance génétique entre les animaux backcross a montré une stratification de la population. Cinq groupes peuvent être observés sur la base de l'origine des grands-pères Créole. Ce résultat confirme que les femelles Large White utilisées pour produire les porcs backcross (n=65) sur les deux sites de production sont apparentés. A notre connaissance, le dispositif expérimental est une première, d'une part en raison du croisement entre une race porcine tolérante à la chaleur (le porc Créole) et une race porcine d'origine européenne et répandue dans le monde (le porc Large White), et d'autre part en raison du niveau d'apparentement entre les deux élevages. Les simulations faites avant la mise en place du protocole expérimental montrent que ce dispositif a une puissance de détection supérieure à 30 % pour des QTL fixés intra-environnement et que l'existence d'une interaction QTL x environnement sera validée dans environ 30 % des cas pour les QTL à effet moyen et à plus de 75 % des cas pour les QTL à fort effet (Gilbert *et al.* données non publiées). Nos analyses GWAS et LA montrent que sur la totalité des régions détectées, 11% sont à fort effet, 77% sont à effet modéré et 12% des régions sont à faible effet. En analyses GWAS, nous avons obtenu 49 régions en interaction génotype x environnement sur des caractères de production et de réponses de thermorégulation, 5 régions robustes, c'est-à-dire détectés en TEMP et en TROP et en analyse conjointe et 11 régions seulement détectées en analyse conjointe. En analyses LA, 4% des régions ont un fort effet, 80% ont un effet modéré et 16% ont un effet faible. Un total de 13 régions est en interaction génotype x environnement, 3 régions sont robustes et 4 régions ne sont détectées qu'en analyse conjointe.

1/Détection de QTL par analyse d'association : GWAS

Deux régions détectées en analyses GWAS contiennent un gène majeur. Il s'agit du gène *MC4R* (Récepteur aux Mélanocortines de type 4) et du gène *IGF2* (en anglais insulin growth factor type II).

1.1.MC4R

Le gène *MC4R* se situe sur le SSC1 à environ 178,5 Mb. Les deux allèles recensés diffèrent par une seule base (adénine ou guanine ; en raison d'une mutation non-sens) au niveau du 298^{ème} codon du gène *MC4R*. Cela se traduit par une variation d'un acide aminé dans la séquence protéique obtenue: l'asparagine (ASN) ou acide aspartique (ASP) (KIM *et al.* 2000). Le polymorphisme du gène *MC4R* est associé à la variation de la consommation d'aliment, de l'indice de consommation et de la vitesse de croissance (DAVOLI *et al.* 2012; KIM *et al.* 2006; KIM *et al.* 2000; PIORKOWSKA *et al.* 2010; TRIBOUT *et al.* 2005; VAN DEN MAAGDENBERG *et al.* 2007). Le gène *MC4R* code pour un récepteur transmembranaire que l'on retrouve au niveau des neurones et sur les adipocytes. *MC4R* est impliqué dans la régulation de l'appétit et dans la régulation du métabolisme énergétique. Dans notre population, la fréquence de

l'allèle sauvage A est de 69 %. Nos résultats montrent que l'allèle mineur dans ce site de mutation a un effet négatif sur l'épaisseur de lard. Ces résultats sont en accord avec les résultats obtenus sur 4 populations croisées européennes par Hernandez-Sanchez *et al.* (2003) et ceux obtenus sur une population de Large White et 5 populations croisées par Tribout *et al.* (2005). Ces derniers auteurs montrent que les animaux au génotype G/G présentent des épaisseurs de lard plus faible que les individus homozygotes A/A (HERNANDEZ-SANCHEZ *et al.* 2003; TRIBOUT *et al.* 2005). En revanche, Kim *et al.* (2000a) sur 5 populations porcines croisées européennes et chinoises et (PARK *et al.* 2002) sur des animaux issus d'un croisement entre des porcs Large White et des sangliers rapportent que les individus au génotype A/A présentent des épaisseurs de lard plus faible que les individus G/G. Tribout *et al.* (2005) et Chen *et al.* (2005) expliquent cette différence par un effet du type génétique sur le gène *MC4R*. Dans notre étude, l'analyse de liaison ne montre pas un effet du type génétique sur le gène *MC4R* associé à la variabilité de l'épaisseur de lard. Cela est probablement dû au fait que notre population backcross est basée sur une race européenne (Large White) et une race tropicale d'origine européenne (Créole). Nous observons que la région contenant *MC4R* n'est associée à l'adiposité qu'en milieu tropical. Etant donné que les fréquences alléliques pour le gène *MC4R* ne diffèrent pas entre environnement, cela est probablement dû à des différences de distributions d'épaisseur de lard par génotype en TROP mais pas en TEMP. Au-delà des différences de distribution, il pourrait avoir une autre explication du fait de ne pas détecter d'effet du gène *MC4R* sur l'adiposité en TEMP, comme un effet d'interaction entre QTL (épistasie) ou par la présence d'autre site de mutation de ce gène en ségrégation dans notre population. Par exemple, Fan *et al.* (2009) ont identifié un autre site de mutation non-sens (*i.e.* mutation qui provoque l'apparition d'un codon stop qui se traduit par une altération de l'activité de la protéine) Arg236His du gène *MC4R* qui influence l'adiposité et la vitesse de croissance. Ces auteurs ont montré l'existence d'une interaction entre les deux mutations Asp298Asn et Arg236His sur la vitesse de croissance (FAN *et al.* 2009). L'étude de l'haplotype qui contient ces deux mutations pourrait permettre de confirmer cette hypothèse. Par ailleurs chez l'homme, quatre mutations non-sens du gène *MC4R* ont été identifiées et associées à l'obésité (DUBERN *et al.* 2001; LUBRANO-BERTHELIER *et al.* 2003).

Deux régions proches du gène *MC4R* (~177 Mb et ~173,3 Mb) sont associées à la température rectale. La « disparition » de ces deux régions suite à la prise en compte de la mutation *MC4R* dans le modèle statistique, suggère qu'il pourrait s'agir de l'effet de *MC4R* ou d'un déséquilibre de liaison entre ces deux régions et la région contenant *MC4R*. A notre connaissance, aucune association entre *MC4R* et la température rectale (ou à la réponse au stress thermique) n'a été rapportée. Par contre, dans une étude sur l'effet du stress post-abattage, consécutif à un jeûn de 12 h, un transport sur 80 km et la manipulation humaine, Salajpal *et al.* (2007) ont montré que la concentration de cortisol des individus hétérozygotes A/G a tendance à être moins élevé que ceux des individus homozygotes G/G (SALAJPAL *et al.* 2007). L'augmentation de concentration du cortisol est un indicateur de la réponse à un stress aigu. Ce résultat suggère que *MC4R* pourrait avoir un rôle dans le mécanisme génétique de la réponse au stress.

1.2.IGF2

IGF2 est un gène à empreinte paternelle localisé au début du SSC2. Il code pour une molécule qui possède une séquence et une configuration similaire à l'insuline. Les récepteurs de cette protéine sont localisés dans le cerveau, le foie, les tissus adipeux, le tissu musculaire. La protéine *IGF2* est impliquée dans la régulation de l'homéostasie du glucose en favorisant l'entrée du glucose, le stockage du glucose dans les tissus périphériques et réduit la production de glucose dans le foie. Il agit aussi comme un facteur de croissance pour la croissance des os, la croissance de muscle et la différenciation cellulaire. Chez le porc, la mutation G3072A du gène *IGF2* est associée à la composition corporelle (la croissance musculaire, la réduction du dépôt de gras) (VAN LAERE *et al.* 2003). Dans notre étude, nous détectons une association entre la région contenant *IGF2* et la vitesse de croissance et l'adiposité. Nos résultats sont en accord ceux de la bibliographie (DE KONING *et al.* 2001; FONTANESI *et al.* 2014; JEON *et al.* 1999; VAN LAERE *et al.* 2003). En accord avec les résultats obtenus par (FONTANESI *et al.* 2010), notre étude montre une association entre la région contenant *IGF2* et l'efficacité alimentaire. Outre les associations obtenues avec les caractères de production, nous détectons une association entre la région contenant *IGF2* et la température rectale. A notre connaissance, c'est la première fois qu'une telle association est rapportée. Cette association « disparaît » après la prise en compte de la mutation *IGF2* dans les modèles statistiques. La région contenant *IGF2* est en déséquilibre de liaison avec cette région qui « disparaît ». On peut supposer que le gène *IGF2* ou un gène proche d'*IGF2* serait impliqué dans le mécanisme génétique de la réponse au stress thermique. Notons que chez le porc, trois autres mutations non-sens sont rapportées dans le gène *IGF2*. Il existerait un déséquilibre de liaison entre une mutation dans l'intron 3 et dans l'intron 7 sur la croissance et la qualité de la carcasse (ČEPICA *et al.* 2013). A l'instar de l'étude du gène *MC4R*, l'étude de l'haplotype qui contient ces mutations pourrait permettre d'affiner les résultats.

Dans ce qui suit, nous nous sommes focalisés, par région détectée, sur le marqueur le plus significatif. Dans plusieurs des régions détectées, le marqueur le plus significatif se trouve dans des gènes annotés sur la base de données porcs de « Ensembl » : <http://www.ensembl.org/Pig/Search/>. Il est probable que le marqueur le plus significatif soit en déséquilibre de liaison avec le(s) gène(s) d'intérêt. Par conséquent, le gène où se trouve le marqueur le plus significatif n'est pas forcément le gène d'intérêt, qui a une influence sur le phénotype étudié. Néanmoins, nous avons fait l'exercice de rechercher le gène dans lequel le SNP le plus significatif est localisé, et nous avons étudié, quand la fonction est connue, sa pertinence biologique par rapport aux caractères étudiés.

1.3. Épistasie des gènes *MC4R* et *IGF2*

Nos résultats montrent que la détection de certaines régions dépend de la prise en compte ou pas des mutations des gènes *MC4R* et d'*IGF2*. Cela suggère un effet d'épistasie des gènes *MC4R* et *IGF2* avec les régions détectées, c'est-à-dire que l'effet des régions détectées situées sur des locus différents de *MC4R* et/ou *IGF2* sur un caractère est dépendant de la présence de *MC4R* et/ou *IGF2* (Georges *et al.*, 2000). Avec la prise en compte des mutations des gènes de

MC4R et d'*IGF2*, d'autres régions ont été détectés, et elles sont associées à tous les groupes de caractères étudiés.

1.3.1. La prise en compte de la mutation Asp298Asn de *MC4R* seul

Le marqueur le plus significatif des 4 régions détectées avec la prise en compte de *MC4R* est localisé dans les gènes suivants: *TALDO1*, *CACNA1G*, *ALG6* et *TOP1*. Les régions contenant les gènes *TALDO1* et *CACNA1G* sont associées à la température rectale. Localisé sur SSC2 (0-3 Mb), le gène *TALDO1* code une transaldolase qui est impliqué dans le métabolisme glucidique via la voie des pentoses phosphates. Le gène *CACNA1G* localisé sur SSC12 code un canal calcique et ce gène aurait un rôle dans le contrôle du sommeil et la consommation d'aliment chez la souris (UEBELE *et al.* 2009). A notre connaissance, la littérature ne décrit pas de relations entre les gènes *TALDO1* et *CACNA1G* et la thermorégulation. En revanche, la région (25-28 Mb) est associée à la moyenne de la température rectale en TEMP. Dans une région proche (29-33 Mb), Kim *et al.* (2015) montre une association avec l'élévation de la température rectale après un challenge de 24 h à 30°C (KIM *et al.* 2015).

La région du SSC6 (136-139 Mb) détectée en TROP est associée à l'adiposité. Cette région contient le gène *ALG6* qui code pour une glucosyltransférase. Celle-ci intervient dans la glycosylation des protéines et des acides gras. On peut supposer qu'une modification dans cette région pourrait conduire à l'accumulation du glucose sous forme adipeuse.

La région (47-51 Mb) localisée sur SSC17 est associée au poids vif en fin d'engraissement dans l'analyse conjointe. Dans cette région se trouve le gène *TOP1* qui code pour une topoisomérase intervenant dans la réplication de l'ADN. D'après Velichko *et al.*, 2015, chez les humains, en situation de stress thermique, une des fonctions du gène *TOP1* serait le retardement le vieillissement cellulaire (VELICHKO *et al.* 2015).

1.3.2. La prise en compte de la mutation G3072A d'*IGF2* seul

Parmi les régions détectées avec la prise en compte de la mutation *IGF2*, des régions sont associées à la température cutanée et à l'adiposité avec les marqueurs les plus significatifs localisés dans 5 gènes annotés (i.e. le gène *ENSSSCG00000021744* sur SSC4, le gène *ENSSSCG00000027658* sur SSC14, le gène *RASGRF1* sur SSC7, le gène *ENSSSCG0000001439* sur SSC7 et le gène *ENSSSCG00000021897* sur SSC10. A l'exception du gène *RASGRF1*, le rôle et le fonctionnement des autres sont peu connus.

La région (51-54 Mb) associée à l'épaisseur de lard en TEMP contient le gène *RASGRF1*. Ce gène est à empreinte paternelle localisé sur SSC7 (51-54 Mb). Il serait impliqué dans la croissance de la taille corporelle et l'homéostasie du glucose. Une modification dans cette région pourrait conduire à la perturbation de l'homéostasie du glucose (Fernandez *et al.* 2011). L'un des effets le plus connu de cette modification est l'augmentation du dépôt de tissu adipeux.

1.3.3. La prise en compte simultanée des mutations de *MC4R* et d'*IGF2*

La prise en compte simultanée des mutations de *MC4R* et d'*IGF2* a permis la détection de régions indépendantes. Quatre des régions détectées, après la prise en compte des deux

mutations ont leur marqueur le plus significatif localisé dans les gènes suivants: *ENSSSCG00000030073*, *ELP4*, *GMNN*, *LMBRD1*. Le gène *ENSSSCG00000030073* est situé dans la région 36-36 Mb localisée sur *SSC7* qui est associée à l'indice de consommation en milieu TEMP. Le fonctionnement de ce gène n'est pas connu. Le gène *ELP4* est localisé sur *SSC2* dans la région (30-33 Mb) associée à la consommation d'aliment en TROP. Ce gène code pour une sous-unité de l'acétyltransférase mais sa fonction biologique n'est pas bien connue.

Le gène *GMNN* est localisé sur *SSC7* dans la région (19-22 Mb) qui a été détectée en TROP et associée au poids vif en fin d'engraissement. Ce gène appartient à la famille des *Geminin*, il serait impliqué dans la développement cellulaire (KARAMITROS *et al.* 2010), la régulation de la réplication de l'ADN (SAXENA and DUTTA 2005). Une réduction de l'expression de ce gène est associée au vieillissement cellulaire (ILIOU *et al.* 2013). La région contenant le gène *GMNN* a un fort effet sur la vitesse de croissance et l'adiposité. On peut supposer que ce gène est impliqué dans la variabilité du poids en fin d'engraissement.

Le gène *LMBRD1* est localisé sur *SSC1* dans la région (54-57 Mb) associée à l'adiposité en TROP. Ce gène est un régulateur négatif du récepteur de l'insuline. Il induit l'endocytose du récepteur d'insuline ce qui réduit le transport du glucose dans la cellule. Ne pas transcrire ce gène (knock-out) conduit à une augmentation du stockage du glucose sous forme adipeux chez la souris (TSENG *et al.* 2013).

Pour mieux étudier les effets d'épistasie des gènes *MC4R* et *IGF2* avec les autres régions détectées, une étude spécifique en affinant la cartographie aux niveaux des régions détectés permettrait de confirmer les interactions entre ces mutations et d'identifier les gènes candidats.

1.4. DES REGIONS ASSOCIEES A PLUSIEURS CARACTERES

Cinq régions détectées sur *SSC2* sont associées à plusieurs caractères : ~0-3 Mb, ~4-7 Mb, ~10-13 Mb, ~58-61 Mb et un peu plus loin ~86-89 Mb. Dans la région 0-3 Mb, le marqueur *MARC0053324* est le marqueur le plus significatif de la région pour l'adiposité en TROP et l'indice de consommation en analyse conjointe. Ce marqueur se trouve dans le gène *NAPIL4* qui code pour une protéine chaperonne de l'histone et régulerait la formation de dimère d'histone (OKUWAKI *et al.* 2010). Son rôle est encore peu connu. L'adiposité en TEMP et la croissance en analyse conjointe sont associées à la région 0-3 Mb avec un effet pléiotropie antagoniste au marqueur *ASGA0097367*. Ce SNP se situe dans le gène *LRRC56* qui est peu connu. Par ailleurs, dans cette région qui a un fort effet sur l'adiposité, se trouve le gène *IGF2*. Fontanesi *et al.*, 2010 suggère que le gène *IGF2* n'est pas le seul gène de cette région à réguler le dépôt de gras et les auteurs proposent un autre gène candidat comme le gène *CTSD*. La région 4-7 Mb est associée à trois des groupes de caractères étudiés: la croissance, l'adiposité et la température cutanée. Cinq des marqueurs les plus significatifs de cette région sont localisés dans les gènes suivants *EHD1* pour la croissance en analyse conjointe, pour l'adiposité : *KLC2* et *CNIH2* en TROP, *DPP3* en TEMP et *TSGA10IP* en analyse conjointe et pour la température cutanée en TROP, *PLCB3*. Le gène *DPP3* est un gène candidat pour l'adiposité. Ce gène appartient à la famille des gliptines et il intervient dans le métabolisme du glucose en inhibant la dégradation de l'incrétine (GLP-1) qui régule la sécrétion de l'insuline

et du glucagon chez l'Homme (KOTHARI *et al.* 2016). Le gène *PLCB3* est une phospholipase c'est un gène exprimé dans les tissus de la peau (PANN-GHILL *et al.* 2008) il serait impliqué dans la pression artérielle et dans le métabolisme lipidique. Par ailleurs, la région est aussi associée à l'indice de consommation avec un très fort effet.

La région 10-13 Mb est associée à l'adiposité en TEMP et la température cutanée en TROP. L'effet de cette région est antagoniste sur les deux caractères. En TEMP, le marqueur le plus significatif pour l'adiposité est localisé dans le gène *STX3*. *STX3* est un gène de la famille syntaxine. *STX3* est associé à la réponse immunitaire. Il favorise la libération de cytokines *IL1*, *IL12* et *CCL4* (CACABELOS *et al.* 2016). Le rôle de *STX3* dans le dépôt de gras n'est pas établi. Mais dans la famille syntaxine, *STX4* joue un rôle dans la médiation du transport du glucose stimulé par l'insuline dans le muscle squelettique chez la souris (YANG *et al.* 2001) et l'homme (BERGMAN *et al.* 2008).

Dans la région 58-61 Mb, le marqueur *MIGA0002939* est localisé dans le gène *SIN3B* est associé à la croissance en TROP et à l'adiposité analyse conjointe. Le gène *SIN3B* code une protéine qui est impliqué dans la croissance et la différenciation cellulaire (DAVID *et al.* 2008). La famille de gène *SIN3* serait impliquée dans le vieillissement et la résistance au stress chez l'homme (BARNES *et al.* 2014).

Dans la région 86-89 Mb, le marqueur *H3GA0007017* est associé en TROP, à la consommation d'aliment et l'adiposité. Cette région à un fort effet sur l'adiposité. Ce marqueur est localisé dans le gène *PDE8B*. Dans la littérature, cette famille de gène *PDE* est décrite comme régulant la sécrétion des hormones stéroïdiennes. *PDE8B* est associé à la régulation de l'hormone corticostérone (TSAI and BEAVO 2011), l'hormone thyroïdien (ARNAUD-LOPEZ *et al.* 2008) dans la réponse à l'entrée du glucose dans la cellule (DOV *et al.* 2008). Chez l'homme une mutation de ce gène est associée à l'obésité ainsi qu'une forte concentration de TSH (GRANDONE *et al.* 2012).

Sur le SSC4, la région 5-9 Mb est associée à la croissance en analyse conjointe et à la température rectale en TEMP avec un effet opposé. Le marqueur le plus significatif pour l'association avec le poids est localisé dans le gène *ENSSSCG00000005948*. Ce gène serait le précurseur de la thyroglobuline et la croissance des cellules thyroïdiennes. Chez le bœuf, la thyroglobuline est impliqué dans le métabolisme lipidique (PAPALEO MAZZUCCO *et al.* 2016). Sur SSC5, la région 85-88 Mb est associée à l'adiposité (ELD₁₉) et la moyenne de la température rectale en TROP avec un effet de signe opposé de l'allèle mineur. Ce résultat concorde avec la corrélation génétique négative obtenue par (LOYAU *et al.* 2017).

Sur SSC7, la région 51-55 Mb est associée à l'adiposité (SNP le plus significatif : *H3GA0021565*) en TEMP et aux températures cutanée et rectale (SNP le plus significatif : *DIAS0001401*) en analyse conjointe. Ces deux marqueurs sont localisés dans deux gènes annotés : *RASGRF1*, *ZFAND6*. Le gène *RASGRF1* est un gène à empreinte paternelle, qui est impliqué dans l'homéostasie glucidique. Nos résultats ont montré une interaction entre la région contenant *IGF2* et cette région sur l'adiposité. *ZFAND6* est un gène associé chez l'homme au diabète de type 2 (KONG *et al.* 2015; NDIAYE *et al.* 2017), à faible index insulinique (ZHAO *et al.* 2014). Le sens de l'effet de cette région (51-55 Mb) sur la température rectale et la température cutanée est opposé.

1.5. QTL environnement spécifique

La majorité des régions détectées dans l'analyse GWAS sont différentes entre TEMP et TROP. Cela pourrait suggérer que les mécanismes physiologiques sont différents en fonction de l'environnement. Mais quatre régions sont détectées dans tous les jeux de données analysés. Trois de ces QTL « robustes » sont sur le SSC2 et affectent l'épaisseur de lard. Il s'agit de la région contenant le gène *IGF2*, la région 83-89 Mb et la région 161-163 Mb. Sur SSC14, la région 134-136 Mb est associée à la température rectale dans tous les jeux de données analysés. A notre connaissance, peu de résultats montrent des QTL spécifiques à un environnement donné par analyse GWAS intra-environnement. En revanche, de nombreuses articles en production végétale (Boer et al., 2007 ; Hayes et al., 1993) ou en production animale (Hayes et al., 2009 ; Silva et al., 2013) montrent que le niveau de l'effet du SNP sur le phénotype étudié diffère selon l'environnement.

1.6. DETECTION DE QTL POUR LA CROISSANCE

Un total de 23 régions détectées et associées à la croissance ont un SNP le plus significatif contenu dans un gène annoté.

Sur SSC2, en TROP, le marqueur le plus significatif de la région 70-73 Mb est localisé dans le gène *MLLT1* aussi nommé *ENL*. Le gène *MLLT1* code pour une protéine qui intervient dans la transcription plus précisément dans l'élongation. Son rôle est encore peu connu.

Sur SSC8, le marqueur le plus significatif de la région 4-7 Mb se trouve dans le gène *ENSSSCG00000022562* qui code pour une protéine kinase mais son rôle n'est pas connu.

Le SNP *H3GA0034312* localisé sur le SSC12 dans la région 38-41 Mb est associé au poids vif. Ce SNP est localisé dans le gène *ACACA* appelé aussi *ACCI* pour acétyl CoA carboxylase alpha. Ce gène code pour une enzyme qui intervient dans la synthèse d'acide gras. Chez le porc, ce gène est connu pour influencer le gain moyen, la qualité de carcasse et la qualité de viande (EUSEBI *et al.* 2017; FAN *et al.* 2010; STACHOWIAK *et al.* 2013). On peut donc supposer que ce gène est impliqué dans la variabilité du poids vif des animaux de notre dispositif. Chez la poule, ce gène est associé à l'épaisseur de lard abdominal (DEMEURE *et al.* 2013). Chez la chèvre, le gène *ACCI* influence la quantité d'acide gras contenue dans le lait (MOIOLI *et al.* 2013). Par ailleurs Yang *et al.* (2016) ont montré que la restriction alimentaire réduit l'expression du gène *ACCI* dans tous les sites de dépôt d'acide gras des agneaux (YANG *et al.* 2016). Chez des souris, Crott (2017) montrent que les conditions d'alimentation du père influence l'expression du gène *ACCI* de sa progéniture (CROTT 2017). Ils soumettent l'hypothèse qu'il y aurait comme une forme « d'empreinte parentale » sur ce gène.

Sur SSC15, le marqueur le plus significatif de la région 8-11 Mb, détecté en TROP, est localisé dans le gène *ARHGAP15*. Ce gène est associé TNF γ qui intervient dans le réponse immunitaire chez l'être humain (BERGGREN *et al.* 2015) et à la résistance à la trypanosomose chez le zébu (HANOTTE *et al.* 2003). Le trypanosomose est une maladie parasitaire présente chez l'humain et l'animal (AUTHIE *et al.* 1999).

Sur SSC17, le marqueur le plus significatif de la région 47-51 Mb détectée en analyse conjointe et associée au poids vif en fin de croissance est localisé dans *TOP1*. Ce gène serait impliqué dans le retardement du vieillissement cellulaire en situation de stress (VELICHKO *et al.* 2015).

1.6.DETECTION DE QTL POUR L'INGESTION ET L'EFFICACITE ALIMENTAIRE

Les marqueurs les plus significatifs des régions associées à la consommation d'aliment sont localisés dans les gènes annotés : *ANO3*, *ATXNL7L3* et *C17orf53*.

La région 34-36 Mb du SSC2 est très significativement associée à la consommation d'aliment en TROP et le marqueur le plus significatif de la région est localisé dans le gène *ANO3*, appelé aussi *TMEM16C*. Ce gène appartient à la famille des Anoctamines et son fonctionnement est peu connu.

Dans la région 17-20 Mb du SSC12 le marqueur le plus significatif est localisé dans le gène *ATXNL7L3* et *C17orf53*. Le gène *ATXNL7L3* serait un régulateur du récepteur de facteur de croissance (*IGF*) et *C17orf53* est un gène qui serait associé à la densité des os (STYRKARSDOTTIR *et al.* 2009). Le récepteur du facteur de croissance *IGF2* est connu pour son rôle dans la consommation d'aliment, l'adiposité et la croissance.

Les marqueurs les plus significatifs des régions associées à l'efficacité alimentaire se trouvent dans les gènes annotés : (*RBFOX1*) *ENSSSCG0000007917*, *ENSSSCG00000030073*, *CAPN5*, *ENSSSCG00000026527*, *SLC38A9*. Dans la région 34-37 Mb de SSC3 le marqueur le plus significatif est localisé dans le gène *RBFOX1*. Ce gène intervient dans la transcription et dans le développement du système nerveux.

Dans la région 38-41 Mb le marqueur le plus significatif est localisé dans le gène *ENSSSCG00000030073* dont la fonction biologique non connue. Dans la région 10-13 Mb du SSC9 le marqueur le plus significatif est situé dans le gène *CAPN5*. Ce gène appartient à la famille des Calpaïnes code pour une protéase calcium dépendant. Le site actif de l'enzyme forme une triade catalytique de 3 acides aminés : cystéine, histidine et asparagine. Cette famille est associée au diabète (HORIKAWA *et al.* 2000), la sécrétion d'insuline (STUMVOLL *et al.* 2001) et la qualité de la viande dans plusieurs espèces (WHITE *et al.* 2005). Ce gène est décrit comme agissant sur des récepteurs nucléaires tel les récepteurs estrogènes (MURAYAMA *et al.* 1984), androgène (LIBERTINI *et al.* 2007) et le photorécepteur (MAHAJAN *et al.* 2012). Ce gène serait associé à la croissance des muscles squelettiques (GOLL *et al.* 1998). Par ailleurs, Yi *et al.*(2016) ont montré qu'une supplémentation de N-acétyl cystéine dans la ration de poule est associée à la croissance et à la protection contre les attaques du stress oxydatif de l'intestin (YI *et al.* 2016). Ceci suggère que l'activité de ce gène pourrait protéger l'intestin du stress thermique. Pearce *et al.* (2014) ont montré que 2 à 6 heures à 37°C suffisent à altérer l'intégrité de la barrière intestinale chez le porc et réduit la prise alimentaire (PEARCE *et al.* 2014).

Dans la région 30-33 Mb de SSC16 le marqueur le plus significatif se trouve dans le gène *ENSSSCG00000026527*. Ce gène coderait pour un canal de potassium. Dans notre étude, la région détectée a un fort effet sur la consommation résiduelle.

Dans la région 34-37 Mb sur SSC16, le marqueur le plus significatif se situe dans le gène *SLC38A9*. Ce gène contrôlerait le complexe mTORC1 (MUTA *et al.* 2015; VILLANUEVA *et al.* 2009). Ce complexe est impliqué dans la signalisation de l'insuline et dans le contrôle de la faim chez les souris (HELLSTEN *et al.* 2017).

1.7.DETECTION DE QTL POUR L'ADIPOSITE

Sur SSC2 les marqueurs les plus significatifs de 4 régions sont localisés dans cinq gènes annotés: *AIP*, *PITPNM3*, *U6*, *CLCA1*, *DIAPH1*. Dans la région 1-4 Mb sur SSC2 est détectée le marqueur H3GA0005627 serait localisé dans l'un des deux gènes *AIP* et *PITPNM3*. Le gène *AIP* est un gène qui code pour un co-chaperon de *HSP90* (la protéine AIP). Cette protéine *HSP90* appartient à la famille des Heat Shock Protein impliqué dans la résistance au stress thermique. La protéine AIP a la capacité d'interagir avec un effet inhibitrice sur les récepteurs nucléaires tel que les récepteurs des glucocorticoïdes, d'hormone thyroïdienne et des stéroïdes, le récepteur de facteur de croissance épidermique (*EGF*) ou encore sur les phosphodiesterases tel que *PDE4A5*. Des mutations non-sens et des mutations silencieuses (i.e. mutation qui ne modifie pas la séquence d'acides aminés) du gène *AIP* sont impliquées dans la prise de poids chez l'homme (TRIVELLIN and KORBONITS 2011). Le gène *PITPNM3* code pour une protéine transmembranaire couplée au calcium dont le fonctionnement est peu décrit. Dans la région 83-86 Mb du SSC2, le marqueur le plus significatif est localisé dans le gène *U6*. Ce gène code pour une particule ribonucléoprotéide impliqué dans l'épissage de l'ARNm. Dans la région 145-149 Mb sur SSC2 le marqueur le plus significatif est localisé dans *CLCA1*. Ce gène code pour un canal calcique. Dans la région 149-152 Mb sur SSC2 le marqueur le plus significatif est localisé dans *DIAPH1*. Ce gène est associé à la réponse au cortisol chez le bœuf (PANT *et al.* 2016) et serait impliqué dans la régulation lipidique via la glycation (LOPEZ- DIEZ *et al.* 2016).

Dans la région 87-90 Mb SSC4 le marqueur le plus significatif est localisé dans *SCYL3* Ce gène qui code pour une pseudokinase (PELLETIER 2016). Dans la région 114-115 Mb SSC4 le marqueur le plus significatif est localisé dans *MAGI3*. Ce gène est associé au composant chimique du sang des poules en stress thermique (VAN GOOR *et al.* 2016).

Dans la région 11-14 Mb sur SSC5 le marqueur le plus significatif de la région est localisé dans le gène *RFX4*. Ce gène appartient à la classe des MHC et agirait comme un facteur de croissance.

Dans la région 32-35 Mb sur SSC7 le marqueur le plus significatif de la région est localisé dans le gène *ENSSSCG0000001493*. Ce gène code pour une sous-unité de la primase ADN polymérase. Dans la région 38-41 Mb sur SSC7 le SNP le plus significatif de la région est localisé dans le gène *DNAH8*. Ce gène régule les récepteurs androgènes. Dans la région 42-45 Mb sur SSC7 le marqueur le plus significatif de la région est localisé dans le gène *SLC29A1*. Ce gène code pour un transporteur de nucléotide. Il serait impliqué dans le métabolisme

énergétique (FAUSTHER and SEVIGNY 2011). Chez le porc ce gène est associé à un comportement alimentaire anormale et il est présenté comme un gène candidat pour ce phénotype (ROS-FREIXEDES *et al.* 2016). Dans la région 15-18 Mb associée à l'épaisseur de lard sur SSC7, le marqueur le plus significatif de la région est localisé dans le gène *CDKALI*. Ce gène est impliqué dans la libération de l'insuline. Dans son étude, Onteru *et al.* (2013) associent cette région à l'indice de consommation résiduelle (ONTERU *et al.* 2013). Deux autres régions détectées contiennent les gènes *ENSSSCG0000001711* (SSC7) et *ENSSSCG0000002247* (SSC7) dont le fonctionnement est peu décrit. La majorité des gènes annotés et situés dans les régions détectés et associées à l'adiposité dans nos analyses interviennent dans le métabolisme glucose.

1.8.DETECTION DE QTL POUR LES CARACTERES DE THERMOREGULATION

A notre connaissance, peu de QTL associés aux caractères de thermorégulation sont rapportés dans la littérature. Le peu de résultats disponibles rapportent des QTL associés à la température rectale dans des études de réponse immunitaire (REINER *et al.* 2007) ou sur la température de carcasse post-mortem (DUAN *et al.* 2009).

Dans notre étude, la température cutanée est associée à la région 4-7 Mb sur SSC2. Le marqueur le plus significatif de cette région est localisé dans le gène *PLCB3*. Ce gène code pour une enzyme qui est exprimée dans les tissus de la peau (PANN-GHILL *et al.* 2008). Le gène *PLCB3* jouerait un rôle anti-inflammatoire (ANDO *et al.* 2014). Ce gène serait impliqué dans la pression artérielle et le métabolisme lipidique. La région 10-13 Mb sur SSC2 associée à la température cutanée, détectée en TROP, contient la région détectée (12 Mb) par (DUAN *et al.* 2009) et qui est associée à la température de carcasse 45 min post-mortem dans une population Duroc x Erhualian (race chinoise).

Dans notre étude, la région 63-66 Mb (SSC5) en TEMP et la région 119-136 Mb (SSS6) en TROP sont associées à la température rectale. Dans la littérature, ces deux régions sont associées à la température de carcasse post-mortem chez le porc (CHOI *et al.* 2011; EDWARDS *et al.* 2008). Sur SSC5, le SNP le plus significatif se trouve dans deux gènes annotés : *PHCI* et *M6PR*. Ces deux gènes sont impliqués dans le métabolisme énergétique; *PHCI* via la régulation des protéines kinases (*GMNN* et *CDK*); et *M6PR* code un récepteur sur lequel se lie IGF2 avec une grande affinité (BERGMAN *et al.* 2013). Ils induisent l'entrée du glucose dans la cellule.

Sur SSC6, la région 6-9 Mb est associée à la température cutanée en TEMP. Dans cette région le marqueur le plus significatif est localisé dans le gène *GAN*. Ce gène est associé au cytosquelette (MOHAMMAD *et al.* 2014) et serait impliqué dans l'innervation de la peau chez l'homme. La mutation de ce gène peut conduire à la neurodégénérescence périphérique.

Sur SSC8, dans la région 29-32 Mb, qui est associée à la température rectale en TEMP, le marqueur le plus significatif est le SNP *DIAS000782*. Ce marqueur est associé dans la littérature à la défense immunitaire (ZHANG *et al.* 2016). Ce marqueur est localisé dans le gène *FAM114A1*. Celui-ci serait impliqué dans la prolifération cellulaire et intervient dans la

défense immunitaire chez l'homme (SUNG *et al.* 2015) ainsi que chez la poule (BERGHOF *et al.* 2017).

Sur le SSC11, trois régions sont associées à la température rectale, dont deux qui se retrouvent dans une région détectée (~26-79 Mb) par Reiner *et al.* (2007) et associée la température rectale de la truie Meishan x Piétrain suite à une infection *S. miescheriana* (REINER *et al.* 2007). Le marqueur *H3GA0032127* le plus significatif pour cette région se trouve dans le gène *U6*. Ce gène intervient dans l'épissage de l'ARNm.

Sur SSC14 trois régions sont associées aux températures corporelles. Le marqueur le plus significatif de deux de ces régions sont associées à des gènes annotés : *ENSSSCG00000027658* pour la température cutanée et *ABLIMI* pour la température rectale. Le gène *ENSSSCG00000027658* serait impliqué dans le métabolisme du glucose en régulant l'insuline (NDIAYE *et al.* 2017). Chez la souris, une mutation de ce gène cause l'hyperglycémie et la mort de l'animal (POSTIC *et al.* 1999). Le gène *ABLIMI* agit comme un suppresseur de tumeur et il serait impliqué dans la réponse à un stress (ZALESKA *et al.* 2015).

Dans notre étude, des régions non référencées dans la littérature et associées à la température corporelle ont été détectées. Elles sont localisées sur SSC4 (6-9 Mb), 7 (51-54 Mb et 69-72 Mb) et 14 (74-77 Mb et 134-136 Mb).

2. DETECTION DE QTL : LA

L'analyse de liaison a permis de détecter des QTL en tenant compte de la ségrégation des régions d'intérêt en fonction de leur origine raciale (CR ou LW) intra-famille et de connaître l'effet de la race CR dans la région détectée. Avec cette analyse plus de 20 régions sont associées significativement aux caractères étudiés. A notre connaissance, il n'existe peu de résultats dans la littérature (Burgos *et al.*, 2013) rapportant l'influence du génome de la race tropicale Créole sur les caractères d'élevage et les caractères de thermorégulation.

2.1. DETECTION DE QTL POUR LA CROISSANCE

Un total de 4 régions associées aux caractères de croissance a été détecté en analyse LA. Dans toutes les régions associées à la croissance, la présence de l'allèle Créole entraîne un ralentissement de la croissance.

Sur SSC2, la présence d'un allèle d'origine Créole la région 0,016-20 Mb affecte le poids vif en fin de croissance en analyse conjointe et dans la région 39-56 Mb en TROP. Dans la région 0,016-20 Mb, le marqueur le plus significatif *MIGA0002244* est localisé dans le gène *ENSSSCG00000012881*, qui coderait pour une enzyme de type acyltransférase dont le rôle est peu connu. En TEMP, le marqueur le plus significatif est localisé dans le gène *TPC2* appelé aussi, *TPCN2*. Ce gène code pour un double pore calcique que l'on retrouve sur l'endolysosome. Le mode de fonctionnement de *TPC2* est encore peu connu. Néanmoins, il a été démontré que l'absence de la transcription du gène *TPC2* entraîne une réduction du tissu adipeux brun (LEAR *et al.* 2015) ainsi qu'une réduction de la réponse de l'insuline (TSAIH *et al.* 2014) dans plusieurs espèces (l'homme, la souris ou le rat). Dans une population humaine d'origine chinoise, Fan *et al.* (2016) a associé 6 polymorphismes du gène *TCP2* au risque de

diabète de type 2 (FAN *et al.* 2016). Le tissu adipeux brun est impliqué dans la thermogénèse au froid et dans l'élimination des triglycérides (BARTELT *et al.* 2011). Une diminution du tissu adipeux brun conduit à une prise de poids excessif (l'obésité) et au diabète de type 2 à l'inverse l'augmentation du tissu adipeux brun réduit la résistance à l'insuline et réduit la prise de poids (STANFORD *et al.* 2013). Le gène *TPC2* jouerait aussi un rôle dans le signal d'autophagie et dans l'homéostasie protéique (turnover) du muscle squelettique (LIN *et al.* 2015; PYO *et al.* 2013). L'autophagie est un mécanisme d'autodestruction en protection contre le stress alimentaire et restaurer l'homéostasie énergie en régulant la masse musculaire. L'autophagie intervient dans la réponse immunitaire liée aux pathologies infectieuses, le cancer ou l'agrégation protéique (RUSSELL *et al.* 2014). L'autophagie joue un rôle dans le développement cellulaire en contrôlant le vieillissement des cellules (PYO *et al.* 2013). La présence de l'allèle d'origine Créole dans ces 2 régions est défavorable pour la croissance.

Sur SSC15, dans la région 128-157 Mb un contraste d'expression sur la croissance est détectée dans tous les jeux de donnée. En TROP et en analyse conjointe, l'effet de l'allèle Créole dans cette région est ralenti la croissance tandis qu'en TEMP l'effet de l'allèle Créole est accélère la croissance. Ce qui suggère un effet génotype environnement sur cette région.

2.2. DETECTION DE QTL POUR L_{ϕ} ANGESTION ET L_{ϕ} EFFICACITE ALIMENTAIRE

Un total de 6 régions a été détecté. Sur SSC8 deux régions sont détectées ; une région en TROP, sur SSC8, la région 0,4-21 Mb est associé à l'indice de consommation. Le marqueur le plus significatif de la région est localisé dans le gène *LDB2*. *LDB2* est associé dans la littérature au poids de la carcasse (LIU *et al.* 2013), la consommation d'aliment chez la poule (YUAN *et al.* 2015) et le poids chez la poule et le porc (GU *et al.* 2011; WANG *et al.* 2015).

En analyse conjointe, sur SSC11, le marqueur le plus significatif de la région 9-30 Mb est associé à la consommation d'aliment et se trouve dans le gène *TSC22D1*. Ce gène est exprimé dans le foie et serait un facteur de croissance similaire à *TGFB* et régulerait le métabolisme du cholestérol. Il serait impliqué dans le métabolisme énergétique (JÄGER *et al.* 2014).

2.3. DETECTION DE QTL POUR L_{ϕ} ADIPOSITE

Un total de 10 régions a été détecté. Sur SSC2, l'adiposité est associée à quatre régions 0,01-20 Mb, 33-53 Mb dans lequel le marqueur le plus significatif est localisé dans le gène *ENSSSCG00000013384*, 80-99 Mb et 114-134 Mb. Dans la région 0,01-20 Mb, le marqueur le plus significatif se trouve dans un gène de la famille des Anoctamines (CHO *et al.* 2012; MILENKOVIC *et al.* 2010).

Sur SSC5 dans la région détectée 0,1-19 Mb le marqueur le plus significatif est localisé dans le gène *NUAK1*. Ce gène code pour une protéine kinase. Il est impliqué dans la métabolisme du glucose (BARNES *et al.* 2002; FU *et al.* 2013; INAZUKA *et al.* 2012) dans le métabolisme glycogène et dans la force musculaire (FISHER *et al.* 2005).

2.4. DETECTION DE QTL POUR LES CARACTERES DE THERMOREGULATION

Un total de 9 régions a été détecté.

Sur SSC5 le marqueur des deux régions détectées se trouve dans des gènes annotés *ENSSSCG0000000531* et *ENSSSCG0000002882*. Le mécanisme et le rôle de ces gènes ne sont pas bien connus.

Sur SSC7, la température cutanée est associée à la région 107-127 Mb. Le marqueur le plus significatif de cette région est dans le gène *SLC24A4* appelé aussi *NCKX4*. Ce gène est associé chez l'homme à la pigmentation de la peau, des cheveux et des yeux ainsi qu'à la sensibilité de la peau au rayon du soleil (HAN *et al.* 2008). Une mutation de ce gène chez la souris pourrait avoir un impact sur la satiété par interaction avec *MC4R* (LI and LYTTON 2014) ainsi que sur la régulation des signaux sensorielles (olfactives) (KUHLMANN *et al.* 2014). Ce gène est aussi associé à la calcification des cellules musculaires lisse et vasculaire (LEOPOLD 2015). Dans cette région, Kim *et al.* (2015) ont détecté une région (111-119 Mb) qu'ils associent à la température rectale chez des porcs placés à 30°C pendant 24 heures (KIM *et al.* 2015).

3. DETECTION DE QTL : COMPARAISON GWAS - LA

Quatre régions sont détectés dans les deux analyses, l'analyse GWAS et l'analyse LA pour le même caractère. Ce qui suggère que la race Créole influence le dépôt de gras sur SSC2 aux régions : 0-20 Mb, 33-53 Mb et sur SSC5 dans la région 0-20 Mb. La race Créole influence la réponse de thermorégulation notamment la température rectale à la région 23-68 Mb sur SSC5. Dans cette région l'allèle Créole est associé à une réduction de la température rectale.

Conclusion

Nos résultats confirment la variabilité génétique chez le porc pour l'adaptation à la chaleur de nombreux SNP significativement sont associés aux caractères de production et de thermorégulation en milieu thermo-neutre, en milieu de stress thermique et en multi-milieu. Nous détectons des résultats déjà obtenus dans la littérature. Des régions impliquées dans la régulation des réponses de thermorégulation montrent un contraste en fonction de l'origine raciale de l'allèle Créole-Large White. Et surtout une région dans laquelle l'allèle Créole induit la réduction de la température rectale. Ces résultats sont prometteurs et favorisent la perspective de l'introduction dans les critères de sélection de marqueurs associés à la résistance à la chaleur. Ce qui permettrait à terme de proposer des animaux mieux adaptés à leur environnement de production, plus robuste et/ou résistant au stress thermique. Pour affiner les résultats, il faudrait étudier les haplotypes ce qui permettrait d'avoir plus d'informations sur les familles (inter famille). Ce qui favoriserait la détection de QTL et passer à la biologie intégrative pour comprendre leur mode de régulation des gènes.

Bibliographie

- Ando, T., Xiao, W., Gao, P., Namiranian, S., Matsumoto, K., Tomimori, Y., Hong, H., Yamashita, H., Kimura, M., Kashiwakura, J.-i., Hata, T. R., Izuhara, K., Gurish, M. F., Roers, A., Rafaels, N. M., Barnes, K. C., Jamora, C., Kawakami, Y. & Kawakami, T. (2014). Critical Role for Mast Cell Stat5 Activity in Skin Inflammation. *Cell reports* 6(2): 366-376.
- Arnaud-Lopez, L., Usala, G., Ceresini, G., Mitchell, B. D., Pilia, M. G., Piras, M. G., Sestu, N., Maschio, A., Busonero, F., Albai, G., Dei, M., Lai, S., Mulas, A., Crisponi, L., Tanaka, T., Bandinelli, S., Guralnik, J. M., Loi, A., Balaci, L., Sole, G., Prinzis, A., Mariotti, S., Shuldiner, A. R., Cao, A., Schlessinger, D., Uda, M., Abecasis, G. R., Nagaraja, R., Sanna, S. & Naitza, S. (2008). Phosphodiesterase 8B Gene Variants Are Associated with Serum TSH Levels and Thyroid Function. *American Journal of Human Genetics* 82(6): 1270-1280.
- Aulchenko, Y. S., de Koning, D.-J. & Haley, C. (2007). Genomewide Rapid Association Using Mixed Model and Regression: A Fast and Simple Method For Genomewide Pedigree-Based Quantitative Trait Loci Association Analysis. *Genetics* 177(1): 577-585.
- Authié, É., Bringaud, F., Bakalara, N., Tetaud, E. & Baltz, T. (1999). Trypanosomoses humaines et animales: maladie du sommeil et Nagana. *Annales de l'Institut Pasteur / Actualités* 10(1): 27-50.
- Barnes, B. R., Ryder, J. W., Steiler, T. L., Fryer, L. G. D., Carling, D. & Zierath, J. R. (2002). Isoform-Specific Regulation of 5' AMP-Activated Protein Kinase in Skeletal Muscle From Obese Zucker (*fa/fa*) Rats in Response to Contraction. *Diabetes* 51(9): 2703-2708.
- Barnes, V. L., Bhat, A., Unnikrishnan, A., Heydari, A. R., Arking, R. & Pile, L. A. (2014). SIN3 is critical for stress resistance and modulates adult lifespan. *Aging (Albany NY)* 6(8): 645-660.
- Bartelt, A., Bruns, O. T., Reimer, R., Hohenberg, H., Itrich, H., Peldschus, K., Kaul, M. G., Tromsdorf, U. I., Weller, H., Waurisch, C., Eychmuller, A., Gordts, P. L. S. M., Rinninger, F., Bruegelmann, K., Freund, B., Nielsen, P., Merkel, M. & Heeren, J. (2011). Brown adipose tissue activity controls triglyceride clearance. *Nat Med* 17(2): 200-205.
- Berggren, O., Alexsson, A., Morris, D. L., Tandre, K., Weber, G., Vyse, T. J., Syvänen, A.-C., Rönnblom, L. & Eloranta, M.-L. (2015). IFN- α production by plasmacytoid dendritic cell associations with polymorphisms in gene loci related to autoimmune and inflammatory diseases. *Human Molecular Genetics* 24(12): 3571-3581.
- Berghof, T. V. L., Parmentier, H. K., Arts, J. A. J., Hulzebosch, A. A., Poel, J. J. v. d., Vereijken, A., Visker, M. H. P. W. & Bovenhuis, H. (2017). Genome-wide association study identifies major effect on natural antibodies in chickens.
- Bergman, B. C., Cornier, M.-A., Horton, T. J., Bessesen, D. H. & Eckel, R. H. (2008). Skeletal muscle munc18c and syntaxin 4 in human obesity. *Nutrition & Metabolism* 5: 21-21.
- Bergman, D., Halje, M., Nordin, M. & Engström, W. (2013). Insulin-Like Growth Factor 2 in Development and Disease: A Mini-Review. *Gerontology* 59(3): 240-249.
- Burns, B. M., Reid, D. J. & Taylor, J. F. (1997). An evaluation of growth and adaptive traits of different cattle genotypes in a subtropical environment. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 37(4): 399-405.
- Cacabelos, R., Torrellas, C., Fern, L., Novoa, L., pez-Mu, F. (2016). Histamine and Immune Biomarkers in CNS Disorders. *Mediators of Inflammation* 2016: 10.
- Čepica, S., Zambonelli, P., Weisz, F., Bigi, M., Knoll, A., Vykoukalová, Z., Masopust, M., Gallo, M., Buttazzoni, L. & Davoli, R. (2013). Association mapping of quantitative trait loci for carcass and meat quality traits at the central part of chromosome 2 in Italian Large White pigs. *Meat Science* 95(2): 368-375.
- Chen, C.-F., Gourichon, D., Huang, N.-Z., Lee, Y.-P., Bordas, A. & Tixier-Boichard, M. (2009). Performance comparison of dwarf laying hens segregating for the naked neck gene in temperate and subtropical environments. *Genetics Selection Evolution* 41(1): 1-11.
- Chen, W.-M. & Abecasis, Gonçalo R. (2007). Family-Based Association Tests for Genomewide Association Scans. *American Journal of Human Genetics* 81(5): 913-926.

- Cho, H., Yang, Y. D., Lee, J., Lee, B., Kim, T., Jang, Y., Back, S. K., Na, H. S., Harfe, B. D., Wang, F., Raouf, R., Wood, J. N. & Oh, U. (2012). The calcium-activated chloride channel anoctamin 1 acts as a heat sensor in nociceptive neurons. *Nat Neurosci* 15(7): 1015-1021.
- Choi, I., Steibel, J., Bates, R., Raney, N., Rumph, J. & Ernst, C. (2011). Identification of Carcass and Meat Quality QTL in an F2 Duroc × Pietrain Pig Resource Population Using Different Least-Squares Analysis Models. *Frontiers in Genetics* 2(18).
- Crott, J. W. (2017). Effects of altered parental folate and one-carbon nutrient status on offspring growth and metabolism. *Molecular Aspects of Medicine* 53: 28-35.
- David, G., Grandinetti, K. B., Finnerty, P. M., Simpson, N., Chu, G. C. & DePinho, R. A. (2008). Specific requirement of the chromatin modifier mSin3B in cell cycle exit and cellular differentiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(11): 4168-4172.
- Davoli, R., Braglia, S., Valastro, V., Annarratone, C., Comella, M., Zambonelli, P., Nisi, I., Gallo, M., Buttazzoni, L. & Russo, V. (2012). Analysis of MC4R polymorphism in Italian Large White and Italian Duroc pigs: Association with carcass traits. *Meat Science* 90(4): 887-892.
- de Koning, D. J., Rattink, A. P., Harlizius, B., Groenen, M. A., Brascamp, E. W. & van Arendonk, J. A. (2001). Detection and characterization of quantitative trait loci for growth and reproduction traits in pigs. *Livest Prod Sci* 72.
- Demeure, O., Duclos, M. J., Bacciu, N., Le Mignon, G., Filangi, O., Pitel, F., Boland, A., Lagarrigue, S., Cogburn, L. A., Simon, J., Le Roy, P. & Le Bihan-Duval, E. (2013). Genome-wide interval mapping using SNPs identifies new QTL for growth, body composition and several physiological variables in an F2 intercross between fat and lean chicken lines. *Genetics Selection Evolution* 45(1): 36.
- Dov, A., Abramovitch, E., Warwar, N. & Nesher, R. (2008). Diminished Phosphodiesterase-8B Potentiates Biphasic Insulin Response to Glucose. *Endocrinology* 149(2): 741-748.
- Duan, Y.-Y., Ma, J.-W., Yuan, F., Huang, L.-B., Yang, K.-X., Xie, J.-P., Wu, G.-Z. & Huang, L.-S. (2009). Genome-wide identification of quantitative trait loci for pork temperature, pH decline, and glycolytic potential in a large-scale White Duroc × Chinese Erhualian resource population. *Journal of Animal Science* 87(1): 9-16.
- Dubern, B., Clément, K., Pelloux, V., Froguel, P., Girardet, J.-P., Guy-Grand, B. & Tounian, P. (2001). Mutational analysis of melanocortin-4 receptor, agouti-related protein, and α -melanocyte-stimulating hormone genes in severely obese children. *The Journal of Pediatrics* 139(2): 204-209.
- Edwards, D. B., Ernst, C. W., Raney, N. E., Doumit, M. E., Hoge, M. D. & Bates, R. O. (2008). Quantitative trait locus mapping in an F2 Duroc × Pietrain resource population: II. Carcass and meat quality traits. *J Anim Sci* 86.
- Elsen, J. M., Mangin, B., Goffinet, B., Boichard, D. & Le Roy, P. (1999). Alternative models for QTL detection in livestock. I. General introduction. *Genet Sel Evol* 31.
- Eusebi, P. G., González-Prendes, R., Quintanilla, R., Tibau, J., Cardoso, T. F., Clop, A. & Amills, M. (2017). A genome-wide association analysis for carcass traits in a commercial Duroc pig population. *Animal Genetics*: n/a-n/a.
- Fan, B., Lkhagvadorj, S., Cai, W., Young, J., Smith, R. M., Dekkers, J. C. M., Huff-Lonergan, E., Lonergan, S. M. & Rothschild, M. F. (2010). Identification of genetic markers associated with residual feed intake and meat quality traits in the pig. *Meat Science* 84(4): 645-650.
- Fan, B., Onteru, S. K., Plastow, G. S. & Rothschild, M. F. (2009). Detailed characterization of the porcine MC4R gene in relation to fatness and growth. *Animal Genetics* 40(4): 401-409.
- Fan, Y., Li, X., Zhang, Y., Fan, X., Zhang, N., Zheng, H., Song, Y., Shen, C., Shen, J., Ren, F. & Yang, J. (2016). Genetic Variants of TPCN2 Associated with Type 2 Diabetes Risk in the Chinese Population. *PLoS ONE* 11(2): e0149614.
- Fausther, M. & Sévigny, J. (2011). Les nucléosides et nucléotides extracellulaires régulent les fonctions hépatiques par le biais d'un système complexe de protéines membranaires. *Comptes Rendus Biologies* 334(2): 100-117.
- Fisher, J. S., Ju, J.-S., Oppelt, P. J., Smith, J. L., Suzuki, A. & Esumi, H. (2005). Muscle contractions, AICAR, and insulin cause phosphorylation of an AMPK-related kinase. *American journal of physiology. Endocrinology and metabolism* 289(6): E986-E992.

- Fontanesi, L., Schiavo, G., Galimberti, G., Calò, D. G. & Russo, V. (2014). A genomewide association study for average daily gain in Italian Large White pigs1. *Journal of Animal Science* 92(4).
- Fontanesi, L., Speroni, C., Buttazzoni, L., Scotti, E., Dall'Olio, S., Nanni Costa, L., Davoli, R. & Russo, V. (2010). The insulin-like growth factor 2 (IGF2) gene intron3-g.3072G>A polymorphism is not the only Sus scrofa chromosome 2p mutation affecting meat production and carcass traits in pigs: Evidence from the effects of a cathepsin D (CTSD) gene polymorphism1. *Journal of Animal Science* 88(7): 2235-2245.
- Fu, A., Eberhard, C. E. & Sreaton, R. A. (2013). Role of AMPK in pancreatic beta cell function. *Molecular and Cellular Endocrinology* 366(2): 127-134.
- GIEC (2014). Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer]. Genève, Suisse. *GIEC*: 161.
- Goll, D. E., Thompson, V. F., Taylor, R. G. & Ouali, A. (1998). The calpain system and skeletal muscle growth. *Canadian Journal of Animal Science* 78(4): 503-512.
- Gourdine, J. L., Cyrille, M. & Renaudeau, D. (2010). Thermoregulatory response and relationships with performance of Large White growing pigs reared in tropical humid climate. . In *International Symposium on Sustainable Animal Production in the Tropics: Farming in a Changing World*, Vol. 1, 380-381 (Ed C. U. press). Guadeloupe: British Society of Animal Science.
- Grandone, A., Perrone, L., Cirillo, G., Di Sessa, A., Corona, A. M., Amato, A., Cresta, N., Romano, T. & Miraglia del Giudice, E. (2012). Impact of phosphodiesterase 8B gene rs4704397 variation on thyroid homeostasis in childhood obesity. *European Journal of Endocrinology* 166(2): 255-260.
- Gu, X., Feng, C., Ma, L., Song, C., Wang, Y., Da, Y., Li, H., Chen, K., Ye, S., Ge, C., Hu, X. & Li, N. (2011). Genome-Wide Association Study of Body Weight in Chicken F2 Resource Population. *PLoS ONE* 6(7): e21872.
- Han, J., Kraft, P., Nan, H., Guo, Q., Chen, C., Qureshi, A., Hankinson, S. E., Hu, F. B., Duffy, D. L., Zhao, Z. Z., Martin, N. G., Montgomery, G. W., Hayward, N. K., Thomas, G., Hoover, R. N., Chanock, S. & Hunter, D. J. (2008). A Genome-Wide Association Study Identifies Novel Alleles Associated with Hair Color and Skin Pigmentation. *PLoS Genetics* 4(5): e1000074.
- Hanotte, O., Ronin, Y., Agaba, M., Nilsson, P., Gelhaus, A., Horstmann, R., Sugimoto, Y., Kemp, S., Gibson, J., Korol, A., Soller, M. & Teale, A. (2003). Mapping of quantitative trait loci controlling trypanotolerance in a cross of tolerant West African N'Dama and susceptible East African Boran cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100(13): 7443-7448.
- Hellsten, S. V., Eriksson, M. M., Lekholm, E., Arapi, V., Perland, E. & Fredriksson, R. (2017). The gene expression of the neuronal protein, SLC38A9, changes in mouse brain after in vivo starvation and high-fat diet. *PLoS ONE* 12(2): e0172917.
- Hernández-Sánchez, J., Visscher, P., Plastow, G. & Haley, C. (2003). Candidate Gene Analysis for Quantitative Traits Using the Transmission Disequilibrium Test: The Example of the Melanocortin 4-Receptor in Pigs. *Genetics* 164(2): 637-644.
- Horikawa, Y., Oda, N., Cox, N. J., Li, X., Orho-Melander, M., Hara, M., Hinokio, Y., Lindner, T. H., Mashima, H., Schwarz, P. E. H., del Bosque-Plata, L., Horikawa, Y., Oda, Y., Yoshiuchi, I., Colilla, S., Polonsky, K. S., Wei, S., Concannon, P., Iwasaki, N., Schulze, J., Baier, L. J., Bogardus, C., Groop, L., Boerwinkle, E., Hanis, C. L. & Bell, G. I. (2000). Genetic variation in the gene encoding calpain-10 is associated with type 2 diabetes mellitus. *Nat Genet* 26(2): 163-175.
- Iliou, M. S., Kotantaki, P., Karamitros, D., Spella, M., Taraviras, S. & Lygerou, Z. (2013). Reduced Geminin levels promote cellular senescence. *Mechanisms of Ageing and Development* 134(1-2): 10-23.
- Inazuka, F., Sugiyama, N., Tomita, M., Abe, T., Shioi, G. & Esumi, H. (2012). Muscle-specific Knock-out of NUA Family SNF1-like Kinase 1 (NUAK1) Prevents High Fat Diet-induced Glucose Intolerance. *The Journal of Biological Chemistry* 287(20): 16379-16389.
- Jäger, J., Greiner, V., Strzoda, D., Seibert, O., Niopek, K., Sijmonsma, T. P., Schäfer, M., Jones, A., De Guia, R., Martignoni, M., Dallinga-Thie, G. M., Diaz, M. B., Hofmann, T. G. & Herzig, S.

- (2014). Hepatic transforming growth factor- β 1 stimulated clone-22 D1 controls systemic cholesterol metabolism. *Molecular Metabolism* 3(2): 155-166.
- Jeon, J. T., Carlborg, O., Tornsten, A., Giuffra, E., Amarger, V., Chardon, P., Andersson-Eklund, L., Andersson, K., Hansson, I., Lundstrom, K. & Andersson, L. (1999). A paternally expressed QTL affecting skeletal and cardiac muscle mass in pigs maps to the IGF2 locus. *Nat Genet* 21.
- Kanis, E., van den Belt, H., Groen, A. F., Schakel, J. & de Greef, K. H. (2004). Breeding for improved welfare in pigs: a conceptual framework and its use in practice. *Animal Science* 78: 315-329.
- Karamitros, D., Kotantaki, P., Lygerou, Z., Veiga-Fernandes, H., Pachnis, V., Kioussis, D. & Taraviras, S. (2010). Life without Geminin. *Cell Cycle* 9(16): 3181-3185.
- Kim, K. S., Lee, J. J., Shin, H. Y., Choi, B. H., Lee, C. K., Kim, J. J., Cho, B. W. & Kim, T. H. (2006). Association of melanocortin 4 receptor (MC4R) and high mobility group AT-hook 1 (HMGA1) polymorphisms with pig growth and fat deposition traits. *Animal Genetics* 37(4): 419-421.
- Kim, K. S., Seibert, J. T., Keating, A. F., Ross, J. W. & Rothschild, F. M. (2015). Genome-wide association analyses of biological responses to heat stress in pigs. In *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. AS 661, ASL R3029 (Ed A. I. Reports). IOWA: Iowa State University
- Kim, S. K., Larsen, N., Short, T., Plastow, G. & Rothschild, F. M. (2000). A missense variant of the porcine melanocortin-4 receptor (MC4R) gene is associated with fatness, growth, and feed intake traits. *Mammalian Genome* 11(2): 131-135.
- Kong, X., Zhang, X., Xing, X., Zhang, B., Hong, J. & Yang, W. (2015). The Association of Type 2 Diabetes Loci Identified in Genome-Wide Association Studies with Metabolic Syndrome and Its Components in a Chinese Population with Type 2 Diabetes. *PLoS ONE* 10(11): e0143607.
- Kothari, V., Galdo, J. A. & Mathews, S. T. (2016). Hypoglycemic agents and potential anti-inflammatory activity. *Journal of Inflammation Research* 9: 27-38.
- Kuhlmann, K., Tschapek, A., Wiese, H., Eisenacher, M., Meyer, H. E., Hatt, H. H., Oeljeklaus, S. & Warscheid, B. (2014). The Membrane Proteome of Sensory Cilia to the Depth of Olfactory Receptors. *Molecular & Cellular Proteomics : MCP* 13(7): 1828-1843.
- Lear, P. V., González-Touceda, D., Porteiro Couto, B., Viaño, P., Guymer, V., Remzova, E., Tunn, R., Chalasani, A., García-Caballero, T., Hargreaves, I. P., Tynan, P. W., Christian, H. C., Nogueiras, R., Parrington, J. & Diéguez, C. (2015). Absence of Intracellular Ion Channels TPC1 and TPC2 Leads to Mature-Onset Obesity in Male Mice, Due to Impaired Lipid Availability for Thermogenesis in Brown Adipose Tissue. *Endocrinology* 156(3): 975-986.
- Leopold, J. A. (2015). Vascular calcification: Mechanisms of vascular smooth muscle cell calcification. *Trends in Cardiovascular Medicine* 25(4): 267-274.
- Lewis, C. R. G. & Bunter, K. L. (2011). Effects of seasonality and ambient temperature on genetic parameters for production and reproductive traits in pigs. *Animal Production Science* 51(7): 615-626.
- Li, X.-F. & Lytton, J. (2014). An Essential Role for the K(+)-dependent Na(+)/Ca(2+)-exchanger, NCKX4, in Melanocortin-4-receptor-dependent Satiety. *The Journal of Biological Chemistry* 289(37): 25445-25459.
- Libertini, S. J., Tepper, C. G., Rodriguez, V., Asmuth, D. M., Kung, H.-J. & Mudryj, M. (2007). Evidence for Calpain-Mediated Androgen Receptor Cleavage as a Mechanism for Androgen Independence. *Cancer Research* 67(19): 9001-9005.
- Lin, P.-H., Duann, P., Komazaki, S., Park, K. H., Li, H., Sun, M., Sermersheim, M., Gumper, K., Parrington, J., Galione, A., Evans, A. M., Zhu, M. X. & Ma, J. (2015). Lysosomal Two-pore Channel Subtype 2 (TPC2) Regulates Skeletal Muscle Autophagic Signaling. *The Journal of Biological Chemistry* 290(6): 3377-3389.
- Liu, R., Sun, Y., Zhao, G., Wang, F., Wu, D., Zheng, M., Chen, J., Zhang, L., Hu, Y. & Wen, J. (2013). Genome-Wide Association Study Identifies Loci and Candidate Genes for Body Composition and Meat Quality Traits in Beijing-You Chickens. *PLoS ONE* 8(4): e61172.
- López-Díez, R., Shekhtman, A., Ramasamy, R. & Schmidt, A. M. (2016). Cellular mechanisms and consequences of glycation in atherosclerosis and obesity. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular Basis of Disease* 1862(12): 2244-2252.

- Loyau, T., Rose, R., Gilbert, H., Renaudeau, D., Giorgi, M., Billon, Y., Riquet, J. & Gourdine, J. L. (2017). Climat tempéré vs tropical: Étude des paramètres génétiques, des caractères de production et d'adaptation à la chaleur chez le porc en croissance. *Journées de la Recherche Porcine* 49: 19-24.
- Lubrano-Berthelier, C., Cavazos, M., Dubern, B., Shapiro, A., Stunff, C., Zhang, S., Picart, F., Govaerts, C., Froguel, P., Bougnères, P., Clement, K. & Vaisse, C. (2003). Molecular Genetics of Human Obesity-Associated MC4R Mutations. *Annals of the New York Academy of Sciences* 994(1): 49-57.
- Mahajan, V. B., Skeie, J. M., Bassuk, A. G., Fingert, J. H., Braun, T. A., Daggett, H. T., Folk, J. C., Sheffield, V. C. & Stone, E. M. (2012). Calpain-5 Mutations Cause Autoimmune Uveitis, Retinal Neovascularization, and Photoreceptor Degeneration. *PLoS Genetics* 8(10): e1003001.
- Mandonnet, N., Tillard, E., Faye, B., Collin, A., Gourdine, J. L., Naves, M., Bastianelli, D., Tixier-Boichard, M. & Renaudeau, D. (2011). Adaptation des animaux d'élevage aux multiples contraintes des régions chaudes. *INRA Productions Animales* 24(1): 41-64.
- Menéndez-Buxadera, A., Molina, A., Arrebola, F., Clemente, I. & Serradilla, J. M. (2012). Genetic variation of adaptation to heat stress in two Spanish dairy goat breeds. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 129(4): 306-315.
- Milenkovic, V. M., Brockmann, M., Stöhr, H., Weber, B. H. F. & Strauss, O. (2010). Evolution and functional divergence of the anoctamin family of membrane proteins. *BMC Evolutionary Biology* 10: 319-319.
- Mohammad, S. S., Lau, C., Burke, C., McCallum, N. & Robertson, T. (2014). Giant axonal neuropathy diagnosed on skin biopsy. *Journal of Clinical Neuroscience* 21(5): 865-867.
- Moioli, B., Scatà, M. C., De Matteis, G., Annicchiarico, G., Catillo, G. & Napolitano, F. (2013). The ACACA gene is a potential candidate gene for fat content in sheep milk. *Animal Genetics* 44(5): 601-603.
- Mote, B. E. & Rothschild, M. F. (2006). SNP detection and linkage mapping for pig genes involved in growth. *Animal Genetics* 37(3): 295-296.
- Murayama, A., Fukai, F. & Murachi, T. (1984). Action of Calpain on the Basic Estrogen Receptor Molecule of Porcine Uterus. *The Journal of Biochemistry* 95(6): 1697-1704.
- Muta, K., Morgan, D. A. & Rahmouni, K. (2015). The Role of Hypothalamic mTORC1 Signaling in Insulin Regulation of Food Intake, Body Weight, and Sympathetic Nerve Activity in Male Mice. *Endocrinology* 156(4): 1398-1407.
- Ndiaye, F. K., Ortalli, A., Canouil, M., Huyvaert, M., Salazar-Cardozo, C., Lecoœur, C., Verbanck, M., Pawlowski, V., Boutry, R., Durand, E., Rabearivelo, I., Sand, O., Marselli, L., Kerr-Conte, J., Chandra, V., Scharfmann, R., Poulain-Godefroy, O., Marchetti, P., Pattou, F., Abderrahmani, A., Froguel, P. & Bonnefond, A. (2017). Expression and functional assessment of candidate type 2 diabetes susceptibility genes identify four new genes contributing to human insulin secretion. *Molecular Metabolism*.
- Okuwaki, M., Kato, K. & Nagata, K. (2010). Functional characterization of human nucleosome assembly protein 1-like proteins as histone chaperones. *Genes to Cells* 15(1): 13-27.
- Olson, T. A., Hammond, A. C. & Chase, Jr. (2003). Evidence of a major gene influencing hair length and heat tolerance in Bos Taurus cattle. *Journal of Animal Science* 81: 80-90.
- Onteru, S. K., Gorbach, D. M., Young, J. M., Garrick, D. J., Dekkers, J. C. M. & Rothschild, M. F. (2013). Whole Genome Association Studies of Residual Feed Intake and Related Traits in the Pig. *PLoS ONE* 8(6): e61756.
- Pann-Ghill, S., It, sup, gt, Jae-II, P., Lucia, M., Lucio, C., Joanna, C. P., Matilda, K., Kiyoko, F., Tohru, K., Sanguk, Y., amp & Sung Ho, R. (2008). Multiple roles of phosphoinositide-specific phospholipase C isozymes. *BMB Rep.* 41(6): 415-434.
- Pant, S. D., You, Q., Schenkel, L. C., Voort, G. V., Schenkel, F. S., Wilton, J., Cain, L. & Karrow, N. A. (2016). A genome-wide association study to identify chromosomal regions influencing ovine cortisol response. *Livestock Science* 187: 40-47.
- Papaleo Mazzucco, J., Goszczynski, D. E., Ripoli, M. V., Melucci, L. M., Pardo, A. M., Colatto, E., Rogberg-Muñoz, A., Mezzadra, C. A., Depetris, G. J., Giovambattista, G. & Villarreal, E. L. (2016). Growth, carcass and meat quality traits in beef from Angus, Hereford and cross-breed

- grazing steers, and their association with SNPs in genes related to fat deposition metabolism. *Meat Science* 114: 121-129.
- Park, H. B., Carlborg, Ö., Marklund, S. & Andersson, L. (2002). Melanocortin-4 receptor (MC4R) genotypes have no major effect on fatness in a Large White × Wild Boar intercross. *Animal Genetics* 33(2): 155-157.
- Pearce, S. C., Sanz-Fernandez, M. V., Hollis, J. H., Baumgard, L. H. & Gabler, N. K. (2014). Short-term exposure to heat stress attenuates appetite and intestinal integrity in growing pigs. *Journal of Animal Science* 92(12): 5444-5454.
- Pelletier, S. (2016). SCYL pseudokinases in neuronal function and survival. *Neural Regeneration Research* 11(1): 42-44.
- Piórkowska, K., Tyra, M., Rogoz, M., Ropka-Molik, K., Oczkiewicz, M. & Różycki, M. (2010). Association of the melanocortin-4 receptor (MC4R) with feed intake, growth, fatness and carcass composition in pigs raised in Poland. *Meat Science* 85(2): 297-301.
- Postic, C., Shiota, M., Niswender, K. D., Jetton, T. L., Chen, Y., Moates, J. M., Shelton, K. D., Lindner, J., Cherrington, A. D. & Magnuson, M. A. (1999). Dual Roles for Glucokinase in Glucose Homeostasis as Determined by Liver and Pancreatic β Cell-specific Gene Knock-outs Using Cre Recombinase. *Journal of Biological Chemistry* 274(1): 305-315.
- Pyo, J.-O., Yoo, S.-M. & Jung, Y.-K. (2013). The Interplay between Autophagy and Aging. *Diabetes & Metabolism Journal* 37(5): 333-339.
- Quiniou, N., Renaudeau, D., Collin, A. & Noblet, J. (2000). Effets de l'exposition au chaud sur les caractéristiques de la prise alimentaire du porc à différents stades physiologiques. *INRA Production Animales* 13(4): 233-245.
- Ramos, A. M., Crooijmans, R. P. M. A., Affara, N. A., Amaral, A. J., Archibald, A. L., Beever, J. E., Bendixen, C., Churcher, C., Clark, R., Dehais, P., Hansen, M. S., Hedegaard, J., Hu, Z.-L., Kerstens, H. H., Law, A. S., Megens, H.-J., Milan, D., Nonneman, D. J., Rohrer, G. A., Rothschild, M. F., Smith, T. P. L., Schnabel, R. D., Van Tassell, C. P., Taylor, J. F., Wiedmann, R. T., Schook, L. B. & Groenen, M. A. M. (2009). Design of a High Density SNP Genotyping Assay in the Pig Using SNPs Identified and Characterized by Next Generation Sequencing Technology. *PLoS ONE* 4(8): e6524.
- Reiner, G., Kliemt, D., Willems, H., Berge, T., Fischer, R., Köhler, F., Hepp, S., Hertrampf, B., Dauschies, A., Geldermann, H., Mackenstedt, U. & Zahner, H. (2007). Mapping of quantitative trait loci affecting resistance/susceptibility to *Sarcocystis miescheriana* in swine. *Genomics* 89(5): 638-646.
- Renaudeau, D., Gourdière, J. L. & St-Pierre, N. R. (2011). A meta-analysis of the effects of high ambient temperature on growth performance of growing-finishing pigs. *Journal of Animal Science* 92(7): 2220-2230.
- Renaudeau, D., Silou, F., Giorgi, M. & Weisbecker, J. L. (2005). A comparison of growth performance and feeding behaviour in Creole and large white piglets: preliminary results. *Archivos de Zootecnia* 54: 471-476.
- Rinaldo, D., Le Dividich, J. & Noblet, J. (2000). Adverse effects of tropical climate on voluntary feed intake and performance of growing pigs. *Livestock Production Science* 66: 223-234.
- Ros-Freixedes, R., Gol, S., Pena, R. N., Tor, M., Ibáñez-Escriche, N., Dekkers, J. C. M. & Estany, J. (2016). Genome-Wide Association Study Singles Out SCD and LEPR as the Two Main Loci Influencing Intramuscular Fat Content and Fatty Acid Composition in Duroc Pigs. *PLoS ONE* 11(3): e0152496.
- Rose, R., Gilbert, H., Renaudeau, D., Giorgi, M., Billon, Y., Ferchaud, S., Riquet, J. & Gourdière, J.-L. (2016). Interactions génotype x environnement (climat tempéré vs. tropical) sur les caractères de production et de thermorégulation chez le porc en croissance. *Journées Recherche Porcine* 48: 257-262.
- Russell, R. C., Yuan, H.-X. & Guan, K.-L. (2014). Autophagy regulation by nutrient signaling. *Cell Res* 24(1): 42-57.
- Salajpal, K., Đikić, M., Karoly, D., Šurina, J., Mataković, M. & Liker, B. (2007). Polymorphism on physiological stress response in pigs. *Poljoprivreda* 13(1): 46-50.
- Saxena, S. & Dutta, A. (2005). Geminin-Cdt1 balance is critical for genetic stability. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis* 569(1-2): 111-121.

- St-Pierre, N. R., Cobanov, B. & Schnitkey, G. (2003). Economic losses from heat stress by US Livestock Industries. *Journal of Dairy Science* 86(E.Suppl.): E52-E77.
- Stachowiak, M., Nowacka-Wozzuk, J., Szydlowski, M. & Switonski, M. (2013). The ACACA and SREBF1 genes are promising markers for pig carcass and performance traits, but not for fatty acid content in the longissimus dorsi muscle and adipose tissue. *Meat Science* 95(1): 64-71.
- Stanford, K. I., Middelbeek, R. J. W., Townsend, K. L., An, D., Nygaard, E. B., Hitchcox, K. M., Markan, K. R., Nakano, K., Hirshman, M. F., Tseng, Y.-H. & Goodyear, L. J. (2013). Brown adipose tissue regulates glucose homeostasis and insulin sensitivity. *The Journal of Clinical Investigation* 123(1): 215-223.
- Stumvoll, M., Fritsche, A., Madaus, A., Stefan, N., Weisser, M., Machicao, F. & Häring, H. (2001). Functional Significance of the UCSNP-43 Polymorphism in the CAPN10 Gene for Proinsulin Processing and Insulin Secretion in Nondiabetic Germans. *Diabetes* 50(9): 2161-2163.
- Styrkarsdottir, U., Halldorsson, B. V., Gretarsdottir, S., Gudbjartsson, D. F., Walters, G. B., Ingvarsson, T., Jonsdottir, T., Saemundsdottir, J., Snorraddottir, S., Center, J. R., Nguyen, T. V., Alexandersen, P., Gulcher, J. R., Eisman, J. A., Christiansen, C., Sigurdsson, G., Kong, A., Thorsteinsdottir, U. & Stefansson, K. (2009). New sequence variants associated with bone mineral density. *Nat Genet* 41(1): 15-17.
- Sung, H., Camargo, M. C., Yu, K., Weinstein, S. J., Morgan, D. R., Albanes, D. & Rabkin, C. S. (2015). Association of 4p14 TLR locus with antibodies to Helicobacter pylori. *Genes and immunity* 16(8): 567-570.
- Tribout, T., Mercat, M.-J., Le Roy, P., Bouffaud, M. & Barret, J. (2005). Estimation dans des population porcines françaises de l'effet du génotype MC4R sur les performances de quelques caractères de croissance, de composition de la carcasse et de la qualité de la viande. *Techni-porc* 28(3): 11-16.
- Trivellin, G. & Korbonits, M. (2011). AIP and its interacting partners. *Journal of Endocrinology* 210(2): 137-155.
- Tsai, L.-C. L. & Beavo, J. A. (2011). The roles of cyclic nucleotide phosphodiesterases (PDEs) in steroidogenesis. *Current opinion in pharmacology* 11(6): 670-675.
- Tsaih, S.-W., Holl, K., Jia, S., Kaldunski, M., Tschannen, M., He, H., Andrae, J. W., Li, S.-H., Stoddard, A., Wiederhold, A., Parrington, J., Ruas da Silva, M., Galione, A., Meigs, J., Meta-Analyses of, G., Insulin-Related Traits Consortium, I., Hoffmann, R. G., Simpson, P., Jacob, H., Hessner, M. & Solberg Woods, L. C. (2014). Identification of a Novel Gene for Diabetic Traits in Rats, Mice, and Humans. *Genetics* 198(1): 17-29.
- Tseng, L. T.-L., Lin, C.-L., Tzen, K.-Y., Chang, S. C. & Chang, M.-F. (2013). LMBD1 Protein Serves as a Specific Adaptor for Insulin Receptor Internalization. *The Journal of Biological Chemistry* 288(45): 32424-32432.
- Uebele, V. N., Gotter, A. L., Nuss, C. E., Kraus, R. L., Doran, S. M., Garson, S. L., Reiss, D. R., Li, Y., Barrow, J. C., Reger, T. S., Yang, Z.-Q., Ballard, J. E., Tang, C., Metzger, J. M., Wang, S.-P., Koblan, K. S. & Renger, J. J. (2009). Antagonism of T-type calcium channels inhibits high-fat diet-induced weight gain in mice. *The Journal of Clinical Investigation* 119(6): 1659-1667.
- Van den Maagdenberg, K., Stinckens, A., Claeys, E., Seynaeve, M., Clinquart, A., Georges, M., Buys, N. & De Smet, S. (2007). The Asp298Asn missense mutation in the porcine melanocortin-4 receptor (MC4R) gene can be used to affect growth and carcass traits without an effect on meat quality. *Animal* 1(8): 1089-1098.
- Van Goor, A., Ashwell, C. M., Persia, M. E., Rothschild, M. F., Schmidt, C. J. & Lamont, S. J. (2016). Quantitative trait loci identified for blood chemistry components of an advanced intercross line of chickens under heat stress. *BMC Genomics* 17(1): 287.
- Van Laere, A. S., Nguyen, M., Braunschweig, M., Nezer, C., Collette, C., Moreau, L., Archibald, A. L., Haley, C. S., Buys, N., Tally, M., Andersson, G., Georges, M. & Andersson, L. (2003). A regulatory mutation in IGF2 causes a major QTL effect on muscle growth in the pig. *Nature* 425.
- Velichko, A. K., Petrova, N. V., Razin, S. V. & Kantidze, O. L. (2015). Mechanism of heat stress-induced cellular senescence elucidates the exclusive vulnerability of early S-phase cells to mild genotoxic stress. *Nucleic Acids Research* 43(13): 6309-6320.

- Villanueva, E. C., Münzberg, H., Cota, D., Leshan, R. L., Kopp, K., Ishida-Takahashi, R., Jones, J. C., Fingar, D. C., Seeley, R. J. & Myers, J. M. G. (2009). Complex Regulation of Mammalian Target of Rapamycin Complex 1 in the Basomedial Hypothalamus by Leptin and Nutritional Status. *Endocrinology* 150(10): 4541-4551.
- Wang, L., Xu, L., Liu, X., Zhang, T., Li, N. & Zhang, Y. (2015). Copy number variation-based genome wide association study reveals additional variants contributing to meat quality in Swine. *Sci Rep* 5.
- White, S. N., Casas, E., Wheeler, T. L., Shackelford, S. D., Koohmaraie, M., Riley, D. G., Chase, C. C., Johnson, D. D., Keele, J. W. & Smith, T. P. L. (2005). A new single nucleotide polymorphism in CAPN1 extends the current tenderness marker test to include cattle of *Bos indicus*, *Bos taurus*, and crossbred descent¹. *Journal of Animal Science* 83(9): 2001-2008.
- Yahav, S., Luger, D., Cahaner, A., Dotan, M., Rusal, M. & Hurwitz, S. (1998). Thermoregulation in naked neck chickens subjected to different ambient temperatures. *Br Poult Sci.* 39(1): 133-138.
- Yang, C., Coker, K. J., Kim, J. K., Mora, S., Thurmond, D. C., Davis, A. C., Yang, B., Williamson, R. A., Shulman, G. I. & Pessin, J. E. (2001). Syntaxin 4 heterozygous knockout mice develop muscle insulin resistance. *Journal of Clinical Investigation* 107(10): 1311-1318.
- Yang, J., Lu, X., Hou, X., Wang, H., Shi, C., Wang, G., Wu, S. & Gao, A. (2016). Feed restriction alters lipogenic and adipokine gene expression in visceral and subcutaneous fat depots in lamb. *Livestock Science* 188: 48-54.
- Yi, D., Hou, Y., Tan, L., Liao, M., Xie, J., Wang, L., Ding, B., Yang, Y. & Gong, J. (2016). N-acetylcysteine improves the growth performance and intestinal function in the heat-stressed broilers. *Animal Feed Science and Technology* 220: 83-92.
- Yuan, J., Wang, K., Yi, G., Ma, M., Dou, T., Sun, C., Qu, L.-J., Shen, M., Qu, L. & Yang, N. (2015). Genome-wide association studies for feed intake and efficiency in two laying periods of chickens. *Genetics Selection Evolution* 47(1): 82.
- Zaleska, M., Fogl, C., Kho, A. L., Ababou, A., Ehler, E. & Pfuhl, M. (2015). The Cardiac Stress Response Factor Msl Can Bind to DNA and Has a Function in the Nucleus. *PLoS ONE* 10(12): e0144614.
- Zhang, J., Chen, J. H., Liu, X. D., Wang, H. Y., Liu, X. L., Li, X. Y., Wu†, Z. F., Zhu, M. J. & Zhao, S. H. (2016). Genomewide association studies for hematological traits and T lymphocyte subpopulations in a Duroc × Erhualian F2 resource population¹. *Journal of Animal Science* 94(12): 5028-5041.
- Zhao, Q., Xiao, J., He, J., Zhang, X., Hong, J., Kong, X., Mills, K. T., Weng, J., Jia, W. & Yang, W. (2014). Cross-Sectional and Longitudinal Replication Analyses of Genome-Wide Association Loci of Type 2 Diabetes in Han Chinese. *PLoS ONE* 9(3): e91790.

Listes des tables et illustrations

Table 1. Description statistique des caractères étudiés en milieux tropical (TROP.) et tempéré (TEMP.)

Table 2. Régions de 3 Mb détectées par analyse d'association comme associées aux caractères de croissance, l'adiposité et la thermorégulation ($-\log(P\text{-value}) > 4$) sur le chromosome 1

Table 3. Régions de 3 Mb détectées par analyse d'association comme associées aux caractères de croissance, l'efficacité alimentaire, l'adiposité et la thermorégulation ($-\log(P\text{-value}) > 4$) sur le chromosome 2

Table 4. Effectif des animaux porteurs des mutations pour les gènes *MC4R* et *IGF2* dans le dispositif backcross

Table 5. Effet du génotype *MC4R* et *IGF2* (LSM) sur les caractères des backcross

Table 6. Modèles testés et retenus pour l'analyse des caractères

Table 7. Régions de 3 Mb détectées par analyse d'association comme associées aux caractères de croissance, l'ingestion, l'efficacité alimentaire, l'adiposité et la thermorégulation corrigés pour les effets des mutations *MC4R*^(a), *IGF2*^(b) ou *MC4R* et *IGF2* ^(ab) quand nécessaire ($-\log(P\text{-value}) > 4$)

Table 8. Régions de 20 Mb détectées par analyse de liaison comme associées aux caractères de croissance, ingestion, efficacité alimentaire, composition corporelle et thermorégulation corrigés pour les effets des mutations *MC4R*^(a), *IGF2*^(b) ou *MC4R* et *IGF2* ^(ab) quand nécessaire ($-\log(P\text{-value}) > 3$)

Figure 1. Projection des descendants backcross selon les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales (ACP) réalisée à partir des génotypes pour 2 000 marqueurs (SNP) distribués sur les autosomes

Figure 2. Représentation graphique des régions détectées avec les analyses d'association (a) et de liaison (b) pour l'ensemble des environnements

Table 1. Description statistique des caractères étudiés en milieux tropical (TROP.) et tempéré (TEMP.)

Caractères	Abr. ¹	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coef. de variation (%)	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coef. de variation (%)
		TROP.	TROP.	TROP.	TROP.	TEMP.	TEMP.	TEMP.	TEMP.
Croissance									
Poids vifs _{11 semaines} (kg)	PV ₁₁	589	20,9	4,6	22	559	31,3	4,2	13
Poids vifs _{23 semaines} (kg)	PV ₂₃	589	85,2	11,4	13	559	103,6	9,7	9
Gain moyen journalier _{11-23 semaines} (g/j)	GMQ	589	757	100	13	558	835	94	11
Ingestion et efficacité alimentaire									
Consommation moyenne journalière (kg/j)	CMJ	588	1,77	0,42	24	551	2,22	0,47	21
Indice de consommation (kg aliment / kg gain de poids)	IC	585	2,43	0,61	25	549	2,67	0,51	19
Consommation moyenne journalière résiduelle (g /j)	CMJR	588	-3	288	-	556	7	488	-
Adiposité									
Épaisseur de lard _{19 semaines} (mm)	ELD ₁₉	589	12,1	2,3	19	559	16,7	3,0	18
Épaisseur de lard _{23 semaines} (mm)	ELD ₂₃	588	15,6	3,0	19	557	20,7	3,7	18
Épaisseur de lard moyen (mm)	ELD	588	13,9	2,5	18	557	18,7	3,2	17
Moyenne relative du gain en épaisseur de lard	ELD _{gain}	588	0,30	0,19	63	557	0,25	0,15	60
Températures corporelles (°C)									
Température cutanée _{19 semaines}	TC ₁₉	589	36,11	0,80	2,22	559	35,08	0,89	2,54
Température cutanée _{23 semaines}	TC ₂₃	589	35,66	0,79	2,22	559	34,5	1,0	2,9
Moyenne des températures cutanées	TC	589	35,89	0,62	1,73	559	34,77	0,78	2,24
Température rectale _{19 semaines}	TR ₁₉	588	39,67	0,36	0,91	556	39,47	0,38	0,96
Température rectale _{21 semaines}	TR ₂₁	589	39,50	0,39	0,99	558	39,40	0,42	1,07
Température rectale _{23 semaines}	TR ₂₃	588	39,43	0,31	0,79	558	39,27	0,38	0,97
Moyenne des températures rectales	TR	587	39,53	0,26	0,66	554	39,38	0,26	0,66

¹Abréviation

Table 2. Régions de 3 Mb détectées par analyse d'association comme associées aux caractères de croissance, la adiposité et la thermorégulation ($-\log(P\text{-value}) > 4$) sur le chromosome 1

Caractère ¹	région	TROP. ²					TEMP. ⁴					Analyse conjointe ⁵				
		Début-fin intervalle (Kb)	Marqueur max p-value	-log (p-value)	Effet associé ³ (±erreur standard)	Effet en unité d'écart type ⁶	Début-fin intervalle (Kb)	Marqueur max p-value	-log (p-value)	Effet associé ³ (±erreur standard)	Effet en unité d'écart type ⁶	Début-fin intervalle (Kb)	Marqueur max p-value	-log (p-value)	Effet associé ³ (±erreur standard)	Effet en unité d'écart type ⁶
PV ₂₃	1						304,150 - 307,060	H3GA0055161	4,1	2,73(0,69)	0,28					
GMQ	1						304,150 - 307,060	H3GA0055161	4,1	31,1(7,8)	0,33					
ELD ₁₉	2	177,284 - 180,163	ASGA0004994 ASGA0004998 ALGA0006621 INRA0004955	4,9	-1,0(0,2)	-0,43										
ELD ₂₃	3										56,836 - 59,551	H3GA0001733	4,9	1,0(0,2)	0,24	
ELD	3										56,836 - 59,551	H3GA0001733	4,9	0,8(0,2)	0,22	
ELD	2	177,284 - 180,163	INRA0004954 INRA0004964 ASGA0084022 ALGA0108601 ALGA0006632 MARC0056620	4,6	-1,0(0,2)	-0,40										
TR ₂₁	2										176,700 - 179,677	ALGA0006599	4,0	-0,09(0,02)	-0,22	
TR ₂₃	4										250,684 - 253,666	CASI0009704	4,0	-0,09(0,02)	-0,25	
TR	2										176,700 - 179,677	ALGA0006599	4,3	-0,06(0,02)	-0,22	
TR	5										171,242 - 174,018	ALGA0006535	4,6	-0,07(0,02)	-0,26	

¹ Voir la table 1 pour les abréviations

² Climat tropical

³ Effet associé à l'allèle mineur au marqueur pour lequel la P -value est la plus élevée dans la région détectée, les unités des effets correspondent aux unités présentées dans la table 1

⁴ Climat tempéré

⁵ Analyse de données des 2 climats conjointement

⁶ Valeur de l'effet en unité d'écart type du caractère, correspondant à l'effet de l'allèle mineur / écart type du caractère

Table 3. Régions de 3 Mb détectées par analyse d'association comme associées aux caractères de croissance, l'efficacité alimentaire, l'adiposité et la thermorégulation ($-\log(P\text{-value}) > 4$) sur les 10 premiers Mb du chromosome 2

Caractère ¹	région	TROP. ²					TEMP. ⁴					Analyse conjointe ⁵				
		Début-fin intervalle (Kb)	Marqueur max P-value	$-\log(p\text{-value})$	Effet associé ³ (\pm erreur standard)	Effet en unité d'écart type ⁶	Début-fin intervalle (Kb)	Marqueur max P-value	$-\log(p\text{-value})$	Effet associé ³ (\pm erreur standard)	Effet en unité d'écart type ⁶	Début-fin intervalle (Kb)	Marqueur max P-value	$-\log(p\text{-value})$	Effet associé ³ (\pm erreur standard)	Effet en unité d'écart type ⁶
PV ₁₁	6										4,552 - 7,209	ALGA0112279	4,3	-1,06(0,26)	-0,16	
PV ₂₃	7										0,016 - 3,236	ASGA0097367	5,1	-3,15(0,71)	-0,46	
GMQ	7										0,016 - 3,236	ASGA0097367	5,9	-30,8(6,4)	-0,30	
IC	7										0,016 - 3,236	MARC0053324	5,0	0,15(0,03)	0,26	
IC	8										7,468 - 10,604	ASGA0008861	4,6	0,18(0,04)	0,32	
ELD ₁₉	7	0,016 - 3,236	ALGA0104042 MARC0053324	5,2	0,8(0,2)	0,35	0,016 - 3,236	ALGA0104042	9,8	1,8(0,3)	0,60	0,016 - 3,236	ALGA0104042	13,5	1,4(0,2)	0,40
ELD ₁₉	7	1,414-4,258	ASGA0102470	4,3	0,8(0,2)	0,35										
ELD ₁₉	6						4,552 - 7,209	ASGA0008585	5,5	0,8(0,1)	0,27	4,552 - 7,209	M1GA0025499	6,8	0,8(0,2)	0,26
ELD ₁₉	8						7,468 - 10,604	ASGA0008861	4,5	1,4(0,3)	0,47	7,468 - 10,604	ASGA0008861	4,9	1,0(0,2)	0,29
ELD ₂₃	7	0,016 - 3,236	ALGA0104042 MARC0053324	10,8	1,7(0,3)	0,57	0,016 - 3,236	ASGA0097367	9,5	2,0(0,3)	0,54	0,016 - 3,236	ALGA0104042	16,7	2,0(0,2)	0,48
ELD ₂₃	7	1,414-4,258	ASGA0102470	7,1	1,5(0,3)	0,50	1,414-4,258	H3GA0005627	4,4	1,1(0,2)	0,30	1,414-4,258	H3GA0005627	5,2	0,8(0,2)	0,19
ELD ₂₃	6	4,552 - 7,209	M1GA0002332	4,1	0,8(0,2)	0,27	4,552 - 7,209	ASGA0008626	6,4	1,1(0,20)	0,30	4,552 - 7,209	ASGA0008626	7,6	0,8(0,1)	0,19
ELD ₂₃	8						7,468 - 10,604	MARC0042845	4,6	-0,9(0,2)	-0,24	7,468 - 10,604	ASGA0008846	5,1	1,0(0,2)	0,24
ELD	7	0,016 - 3,236	ALGA0104042 MARC0053324	9,3	1,2(0,2)	0,48	0,016 - 3,236	ALGA0104042	9,8	1,9(0,3)	0,59	0,016 - 3,236	ALGA0104042	16,3	1,6(0,2)	0,43
ELD	7	1,414-4,258	ASGA0102470	6,6	1,1(0,2)	0,44	1,414-4,258	H3GA0005627	4,1	0,9(0,2)	0,28	1,414-4,258	H3GA0005627	4,2	0,6(0,1)	0,16
ELD	6						4,552-7,209	ASGA0008626	6,0	0,9(0,2)	0,28	4,552-7,209	M1GA0025499	7,4	0,9(0,2)	0,24
ELD	8	7,468 - 10,604	ASGA0008869	4,5	0,6(0,1)	0,24	7,468 - 10,604	MARC0042845	4,1	-0,7(0,2)	-0,22	7,468 - 10,604	MARC0042845	4,8	-0,5(0,1)	-0,14
TC ₁₉	6	4,552 - 7,209	H3GA0005800	4,6	-0,17(0,04)	-0,21										
TR ₂₃	7	0,016 - 3,236	MARC0033927	4,2	-0,07(0,02)	-0,23										

¹ Voir la table 1 pour les abréviations

² Climat tropical

³ Effet associé à l'allèle mineur au marqueur pour lequel la P -value est la plus élevée dans la région détectée, les unités des effets correspondent aux unités présentées dans la table 1

⁴ Climat tempéré

⁵ Analyse de données des 2 climats conjointement

⁶ Valeur de l'effet en unité d'écart type du caractère, correspondant à l'effet de l'allèle mineur / écart type du caractère

Table 4. Effectif des animaux porteurs des mutations pour les gènes *MC4R* et *IGF2* dans le dispositif backcross

	MC4R			IGF2		
	AA	AG	GG	AA	AG	GG
F0 CR	4	1	0	0	2	3
F1 LW x CR	9	1	0	3	7	0
F1 LW	11	20	20	51	0	0
BC	474	637	46	726	431	0

Table 5. Effet du génotype MC4R et IGF2 (LSM) sur les caractères des backcross¹.

Traits	MC4R			IGF2	
	G/G	A/G	A/A	A/G	A/A
PV₁₁	24,1 (6,6)	25,9 (6,9)	26,3 (6,8)	26,2 (6,7)	25,8 (6,9)
PV₂₃	90,6 (13,3)	93,1 (14,1)	96,0 (13,8)	92,9 (14,0)	95,0 (14,0)
GMQ	776,2 (98,3)	784,3 (103,5)	811,5 (103,8)	777,1 (105,1)	805,9 (102,3)
ELD₁₉	13,1 (2,6)	14,1 (3,6)	14,9 (3,4)	15,3 (3,8)	13,8 (3,2)
ELD₂₃	15,9 (3,5)	17,8 (4,2)	18,7 (4,2)	19,4 (4,5)	17,3 (3,8)
ELD	14,5 (2,9)	15,9 (3,8)	16,8 (3,7)	17,3 (4,0)	15,6 (3,4)
ELD_{gain}	0,2 (0,1)	0,3 (0,2)	0,3 (0,1)	0,3 (0,2)	0,3 (0,2)
CMJ	1,8 (0,3)	2,0 (0,5)	2,0 (0,5)	2,0 (0,6)	2,0 (0,5)
IC	2,5 (0,6)	2,6 (0,6)	2,5 (0,6)	2,6 (0,6)	2,5 (0,5)
CMJR	-1151 (209,8)	29,0 (417,2)	-22,5 (382,4)	59,7 (484,6)	-32,1 (331,9)
TC₁₉	35,5 (1,0)	35,6 (1,0)	35,6 (1,0)	35,5 (1,0)	35,7 (1,0)
TC₂₃	35,0 (1,1)	35,1 (1,1)	35,0 (1,1)	35,0 (1,0)	35,1 (1,1)
TC	35,3 (0,9)	35,4 (0,9)	35,3 (0,9)	35,2 (0,9)	35,4 (0,9)
TR₁₉	39,4 (0,4)	39,6 (0,4)	39,6 (0,4)	39,6 (0,4)	39,6 (0,4)
TR₂₁	39,3 (0,4)	39,4 (0,4)	39,5 (0,4)	39,5 (0,4)	39,4 (0,4)
TR₂₃	39,2 (0,4)	39,3 (0,4)	39,4 (0,3)	39,3 (0,4)	39,4 (0,4)
TR	39,3 (0,3)	39,4 (0,3)	39,5 (0,3)	39,5 (0,3)	39,5 (0,3)

¹ Dans les modèles sont pris en compte l'effet du sexe, de la bande, du père, du site de production et du poids.

Table 6. Modèles testés et retenus¹ pour l'analyse des caractères.

Traits	environnement	sexe	bande ²	période ³	PV ₁₁	PV ₁₉	PV ₂₁	PV ₂₃	MC4R ⁴	IGF2 ⁵
PV ₁₁	x	x	x						x	ns
PV ₂₃	x	x	x		x				x	x
GMQ	x	x	x		x				x	x
ELD ₁₉	x	x	x			x			x	x
ELD ₂₃	x	x	x					x	x	x
ELD	x	x	x			x			x	x
ELD _{gain}	x	x	x			ns			ns	x
CMJ	x	x	x	x	x				ns	x
IC	x	x	x	x	x				x	ns
CMJR	x	ns	ns						ns	x
TC ₁₉	x	ns	x			x			ns	x
TC ₂₃	x	ns	x					x	ns	ns
TC	x	ns	x			ns			ns	x
TR ₁₉	x	x	x			ns			x	x
TR ₂₁	x	x	x				ns		x	ns
TR ₂₃	x	x	x					ns	x	x
TR	x	x	x			ns			x	x

¹ Seuls les effets testés pour chaque caractère sont indiqués: x= effet retenu, ns= effet non significatif non retenu pour les détections de QTL ; ² bande intra-environnement ; ³ période de contrôle de l'ingestion pendant la croissance ; ⁴ effet du génotype (AA, AG, GG) pour le gène *MC4R* ; ⁵ effet de l'allèle transmis par le père (A ou G) pour le gène *IGF2*

GMQ	14	70,869-73,385	ASGA0010472	4,4	45,1(11,0)	0,45													
GMQ	15	74,172-76,351	MARC0028684	4,3	39,2(9,6)	0,39													
GMQ	16	83,473-86,139	MARC0031677	4,0	21,6(5,4)	0,22													
GMQ	17		ALGA0116099	4,0										161,857-162,154	ASGA0106410	5,9	-30,8(6,4)	-0,29	
CMJ	19	21,713-24,536	ASGA0009554	5,0	0,15(0,03)	0,36													
CMJ	20	24,976-28,349	ALGA0012634	5,0	-	-0,36													
CMJ ^{ab}	21	30,534-33,541	ALGA0012849	4,3	-	-0,26													
CMJ	12				0,11(0,03)									34,177-36,919	MARC0029083	4,4	-	-0,24	
CMJ	12	36,126-39,227	ALGA0013031	6,5	0,13(0,03)	0,31													
CMJ	22	48,920-51,615	ALGA0118294	4,4	0,13(0,03)	0,31													
CMJ	23	86,507-89,453	MARC0029784	5,4	0,19(0,04)	0,45													
ELD ₁₉ ^a	16						83,473-86,139	ALGA0014098	4,0	1,3(0,3)	0,43								
ELD ₁₉ ^{ab}	23	86,507-89,453	H3GA0007017	4,3	1,1(0,3)	0,48													
ELD ₁₉	24													145,694-149,151	DBWU0001071	4,4	-0,7(0,2)	-0,20	
ELD ₁₉	24													149,106-152,150	MARC0014750	4,5	-0,6(0,1)	-0,17	
ELD ₁₉ ^{ab}	25													153,342-156,202	ALGA0122613	4,1	-1,0(0,2)	-0,29	
ELD ₁₉	17						161,857-162,154	ASGA0106410	9,0	1,5(0,2)	0,50			161,857-162,154	ASGA0106410	11,4	1,1(0,2)	0,31	
ELD ₂₃ ^a	7	1,414-4,258	M1GA0002229	7,4	1,1(0,2)	0,37													
ELD ₂₃ ^a	6	4,552-7,209	M1GA0002332	4,4	0,8(0,2)	0,27													
ELD ₂₃	26						10,652-13,383	ASGA0102837	4,5	1,0(0,2)	0,27								
ELD ₂₃	20						24,976-28,349	ALGA0012590	4,1	1,7(0,4)	0,46								
ELD ₂₃ ^a	13													58,377-61,257	DIAS0000292	4,7	1,0(0,2)	0,24	
ELD ₂₃ ^b	13	58,377-61,257	DIAS0000292	4,5	1,2(0,3)	0,40								58,377-61,257	M1GA0002939	5,8	1,3(0,3)	0,31	
ELD ₂₃	27													61,822-62,146	ASGA0010464	4,1	0,9(0,2)	0,21	
ELD ₂₃ ^{ab}	14													68,894-72,356	ALGA0106490	4,0	0,8(0,2)	0,19	
ELD ₂₃ ^{ab}	15													74,172-76,351	MARC0031677	4,2	1,0(0,2)	0,24	
ELD ₂₃ ^b	16													83,473-86,139	ALGA0014087	5,1	0,9(0,2)	0,21	
ELD ₂₃ ^a	16	83,473-86,139	MARC0075238	4,4	1,1(0,3)	0,37	83,473-86,139	ALGA0014087	4,1	1,2(0,3)	0,32								
ELD ₂₃	23						86,507-89,453	ASGA0010636	4,1	1,1(0,3)	0,30			86,507-89,453	ASGA0010636	4,9	0,9(0,2)	0,21	
ELD ₂₃ ^b	23	86,507-89,453	ALGA0014115	4,5	0,9(0,2)	0,30													
ELD ₂₃ ^a	23	86,507-89,453	MARC0029784	4,0	1,4(0,3)	0,47													
ELD ₂₃ ^{ab}	24													143,991-147,337	ASGA0012489	4,2	0,6(0,2)	0,14	

IC	68					39,310 38,819- 41,624	ASGA0032827	4,7	0,14(0,03)	0,27	38,819- 41,624	INRA0024930 H3GA0020975	4,8	0,10(0,02)	0,18
IC ^b	68										38,819- 41,624	MARC0047451	4,7	0,09(0,02)	0,15
IC	69					41,720- 44,159	ALGA0040801	4,8	0,15(0,04)	0,29					
CMJR	68										38,819- 41,624	MARC0022673	4,9	109(24)	0,27
CMJR ^a	68					38,819- 41,624	H3GA0021114	4,2	148(37)	0,30					
ELD ₁₉	63					15,302- 18,300	ASGA0031497	4,4	-1,7(0,4)	-					
ELD ₁₉ ^b	64					19,789- 22,516	ALGA0039345	4,1	-1,6(0,4)	-					
ELD ₁₉	70					29,771- 32,543	ASGA0032135	4,4	-1,0(0,2)	-					
ELD ₁₉ ^b	65										32,728- 35,709	MARC0058766	4,2	-0,7(0,2)	-0,20
ELD ₁₉	68										38,819- 41,624	ALGA0040656	4,7	-1,1(0,3)	-0,31
ELD ₁₉ ^b	68					38,819- 41,624	ALGA0040656	4,6	-1,7(0,4)	-					
ELD ₁₉ ^b	69										42,999- 45,807	H3GA0021269	4,9	-0,8(0,2)	-0,23
ELD ₁₉ ^{ab}	66										46,332- 49,425	MARC0020180	4,4	-0,5(0,1)	-0,14
ELD ₁₉ ^b	67					51,403- 54,417	H3GA0021565	4,0	-0,7(0,2)	-					
ELD ₂₃	63					15,302- 18,300	ASGA0031497	4,4	-2,1(0,5)	-					
ELD ₂₃ ^a	64					19,789- 22,516	ALGA0039345	4,3	-2,3(0,5)	-					
ELD ₂₃ ^{ab}	64										19,789- 22,516	ALGA0039345	4,0	-1,3(0,3)	-0,31
ELD ₂₃	70					29,771- 32,543	ASGA0032135	5,1	-1,4(0,3)	-					
ELD ₂₃ ^b	65					32,728- 35,709	ALGA0040040	5,0	-1,1(0,2)	-	32,728- 35,709	MARC0058766	4,6	-0,9(0,2)	-0,21
ELD ₂₃	68					38,819- 41,624	MIGA0010069	4,6	1,1(0,2)	0,30					
ELD ₂₃ ^b	68					38,819- 41,624	ALGA0040656	5,5	-2,3(0,49)	-	38,819 - 41,624	ALGA0040656	4,3	-1,3(0,3)	-0,31
ELD ₂₃ ^a	66	46,332-49,425	ASGA0033252	4,6	-0,8(0,2)	-0,27					46,332- 49,425	MARC0020180	4,3	-0,8(0,2)	-0,19
ELD ₂₃ ^b	66	46,332-49,425	ASGA0033276	4,6	-1,1(0,3)	-0,37									
ELD	63					15,302- 18,300	ASGA0031497	4,4	-1,8(0,4)	-					
ELD	64					19,789- 22,516	ALGA0039345	4,0	-1,9(0,5)	0,59					
ELD	70					29,771- 32,543	ASGA0032135	4,9	-1,2(0,3)	-					
ELD ^b	65					32,728- 35,460	ALGA0040040	4,5	-0,9(0,2)	0,28					

	ELD	68					38,819-41,624	ALGA0040656	4,7	-2,0(0,5)	-	0,63	38,819-41,624	ALGA0040656	4,6	-1,2(0,3)	-0,29	
	ELD	66											46,332-49,425	MARC0020180	4,3	-0,6(0,1)	-0,14	
	ELD ^{ab}	66	46,332-49,425	ASGA0033252	4,3	-0,6(0,1)	-0,24											
	ELD ^b	67					51,403-54,417	H3GA0021565	4,3	-0,8(0,2)	-	0,25						
	ELD _{gain}	71					86,017-89,328	ALGA0042880	4,4	-	-	-						
	ELD _{gain}	72					97,129-99,992	H3GA0022463	4,0	-	-	-						
	ELD _{gain}	72					97,129-99,992	H3GA0022462	4,0	0,05(0,01)	0,33	0,33						
	ELD _{gain}	73					100,562-103,366	ASGA0035438	5,1	-	-	-						
	ELD _{gain}	73					100,562-103,366	ASGA0035438	5,1	0,08(0,02)	0,53	0,53						
	TC ₂₃	67												52,777-55,747	DIAS0001401	4,3	-	-0,14
TR ₂₁ ^a	67												51,526-54,417	INRA0025801	5,4	0,12(0,03)	0,29	
TR ₂₁	67												52,777-55,747	DIAS0004279	5,6	0,13(0,03)	0,32	
TR ₂₁ ^a	74												69,624-72,776	H3GA0022027	4,4	0,13(0,03)	0,32	
TR ^a	75						58,339-61,071	DIAS0002642	4,0	-	-	-						
8	PV ₂₃ ^a	76					4,659-7,342	MARC0027651	4,4	2,69(0,66)	0,28	0,28						
	PV ₂₃ ^b	77					7,494-10,545	ALGA0121866	4,6	2,51(0,60)	0,26	0,26						
	GMQ	77					7,494-10,545	ALGA0121866	4,4	28,0(6,8)	0,30	0,30						
	ELD ₂₃	77	7,494-10,545	ALGA0046367	4,0	0,7(0,2)	0,23											
	TR ₁₉	78					29,692-32,491	DIAS0000782	4,3	-	-	-						
TR ₂₃	79					1,555-4,414	H3GA0055116	4,0	0,10(0,02)	0,26	0,26							
9	PV ₁₁	80	6,859-9,885	MARC0005906	4,2	1,14(0,28)	0,25											
	PV ₂₃	80	6,859-9,885	ALGA0051095	4,0	-	-0,25											
	IC	81											10,289-13,147	ASGA0097481	4,3	-	-0,16	
	ELD ₂₃ ^a	82					18,599-21,456	ALGA0051767	4,3	-1,1(0,3)	-	0,30						
	ELD ^{ab}	80	6,859-9,885	ALGA0051095	4,1	-0,6(0,2)	-0,24											
	ELD ^b	83											13,591-16,467	CASI0008973	4,0	0,5(0,1)	0,14	
	TR ₂₁	82											20,781-23,685	ASGA0106225	4,1	-	-0,22	
TR ₂₁	84											46,649-49,627	MARC0082399	4,0	0,07(0,02)	0,17		
10	PV ₁₁	85	2,840-5,673	ALGA0056336	4,1	-	-0,25											
	PV ₁₁	86	23,616-26,258	ASGA0049110	4,2	-	-0,28											
	PV ₁₁	87	68,422-71,232	ALGA0060151	5,6	1,29(0,32)	-0,37											
	CMJ	88	30,401-33,287	MARC0018377	4,1	-	0,45											
	ELD ₂₃ ^b	86	23,616-26,258	ASGA0092876	4,3	1,72(0,36)	0,26							68,422-71,232	MARC0018377	4,1	-	-0,15
	ELD ₂₃ ^b	88	30,401-33,287	ASGA0092876	4,4	1,5(0,4)	0,50							ASGA0092876	4,1	1,05(0,27)	-0,15	

	ELD ^b	86	23,616-26,258	MARC0050841	4,2	0,7(0,2)	0,28											
	TC ^b	89						64,259-67,282	MARC0047342	4,0	-	-	0,20(0,05)	0,26				
	GMQ	90						0,022-2,745	ASGA0049179	4,3	28,9(7,1)	0,31						
11	TR ₁₉	91											25,924-29,199	ASGA0050514	4,4	-	0,08(0,02)	-0,21
	TR ₁₉	92	66,359-69,516	H3GA0032127	4,6	0,10(0,02)	0,28											
	TR ₂₃	93	81,053-83,976	MARC0112565	4,5	0,09(0,02)	0,29											
12	PV ₁₁	94						38,622-41,285	H3GA0034312	4,4	1,52(0,37)	0,36						
	PV ₁₁	95						41,445-44,256	ALGA0066396	4,0	2,56(0,65)	0,61						
	GMQ	96	55,754-58,737	MARC0030450	4,2	33,7(8,4)	0,34											
	CMJ	97											17,081-20,135	H3GA0033798	4,4	0,17(0,04)	0,34	
	TR ^a	98						25,983-28,779	ALGA0065768	4,4	0,06(0,01)	0,23						
13	TC ₁₉ ^a	99						12,971-16,082	DBMA0000075	4,0	-	-	0,20(0,05)	0,22				
	PV ₂₃	100						145,149-148,107	M1GA0019525	4,8	2,74(0,63)	0,28						
	GMQ ^b	100						145,149-148,107	M1GA0019525	4,0	-22,8(5,8)	0,24						
	ELD ₁₉ ^b	100	145,149-148,107	MARC0051404	4,1	0,5(0,1)	0,22											
	ELD ₂₃	101						5,972-9,122	ASGA0060896	4,3	-0,9(0,2)	-	0,24					
	ELD _{gain} ^a	102						29,277-32,082	ASGA0062448	4,2	0,05(0,01)	0,33						
14	TC ₁₉	103	74,355-77,079	H3GA0040804	4,7	-	0,20(0,05)	-0,25										
	TC ₁₉ ^b	102	77,387-80,468	H3GA0041322	4,3	-	0,25(0,06)	-0,31										
	TC ₂₃	102											29,277-32,082	ASGA0062477	4,1	-	0,21(0,05)	-0,19
	TR ₂₃	105											134,215-136,939	H3GA0042409 ASGA0066628	5,1	0,08(0,02)	0,21	
	TR ₂₃ ^{ab}	105	134,215-136,939	ASGA0066628 H3GA0042409	4,3	0,09(0,02)	0,29											
	TR ₂₃ ^a	105	134,215-136,939	INRA0047458 ALGA0081834	4,2	0,10(0,02)	0,32											
	TR	105						134,215-136,939	ALGA0081883	4,7	0,08(0,02)	0,31	134,215-136,939	H3GA0042409 ASGA0066628	4,6	0,06(0,01)	0,22	
15	PV ₁₁ ^a	106											15,507-18,299	M1GA0020188	4,5	1,39(0,34)	0,20	
	PV ₁₁	107											18,432-21,414	DRGA0014975	4,7	1,45(0,34)	0,21	
	PV ₂₃	108	8,142-11,098	ALGA0083622	5,5	-	3,28(0,70)	-0,29										
	GMQ	108	8,142-11,098	ALGA0083622	5,1	-27,7(6,2)	-0,28											
	ELD ^b	109	0-3,341	ALGA0104474	4,4	-0,7(0,2)	-0,28											
	ELD _{gain}	110											140,770-143,683	MARC0049303	4,4	-	0,03(0,01)	-0,18
	TC	111	136,510-139,659	ASGA0091733	4,0	0,14(0,04)	0,23											
16	PV ₁₁ ^a	112						23,805-	MARC0050220	4,3	1,27(0,31)	0,30						

	TR ₂₁	122	0,19(0,05)				2,237-5,147	ASGA0075033	4,6	0,15(0,04)	0,36						
18	TC ₁₉	123										17,545-20,175	ASGA0079043	4,0	-	0,13(0,03)	-0,13
	TR ₁₉	124					5,699-9,173	ASGA0092077	4,2	0,10(0,03)	0,26						
	TR ₂₁ ^a	125	39,480-42,219	ASGA0100944	4,0	0,12(0,03)	0,31										
	TR	126	14,790-17,175	MARC0089742	4,4	0,08(0,02)	0,13										

¹ Les unités des caractères correspondent aux unités présentées dans la table 1

² Climat tropical

³ Effet associé à l'allèle mineur au marqueur pour lequel la *P*-value est la plus élevée dans la région détectée

⁴ Climat tempéré

⁵ Analyse de données des 2 climats conjointement

⁶ Valeur de l'effet en unité d'écart type du caractère, correspondant à l'effet de l'allèle mineur / écart type du caractère

Table 8. Régions de 20 Mb détectées par analyse de liaison comme associées aux caractères de croissance, ingestion, efficacité alimentaire, composition corporelle et thermorégulation corrigés pour les effets des mutations *MC4R*^(a), *IGF2*^(b) ou *MC4R* et *IGF2* ^(ab) quand nécessaire (-log (P-value) > 3)

Chr	Caractère ¹	région	TROP. ²					TEMP. ⁴					Analyse conjointe ⁵				
			Début-fin intervalle (Kb)	Marqueur max P-value	-log (p-value)	Effet associé ³ (±erreur standard)	Effet en unité d'écart type ⁶	Début-fin intervalle (Kb)	Marqueur max P-value	-log (p-value)	Effet associé ³ (±erreur standard)	Effet en unité d'écart type ⁶	Début-fin intervalle (Kb)	Marqueur max P-value	-log (p-value)	Effet associé ³ (±erreur standard)	Effet en unité d'écart type ⁶
1	PV ₂₃	10					25,469-46,907	ASGA0002401	3,1	-2,36(0,70)	-0,24						
	PV ₂₃	3					48,680-68,399	ALGA0003403	3,2	-2,46(0,72)	-0,25						
	PV ₂₃ ^b	3					48,680-68,399	DIAS0000655	3,2	-2,36(0,70)	-0,24						
	GMQ	3					48,680-68,399	ALGA0003403	3,0	-27,2(8,2)	-0,29						
	GMQ ^b	3					48,680-68,399	DIAS0000655	3,1	-26,4(7,9)	-0,28						
	IC	127					138,810-157,966	H3GA0002819	3,6	0,18(0,04)	0,35						
	ELD ₁₉	10	25,469-46,907	ALGA0108749	3,3	-0,5(0,1)	-0,22										
	ELD ₁₉ ^a	10	25,469-46,907	DRGA0000666 ALGA0002835	3,4	-0,5(0,2)	-0,22										
	ELD ₁₉ ^b	1										293,324-312,450	ALGA0010495	3,3	0,4(0,1)	0,11	
	ELD ₂₃ ^b	128										90,299-110,480	MARC0089353	3,3	0,8(0,2)	0,19	
	ELD ₂₃ ^b	128										90,299 - 110,480	MARC0089353	3,3	0,6(0,2)	0,16	
	TC	129					274,907-294,767	ALGA0009278	3,3	-0,17(0,05)	-0,22						
	TR ₂₃	3					48,680-68,399	DRGA0000775	3,3	0,13(0,03)	0,34						
	TR	10					25,469-46,907	H3GA0001533	4,1	0,07(0,02)	0,27	25,469-46,907	DRGA0000594	3,1	0,06(0,02)	0,22	
TR ^{ab}	10										25,469-46,907	H3GA0001533	3,0	0,06(0,02)	0,22		
TR	3					48,680-68,399	DRGA0000785	3,2	0,08(0,02)	0,31	48,680-68,399	ASGA0002634	3,2	0,06(0,02)	0,22		
TR ^a	3					48,680-68,399	DRGA0000775	3,2	0,08(0,02)	0,31							
2	PV ₁₁	24,25	139,525-159,250	ASGA0012759	3,2	-1,20(0,35)	-0,26					134,926-154,682	ASGA0012759	3,0	-0,84(0,26)	-0,12	
	PV ₂₃	6,7,8,26,29						0,016-20,445	ALGA0109791 ALGA0011389 H3GA0005547	4,5	-2,57(0,62)	-0,26	0,016-20,445	M1GA0002244	4,9	-1,94(0,44)	-0,14
	PV ₂₃	18,22	39,871-56,075	INRA0008782	3,5	-3,33(0,93)	-0,29										
	PV ₂₃ ^b	12,18,21,22										33,236-53,150	ASGA0010381	3,1	-2,29(0,68)	-0,16	
	GMQ	6,7,8,26,29					0,016-20,445	ALGA0109791 ALGA0011389 H3GA0005547	4,6	-30,5(7,2)	-0,32	0,016-20,445	M1GA0002244	4,9	-22,1(5,1)	-0,21	
	GMQ	18,22	39,871-56,075	INRA0008782	3,3	-28,4(8,2)	-0,28										
	CMJ	12,18,21,22										33,236-53,150	ALGA0115399	3,1	-0,09(0,03)	-0,18	
	IC	6,7,8,26,29					0,016-20,445	H3GA0005800	3,2	0,15(0,04)	0,29	0,016-20,445	MARC0008125	3,9	0,11(0,03)	0,19	
	ELD ₁₉	6,7,8,26,29	0,016-20,445	MARC0008125	4,5	0,6(0,1)	0,26	0,016 - 20,445	DIAS0001270	10,3	1,6(0,2)	0,53	0,016-20,445	MARC0008125	10,5	1,0(0,1)	0,29
	ELD ₁₉	12,18,21,22										33,236-53,150	ALGA0013598	3,8	-0,7(0,2)	-0,20	
ELD ₁₉ ^b	28										114,759-134,818	ASGA0095011	3,1	0,6(0,2)	0,17		
ELD ₂₃	6,7,8,26,29	0,016-20,445	MARC0008125	7,8	1,2(0,2)	0,40	0,016-20,445	MARC0008125	8,6	1,8(0,3)	0,49	0,016-20,445	MARC0008125	12,6	1,5(0,2)	0,36	

3	ELD ₂₃ ^b	16,23	80,262-99,665	ASGA0010722	3,7	0,9(0,3)	0,30	ALGA0103099					80,262-99,665	DRGA0003092	4,1	0,9(0,2)	0,21	
	ELD ₂₃ ^b	28											114,759-134,818	ASGA0095011	3,0	0,7(0,2)	0,17	
	ELD	6,7,8,26,29	0,016-20,445	MARC0008125	7,4	0,9(0,1)	0,36	0,016-20,445	DIAS0001270	9,6	1,6(0,2)	0,50	0,016-20,445	MARC0008125	12,6	1,2(0,1)	0,32	
	ELD ^b	16,23											80,262-99,665	DRGA0003092	3,2	0,6(0,2)	0,16	
	ELD ^b	28											114,759-134,818	ASGA0095011	3,6	0,7(0,2)	0,19	
	ELD _{gain}	12,18,21,22	39,871-56,075	INRA0008782	3,6	0,06(0,01)	0,32	33,236-53,150	MARC0054988	3,5	0,04(0,01)	0,27						
	ELD _{gain} ^a	12,18,21,22											33,236-53,150	INRA0008782	3,5	0,04(0,01)	0,24	
	ELD _{gain}	13,14,27											53,460-73,385	MIGA0002922	3,1	0,04(0,01)	0,24	
	ELD _{gain}	16,23						80,262-99,665	ASGA0104997	3,1	0,04(0,01)	0,27						
	ELD _{gain}	24,25	139,525-159,250	ASGA0012137	3,1	0,05(0,01)	0,26											
	TC ₁₉	6,7,8,26,29	0,016-20,445	MARC0072238	3,1	-0,20(0,06)	-0,25						134,926-154,682	MARC0022138	3,0	-0,15(0,04)	-0,15	
	TC ₁₉	24,25											134,926-154,682	ASGA0089640	3,3	-0,15(0,04)	-0,15	
	TC ₁₉ ^{ab}	24,25																
	TR ₂₁	6,7,8,26,29	0,016-20,445	ASGA0009274	3,2	-0,13(0,03)	-0,33											
	TR ₂₃	6,7,8,26,29	0,016-20,445	MARC0008125	4,6	-0,10(0,02)	-0,32						0,016-20,445	ALGA0116344	5,3	-0,09(0,02)	-0,25	
	TR ₂₃	12,19,20	20,723-39,628	ALGA0012381	3,1	-0,09(0,03)	-0,29											
	TR ₂₃ ^a	12,18,21,22	33,236 - 53,150	H3GA0006488	3,0	-0,08 (0,02)	-0,26											
	TR	6,7,8,26,29	0,016-20,445	ASGA0009274	4,3	-0,10(0,02)	-0,38						0,016-20,445	ALGA0011875	3,3	-0,06(0,01)	-0,22	
	TR ^b	12,19,20,21,29	15,127-34,977	ASGA0009300	3,2	-0,08(0,02)	-0,31											
CMJR	130						17,091-37,146	ALGA0110026	3,0	147(43)	0,30	0,715-21,911	ALGA0110026	3,1	87(25)	0,22		
CMJR	34																	
ELD ₁₉ ^b	131						54,032-73,673	ASGA0089993	3,1	0,7(0,2)	0,23	54,032-73,673	DIAS0004491	3,0	0,5(0,1)	0,14		
ELD ₁₉ ^b	30						92,452-114,755	MARC0065400	3,2	0,8(0,2)	0,27							
ELD ₂₃	131						46,778-65,784	MARC0005398	3,1	1,3(0,3)	0,35							
ELD ₂₃ ^b	131						54,032-73,673	ALGA0121518	3,9	1,2(0,3)	0,32	54,032-73,673	MARC0005398	3,3	0,7(0,2)	0,17		
ELD ₂₃ ^{ab}	131											54,032-73,673	ALGA0019467	3,2	0,7(0,2)	0,17		
ELD ₂₃	131						65,905-86,960	ASGA0098472	3,2	1,2(0,3)	0,32							
ELD ₂₃ ^b	30											84,495-107,227	ALGA0019907	3,3	0,8(0,2)	0,19		
ELD ₂₃ ^{ab}	30											86,085-109,026	MARC0006383	3,0	0,7(0,2)	0,17		
ELD ₂₃ ^b	30						92,452-114,755	MARC0065400	3,0	1,0(0,3)	0,27							
ELD ^b	131						54,032-73,673	ASGA0100851	3,5	1,0(0,3)	0,31							
ELD ^{ab}	131						54,032-73,673	ALGA0019394	3,5	0,9(0,2)	0,28							
ELD ^b	132						73,851-92,117	ASGA0102536	3,1	0,9(0,3)	0,28							
ELD ^b	30						92,452-114,755	MARC0065400	3,5	0,9(0,3)	0,28							
ELD ^{ab}	30											86,085-109,026	INRA0011066	3,0	0,5(0,2)	0,14		
TR ₂₃	130	0,715-21,911	ASGA0096635 ALGA0111565	3,5	-0,09(0,03)	-0,29						0,715-21,911	ASGA0096635	3,7	-0,08(0,02)	-0,22		
TR ₂₁	41						123,907-143,462	ALGA0028566	3,6	0,13(0,03)	0,31							
TR ₂₃	40						32,300-56,627	ALGA0025057 INRA0014088 INRA0014091	3,0	-0,13(0,03)	-0,34							
TR ₂₃ ^b	36,43,44						57,099-80,458	INRA0014131	3,1	-0,13(0,03)	-0,34							
TR	41						123,907-143,462	ALGA0029310 ASGA0023109	3,7	0,08(0,02)	0,31							
TR ^a	41						123,907-143,462	ASGA0097620 ASGA0102506	3,3	0,07(0,02)	0,27							
ELD ₁₉	50	0,169-19,631	MIGA0007630	4,5	0,6(0,1)	0,26												
ELD ₁₉	49,52,54	85,312-106,497	ASGA0094439	3,0	0,5(0,1)	0,22												
ELD ^b	48,55	43,144-68,417	MARC0014603	3,1	0,5(0,2)	0,20												
ELD ^b	49,52,54	85,312-106,497	ALGA0033369	3,3	0,5(0,1)	0,20												
TC ₂₃	48,55						43,144-68,417	INRA0019288	3,0	-0,26(0,07)	-0,26							

11	CMJ	91								9,416-30,332	ALGA0061373	3,5	-0,09(0,03)	-0,18
	CMJR	92,93	67,375-87,660	ALGA0063402 MARC0015961	3,3	-84(24)	-0,29							
	ELD ₁₉ ^b	92,93								67,375-87,660	ASGA0085644	3,0	-0,4(0,1)	-0,11
12	TR ₂₁ ^a	97,98							7,651-30,149	DIAS0000973	3,0	-0,12(0,03)	-0,29	
	PV ₁₁	137							198,165-218,211	ALGA0115086	3,1	1,07(0,32)	0,25	
13	ELD ₁₉ ^a	99							15,784-35,753	ASGA0105808	3,0	0,9(0,2)	0,30	
	ELD ₁₉ ^b	99							15,784-35,753	MARC0068947	3,2	0,7(0,2)	0,23	
	ELD ₁₉ ^{ab}	99							15,784-35,753	MARC0069967	3,1	0,9(0,3)	0,28	
	ELD ₁₉ ^{ab}	102							12,576-33,523	MARC0008244	3,2	0,6(0,2)	0,16	
14	TC ₂₃	102							12,576-33,523	ALGA0076548	3,1	0,16(0,04)	0,15	
	TR ₁₉	138							36,457-56,672	MARC0073795	3,2	0,07(0,02)	0,18	
	PV ₂₃	110,111	128,321-148,161	MIGA0024377	3,8	-2,44(0,64)	-0,21							
15	PV ₂₃ ^b	110,111							128,321-148,161	ALGA0086957	3,6	-1,84(0,50)	-0,13	
	PV ₂₃ ^b	110,111						134,156-157,342	ALGA0088449	3,0	3,03(0,91)	0,31		
	PV ₂₃ ^b	110,111							128,321-148,161	MARC0114457	3,5	-1,69(0,47)	-0,12	
	GMQ	110,111	128,321-148,161	MIGA0024377	3,8	-28,4(7,6)	-0,28							
	GMQ ^b	110,111							128,321-148,161	ALGA0086957	3,8	-22,1(5,8)	-0,21	
	GMQ ^b	110,111							128,321-148,161	MARC0114457	3,7	-20,3(5,5)	-0,19	
	GMQ ^b	110,111						134,156-157,342	ALGA0088449	3,6	30,5(8,4)	0,32		
CMJ	106,107,108,109							0-19,260	MARC0034196 ALGA0083464 MARC0086633	3,4	0,14(0,04)	0,30		
CMJ	110,111													
TR ₂₃ ^b	110,111								128,321-148,161	ALGA0100462	4,6	-0,11(0,02)	-0,22	
16	CMJ ^b	114,118							128,321-148,161	ALGA0088051	3,1	-0,07(0,02)	-0,19	
									67,277-86,875	ALGA0092451	3,0	0,08(0,02)	0,16	

¹ Les unités des caractères correspondent aux unités présentées dans la table 1

² Climat tropical

³ Effet associé à l'allèle Créole par rapport à l'allèle Large White au marqueur pour lequel la *P*-value est la plus élevée dans la région détectée

⁴ Climat tempéré

⁵ Analyse de données des 2 climats conjointement

⁶ Valeur de l'effet en unité d'écart type du caractère, correspondant au contraste entre allèles Créole et Large White / écart type du caractère

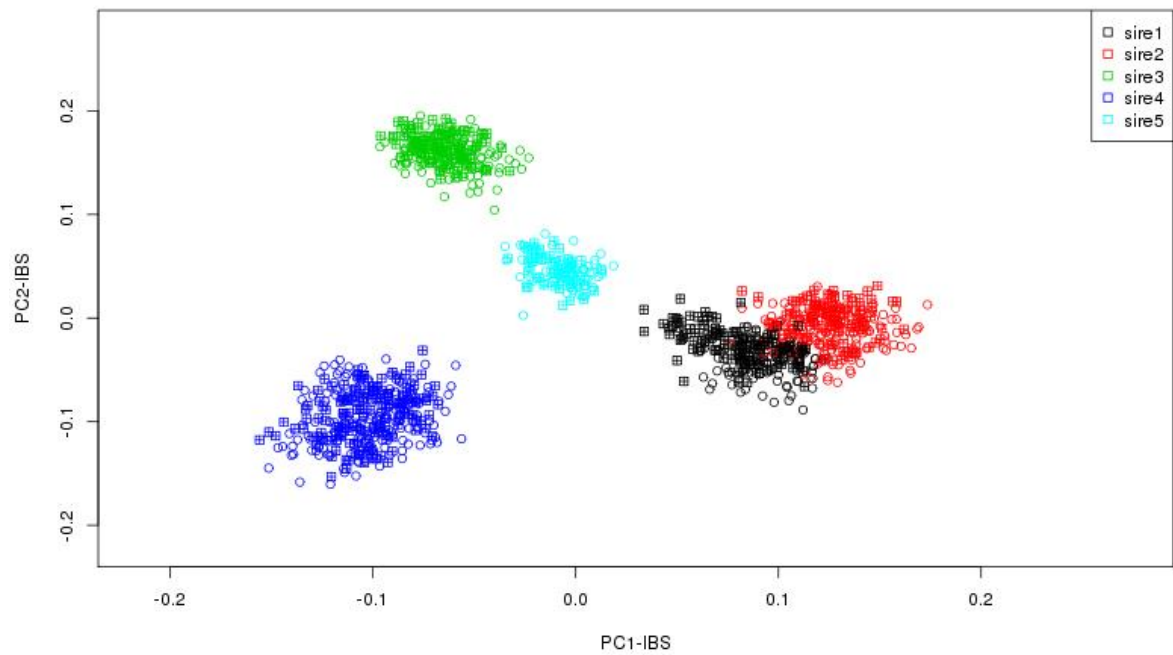


Figure 1. Projection des descendants backcross selon les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales (ACP) réalisée à partir des génotypes pour 2 000 marqueurs (SNP) distribués sur les autosomes. Les couleurs indiquent les origines des animaux en fonction de leur grand-père Créole (sire 1 à 5). Les formes indiquent le milieu de production des animaux (cercle pour le milieu tropical humide et carré pour le milieu tempéré).

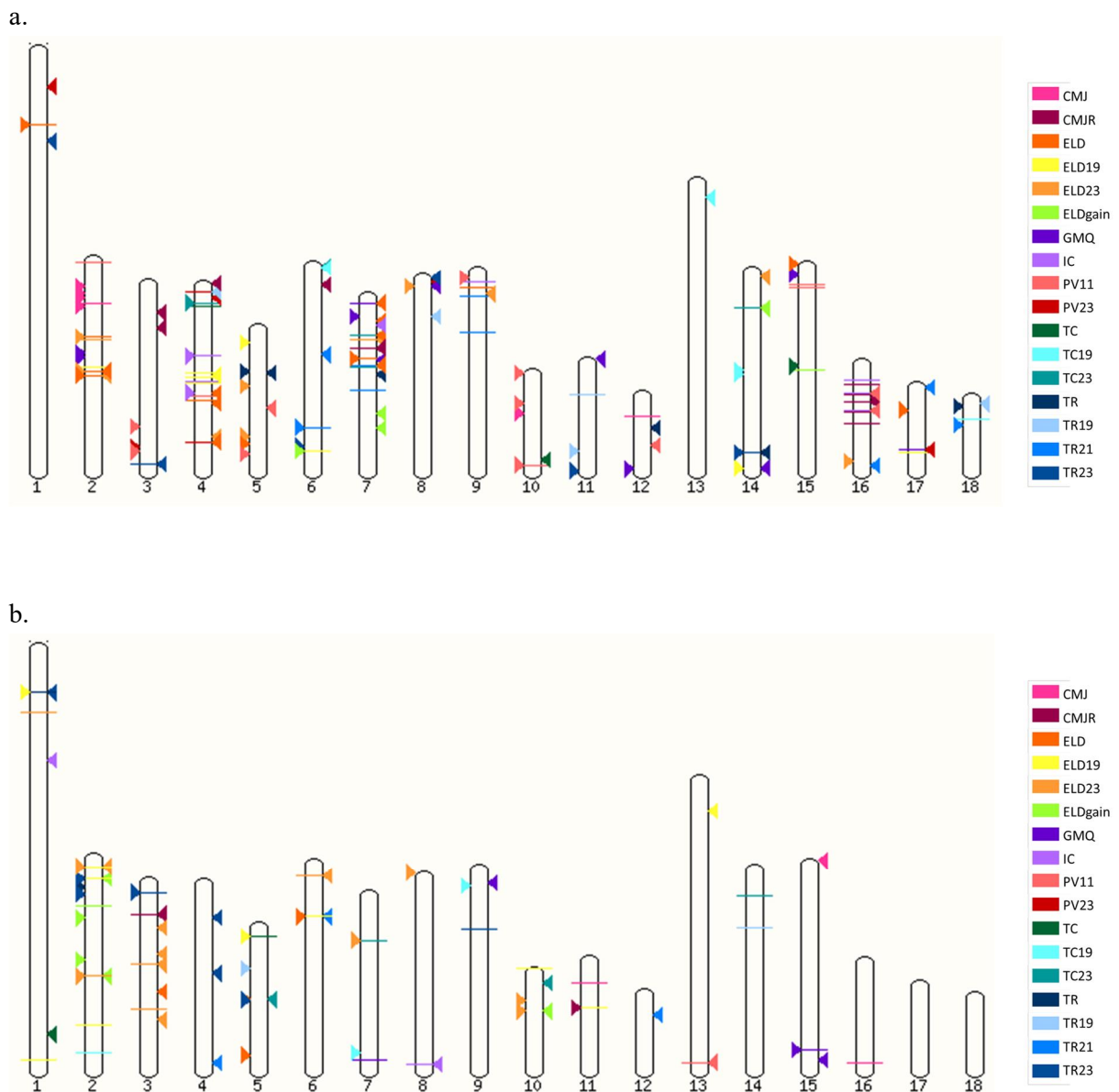


Figure 2. Représentation graphique des régions détectées avec les analyses d'association (a) et de liaison (b) pour l'ensemble des environnements. Les ► correspondent aux QTL détectés dans l'environnement tropical, les ◄ correspondent aux QTL détectés dans l'environnement tempéré, les — correspondent aux QTL détectés dans les analyses conjointes. Chaque couleur correspond à un caractère différent.

3.3.Conclusion de la publication III

La détection de QTL nous a permis de confirmer les interactions G x E observées dans les deux autres études. En effet, les QTL détectés par l'analyse d'association sont différents en fonction de l'environnement considéré. A notre connaissance, cette étude est la première dans laquelle sont détectées des QTL de l'adaptation à la chaleur pour des caractères de production et des caractères de thermorégulation. Le dispositif expérimental nous a permis de connaître l'origine raciale des SNP influençant le caractère. Des allèles d'origine Créole influencent les caractères de thermorégulation et de production. Cette première localisation des marqueurs nous ont permis de proposer des gènes candidats. Des études sont nécessaires pour permettre une détection plus fine des régions associées à la tolérance à la chaleur afin de proposer des biomarqueurs prédisant la tolérance à la chaleur.

DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

L'objectif de ma thèse a été de caractériser la variabilité génétique de la tolérance à la chaleur chez le porc en croissance. Les résultats obtenus peuvent contribuer à mieux comprendre les mécanismes physiologiques impliqués dans la tolérance au chaud, mais surtout ils pourraient contribuer au développement de stratégies génétiques pour atténuer les effets néfastes du stress thermique chronique. Nos résultats montrent qu'une partie plus ou moins importante de la variabilité des caractères étudiés en milieu tempéré et en milieu tropical est d'ordre génétique, et par conséquent la sélection pour améliorer la tolérance à la chaleur chez le porc en croissance est possible. Nos résultats mettent surtout en lumière la présence d'interactions $G \times E$. Par conséquent, nous avons choisi de discuter principalement sur ces interactions $G \times E$ plutôt qu'une discussion directement centrée sur le déterminisme génétique de la tolérance à la chaleur chez le porc.

1. Bilan des résultats obtenus : mise en évidence des interactions $G \times E$:

Les effets du **stress thermique** ont été évalués dans le papier I, en mettant en lumière des interactions $G \times E$ par analyses des performances moyennes des descendants de chaque père F1. Dans le papier II, les interactions $G \times E$ sont abordées avec une approche de génétique quantitative classique, c'est-à-dire en estimant les paramètres génétiques intra et inter-environnements. Dans le papier III, ces interactions $G \times E$ sont évaluées par comparaison des QTL détectés intra et inter-environnements.

Nous discuterons dans un premier temps des résultats obtenus sur les effets du **stress thermique** sur les performances de production et les réponses thermorégulatrices (papier I). Ensuite une discussion plus générale sur les interactions $G \times E$ suivra (papiers I, II et III). Enfin, dans une troisième partie, les perspectives de ce travail seront abordées, en critiquant les moyens et les méthodes utilisés dans cette thèse, et en ouvrant sur la génomique fonctionnelle au service de la tolérance à la chaleur chez le porc et son utilisation potentielle dans la sélection porcine.

Les pertes économiques dans l'industrie porcine dues au **stress thermique** sont importantes tant pour les pays tropicaux et subtropicaux, où la température ambiante moyenne dépasse fréquemment 25 °C (au-dessus de la thermoneutralité), que pour les pays tempérés exposés aux vagues de chaleur de l'été et au réchauffement climatique. De plus la sélection génétique porcine, favorisant l'amélioration de la carcasse par une augmentation du dépôt de viande maigre, a entraîné une sensibilité accrue de ces animaux aux températures ambiantes élevées

(MISZTAL 2017). Avec les conséquences néfastes du changement climatique, en particulier l'augmentation de la fréquence et l'intensité des vagues de chaleur, l'augmentation de la température ambiante, le **stress thermique** n'est pas seulement un problème actuel mais aussi un problème émergent pour la production porcine mondiale. Dans ces conditions, la promotion de stratégies innovantes pour limiter l'effet de la chaleur sur le porc est nécessaire à la fois pour améliorer le bien-être des animaux et pour limiter les conséquences économiques de la chaleur sur la rentabilité des élevages porcins. Nos études pourraient contribuer à améliorer les connaissances sur les stratégies génétiques pour atténuer l'effet néfaste de la chaleur. En effet, notre schéma de croisement entre une race porcine tropicale (le porc Créole) et une race tempérée (le porc Large White) est unique. Il est conçu pour l'identification de QTL liés à la tolérance chez le porc en croissance. Un grand nombre d'animaux apparentés et contemporains (plus de 600 animaux par environnement) a été élevé dans des conditions proches des conditions commerciales des élevages conventionnels, soit en milieu tempéré (condition de thermoneutralité), soit en milieu tropical humide (conditions de **stress thermique** chronique au chaud), et de nombreux phénotypes zootechniques et physiologiques ont été mesurés et analysés.

2. Effet du stress thermique chronique sur les performances du porc en croissance :

2.1. Des conditions de milieux contrastées

Il est admis que la limite supérieure de la zone de thermoneutralité, zone dans laquelle aucune énergie supplémentaire n'est utilisée pour maintenir la température interne à des valeurs relativement constante, est d'environ 25 °C pour le porc en croissance (RENAUDEAU *et al.* 2008). Cette température de seuil varie bien-sûr en fonction de plusieurs facteurs liés aux animaux (génotype, poids vif, stade physiologique) et à l'environnement comme l'humidité relative ou l'état sanitaire de l'élevage (CAMPOS *et al.* 2014a). Dans notre étude, la température ambiante moyenne était de $25,2 \pm 0,9$ °C en milieu tempéré et de $26,3 \pm 1,3$ °C en milieu tropical. Par conséquent, nous pouvons considérer que dans notre dispositif expérimental, les porcs élevés en milieu tempéré ont connu la plupart du temps des conditions de thermoneutralité. En revanche, avec une température ambiante moyenne plus élevée de 1,1 °C (+ 4 %), leurs demi-frères et demi-sœurs élevés en conditions tropicales ont été la plupart du temps en situation de **stress thermique** chronique. L'humidité relative en milieu tropical humide était plus élevée que celle du milieu tempéré, ce qui a probablement réduit la capacité des porcs élevés en conditions tropicales à dissiper la chaleur par évaporation et ce qui a pu

amplifier l'effet néfaste des températures ambiantes élevées. Basé sur un index permettant de combiner l'effet de la température ambiante, de l'humidité relative et de leur interaction (le THI, temperature Humidity Index), nous montrons que les porcs élevés en conditions tropicales ont effectivement connu des conditions climatiques ambiantes moyennes de + 2,4 °C supérieures aux porcs élevés en conditions tempérés.

Enfin, les analyses de la composition chimique des aliments des porcs en croissance ont montré que l'aliment tempéré ne diffère pas de l'aliment tropical. Nous pouvons donc conclure que les différences observées entre environnements sont en grande partie dues aux différences climatiques plutôt qu'à des différences d'ordres nutritionnel ou génétique.

2.2. Des performances zootechniques altérées par le stress thermique

Nos résultats sur l'effet du **stress thermique** sur les performances zootechniques des porcs en croissance sont conformes à ceux disponibles dans la littérature. Sous la chaleur chronique ou aigue sur plusieurs jours, une réduction significative de l'ingestion volontaire d'aliment est généralement observée chez le porc. Cette réponse est considérée comme le principal mécanisme d'adaptation pour réduire la production de chaleur métabolique (NYACHOTI *et al.* 2004; RENAUDEAU *et al.* 2011b), ce qui peut avoir des effets induits négatifs sur la croissance (LE DIVIDICH *et al.* 1998).

D'après nos résultats (Papier I), la réduction de la consommation alimentaire des porcs élevés en conditions tropicales par rapport aux porcs élevés en conditions tempérés était deux fois plus élevée que la réduction de la croissance, suggérant une moins bonne efficacité des porcs élevés en conditions tempérés dans l'utilisation de l'alimentation pour la croissance. Nos résultats sont en accord avec la méta-analyse de RENAUDEAU *et al.* (2011b) qui montre que la chaleur affecte peu l'indice de consommation, qui reste presque constant à l'exception des niveaux élevés de température ambiante (RENAUDEAU *et al.* 2008). Dans notre étude, l'indice de consommation était plus élevé chez les porcs élevés en conditions tempérés que tropicales (2,65 contre 2,46 kg / kg). En fait, on peut considérer que dans notre étude, le **stress thermique** chronique des tropiques n'était pas assez sévère pour modifier l'indice de consommation et que même si les porcs élevés en conditions tropicales avaient un accès libre à l'aliment, ils étaient en restriction alimentaire en raison du **stress thermique**. QUINIOU *et al.* (1996 ; 2013) ont montré que l'indice de consommation peut être amélioré par une restriction modérée de l'alimentation (environ 90% de l'*ad libitum*). On peut donc supposer qu'une meilleure efficacité alimentaire et donc une adiposité réduite pourraient être obtenues chez les

porcs élevés en conditions tempérés si une restriction d'alimentation est appliquée, mais ce serait probablement au détriment du poids de la carcasse.

2.3. Des réponses thermorégulatrices accentuées par le stress thermique

D'après nos travaux (Papier I), les températures corporelles des porcs élevés en conditions tropicales sont plus élevées que leurs demi-frères élevés en milieu tempéré. Nous rapportons en effet une température cutanée en moyenne plus élevée de 1 °C, en raison d'une valeur moyenne de THI plus importante dans les conditions tropicales humides que les conditions tempérées de l'ordre de 2,4 °C. Comme l'ont rapporté COLLIN *et al.* (2002), une augmentation de température de la peau du porc est la conséquence d'une augmentation de l'échange de chaleur entre la peau de l'animal et l'environnement. Cependant, la température rectale (indicateur de la température interne de l'animal) est plus élevée chez les porcs élevés en conditions tropicales et le gradient entre les températures rectale et cutanée est inférieur. Cela suggère que la régulation de la chaleur, particulièrement par la déperdition de chaleur par voie sensible n'est que partiellement efficace chez les animaux élevés dans le milieu tropical puisque cette perte de chaleur ne leur a pas permis de maintenir l'homéothermie (RENAUDEAU *et al.* 2007a).

Nos résultats (Papier I) montrent aussi que les températures corporelles pendant la croissance des porcs sont plus élevées à 19 semaines d'âge qu'en fin de croissance (23 semaines d'âge). Quel que soit l'environnement de production considéré, la température cutanée diminue en moyenne de 0,5°C et la température rectale de 0,2°C. Cela suggère une acclimatation à terme des porcs élevés en conditions tropicales à la chaleur (à l'échelle de la croissance), qui pourraient s'expliquer par une optimisation des voies métaboliques avec l'âge conduisant à une réduction de la production de chaleur totale. Cependant, la même diminution des températures corporelles a été observée chez les porcs élevés en conditions tempérées. On pourrait donc penser qu'il ne s'agit pas d'une acclimatation à la chaleur mais plutôt d'un différentiel du métabolisme énergétique et lipidique avec l'âge, en raison des besoins de production différent en pleine croissance (19 semaines d'âge) et en finition (23 semaines d'âge). Le rapport du dépôt quotidien de protéines sur dépôt quotidien de lipides diminue avec l'âge chez le porc, ce qui nécessite dans les conditions d'élevages optimales un rationnement en fin d'engraissement pour améliorer la qualité de la carcasse (IFIP-ITP 2013). Dans notre étude, les porcs étaient en condition *ad libitum* avec un libre accès à l'aliment et aucun rationnement volontaire n'a été effectué. De ce fait, les différences de températures corporelles avec l'âge pourraient s'expliquer par une plus faible production de chaleur

métabolique en fin de croissance due à un différentiel de dépôts entre tissus maigres et tissus gras.

3. Le meilleur en tempéré n'est pas forcément le meilleur en tropical : des interactions $G \times E$ sur les performances du porc en croissance

Le point fort de ce travail est la mise en évidence d'interactions génotype x environnement ($G \times E$) sur des caractères très différents : caractères de production et caractères de thermorégulation. En effet, il existe un nombre limité de résultats sur les interactions $G \times E$ chez le porc en croissance et notre dispositif expérimental nous permette d'étudier précisément l'existence de ces interactions. Nos résultats phénotypiques (papier I), nos travaux sur les estimations des paramètres génétiques par méthode classique (papier II) et nos résultats sur la détection de QTL liés à la tolérance à la chaleur montrent qu'il existe des interactions $G \times E$ sur la plupart des caractères étudiés (*tableau 2*).

Les interactions $G \times E$ sur un caractère donné apparaissent au niveau phénotypique quand l'expression du caractère diffère en fonction de l'environnement étudié et au niveau génomique quand ce caractère est en partie contrôlé par des gènes différents dans les environnements étudiés (WALLENBECK *et al.* 2008). En pratique, la présence d'interactions $G \times E$ est une source potentielle d'inefficacité dans les programmes de sélection (KNAP et SU 2008). En effet, les meilleurs animaux pour les critères évalués en milieu tempéré ne seraient pas forcément les meilleurs pour ces mêmes critères dans les conditions tropicales.

A notre connaissance, il existe très peu d'études rapportant des interactions $G \times E$ en liaison avec le **stress thermique** chez le porc (BLOEMHOF *et al.* 2013), en comparaison aux études disponibles chez le poulet de chair (MIGNON-GRASTEAU *et al.* 2015; N'DRI *et al.* 2007), le bovin laitier (HAYES *et al.* 2009; KOLMODIN et BIJMA 2004) ou le bovin viande (CARDOSO et TEMPELMAN 2012; SANTANA *et al.* 2013). Ceci est probablement dû au manque de relations génétiques précises entre les animaux élevés dans des conditions climatiques contrastées et aussi à l'absence d'un nombre important de données permettant d'inférer sur l'existence et le niveau des interactions $G \times E$.

Dans notre première étude (Papier I), nous avons choisi d'analyser les interactions $G \times E$ en testant les différences de moyennes des performances de production des descendants des pères F1 par environnement. Dans le papier II et III, les interactions $G \times E$ sont discutées en comparant, pour un caractère donné, les héritabilités (Papier II) et les QTL (papier III) obtenus dans chaque environnement de production, et en comparant les corrélations

génétiques (papier II) entre environnements pour un même caractère. Dans le papier III, les analyses GWAS montrent que sur les 126 régions détectées, 49 régions en interaction $G \times E$ sur des caractères de production et de réponses de thermorégulation, c'est-à-dire que les régions ont été détectées intra-environnement et diffèrent entre environnements. Le nombre de régions robustes est de 5, c'est-à-dire des régions détectées intra-environnement et identiques dans les deux milieux. Les analyses LA montrent que l'influence de l'origine grand-parentale Créole varie en fonction de l'environnement sur 12 des 50 régions détectées, et l'influence de la race porcine Créole est indépendante de l'environnement seulement sur 3 régions liées à la fois à des caractères de production et des caractères de thermorégulation.

Tableau 2. Listes des principaux caractères étudiés dans la thèse pour lesquels des interactions $G \times E$ significatives ont été mises en évidence.

Liste des caractères	Niveau phénotypique ¹	Niveau génétique ²	Niveau génomique ³
Caractères de production			
Poids vif final	×	×	×
Cons. Alimentaire	×	×	×
Cons. résiduelle			×
Vitesse de croissance	×	×	×
Indice de consommation	×		×
Épaisseur de lard finale	×	×	×
Gain d'épaisseur de lard		×	×
Caractères de thermorégulation			
Temp. Rectale à 19 semaines		×	×
Temp. Rectale à 21 semaines		×	×
Temp. Rectale à 23 semaines		×	×
Température rectale moyenne	×	×	×
Temp. cutanée à 19 semaines		×	×
Temp. cutanée à 23 semaines		×	×
Température cutanée moyenne		×	×
Gradient ⁴ à 19 semaines		×	NA ⁵
Gradient à 23 semaines		×	NA ⁵

1. niveau phénotypique : Papier I où $G \times E$ correspond à l'effet significatif de l'interaction entre l'effet de l'environnement et l'effet de l'origine paternelle F1 sur les performances des descendants backcross

2. niveau génétique : Papier II où $G \times E$ correspond à des corrélations génétiques significativement différentes de 1 entre environnements pour un même caractère

3. niveau génomique : Papier III où $G \times E$ correspond à des QTL liés à un caractère détectés dans un environnement mais pas dans l'autre.

4. gradient = température rectale – température cutanée

5. NA = non analysé

3.1. Les caractères de production

Dans notre première étude (Papier I) sur l'effet de l'environnement (thermoneutralité vs. **stress thermique** chronique) sur les performances de production et de thermorégulation, l'effet $G \times E$ est significatif sur la quasi-totalité des caractères de production étudiés. Dans notre seconde étude (papier II), hormis la consommation résiduelle, la totalité des caractères de production étudiés montre des interactions $G \times E$ (corrélations génétiques différentes de 1 entre environnements pour un même caractère). Enfin, la majorité des régions détectées liées

aux caractères de production (Papier III) dans l'analyse GWAS sont différentes entre milieux. L'ensemble de ces résultats suggère que les mécanismes génétiques sous-jacents aux caractères de production sont partiellement différents entre environnements.

3.1.1. Les interactions $G \times E$ sur les caractères de production conduisent à des reclassements

Par exemple, nous observons (Papier I) sur la base des performances de production moyennes des descendants, un reclassement des pères F1 sur le poids en fin de croissance en fonction de l'environnement climatique. En effet, parmi les cinq familles les plus sensibles (c'est-à-dire les familles de pères pour lesquelles la différence entre la moyenne du poids vif des descendants élevé en conditions tempérés et celle des descendants élevé en conditions tropicales était la plus élevée), quatre d'entre elles étaient dans le top 5 des poids vifs les plus élevés en milieu tempéré. Une telle redistribution des performances entre les conditions de thermoneutralité et les conditions chaudes a déjà été observée chez les bovins par BRADFORD *et al.* (2016). Ainsi les animaux les plus performants en milieu tempéré présenteraient une plus grande sensibilité à la chaleur. Nos résultats sont en accord avec ceux de RAUW et GOMEZ-RAYA (2015) qui montrent que la sélection pour améliorer la vitesse de croissance et la qualité de la carcasse a augmenté la sensibilité des animaux au **stress thermique**.

3.1.2. Les interactions $G \times E$ sur les caractères de production : des héritabilités différentes entre environnement

Nos résultats sur les héritabilités des caractères de production (Papier II) sont en accord avec ce qui est généralement reporté dans la littérature, avec une héritabilité importante à forte (entre 0,30 et 0,60) pour les caractères d'adiposité et de poids vif et une héritabilité modérée (0,20 à 0,30) pour la consommation. Les héritabilités sont comparables entre environnement, hormis pour l'indice de consommation. Dans nos conditions expérimentales, l'héritabilité de l'indice de consommation était faible en milieu tempéré ($0,08 \pm 0,02$) et importante en milieu tropical ($0,42 \pm 0,09$). Selon la littérature, l'héritabilité de l'indice de consommation est importante (entre 0,30 et 0,40), que ce soit en milieu tempéré (JIAO *et al.* 2014; SAINTILAN *et al.* 2013) ou en milieu tropical (AKANNO *et al.* 2013). La faible valeur d'héritabilité de l'indice de consommation obtenue en milieu tempéré pourrait être un artefact et elle pourrait s'expliquer par la plus faible variabilité phénotypique observée en milieu tempéré. En effet, le coefficient de variation de l'indice de consommation est inférieur de 6 points en milieu tempéré par rapport au milieu tropical (19 vs 25 %).

Les corrélations génétiques entre environnements pour un même caractère sont différentes de 1 et faibles pour la consommation alimentaire et les caractères d'adiposité (entre 0,24 et 0,44), indiquant de fortes interactions $G \times E$ pour ces caractères. Rappelons que la réduction de l'ingestion volontaire d'aliment est la première conséquence de l'effet du **stress thermique** au niveau zootechnique, et que l'adiposité est un critère d'une grande importance économique en relation avec la qualité de la carcasse. Aussi le fait qu'il y ait de fortes interactions $G \times E$ sur ces caractères suggère que des porcs élevés en milieu chaud, descendants de reproducteurs sélectionnés en milieu thermoneutre et ayant de fortes valeurs génétiques sur l'ingestion et la qualité de carcasse, ont de faibles chances d'exprimer le potentiel génétique de leurs parents. Autrement dit, les informations génétiques issues du système de sélection en milieu thermoneutre seraient peu utiles pour améliorer les performances en milieu chaud et des programmes de sélection distincts devraient être préférés.

3.1.3. Les interactions $G \times E$ sur les caractères de production : des QTL environnement spécifique

Concernant nos résultats au niveau génomique (détection de QTL), nous avons détecté deux gènes majeurs souvent cités dans la littérature. Il s'agit du gène *MC4R* (Récepteur aux Mélanocortines de type 4) situé sur le chromosome 1 et du gène *IGF2* (en anglais insulin growth factor type II) situé sur le chromosome 2.

Le polymorphisme du gène *MC4R* est associé à la variation de la consommation d'aliment, de l'indice de consommation et de la vitesse de croissance (DAVOLI *et al.* 2012; KIM *et al.* 2006; KIM *et al.* 2000; PIORKOWSKA *et al.* 2010; TRIBOUT *et al.* 2005; VAN DEN MAAGDENBERG *et al.* 2007). Nous observons que la région contenant *MC4R* n'est associée à l'adiposité qu'en milieu tropical. Etant donné que les fréquences alléliques pour le gène *MC4R* ne diffèrent pas entre environnement, cela est probablement dû à des différences de distributions d'épaisseur de lard par génotype en milieu tropical mais pas en milieu tempéré. Au-delà des différences de distribution, le fait de ne pas détecter d'effet du gène *MC4R* sur l'adiposité en milieu tempéré pourrait suggérer un effet d'interactions entre QTL (épistasie) ou la présence d'autres sites de mutation de ce gène en ségrégation dans notre population. Par exemple, FAN *et al.* (2009) ont identifié un autre site de mutation non-sens (i.e. mutation qui provoque l'apparition d'un codon stop qui se traduit par une altération de l'activité de la protéine) Arg236His du gène *MC4R* qui influence l'adiposité et la vitesse de croissance. Ces auteurs ont montré l'existence d'une interaction entre les deux mutations Asp298Asn et Arg236His sur la vitesse de croissance.

IGF2 est un gène à empreinte paternelle qui code pour une molécule possédant une séquence et une configuration similaire à l'insuline. La protéine *IGF2* est impliquée dans la régulation de l'homéostasie du glucose en favorisant l'entrée du glucose, le stockage du glucose dans les tissus périphériques et réduit la production de glucose dans le foie. Chez le porc, la mutation G3072A du gène *IGF2* est associée à la composition corporelle (la croissance musculaire, la réduction du dépôt de gras ; VAN LAERE *et al.*, 2003). Dans notre étude, nous détectons une association entre la région contenant *IGF2* et la vitesse de croissance et l'adiposité, en accord avec la bibliographie (DE KONING *et al.* 2001; FONTANESI *et al.* 2014; JEON *et al.* 1999; VAN LAERE *et al.* 2003).

A notre connaissance, peu de résultats montrent des QTL spécifiques à un environnement donné chez le porc. En revanche, de nombreux articles en production végétale (BOER *et al.* 2007; HAYES *et al.* 1993) ou chez le bovin (HAYES *et al.* 2009) montrent que le niveau de l'effet du SNP sur le phénotype étudié diffère selon l'environnement. Les analyses GWAS montrent que 13 régions chromosomiques liées aux caractères de production ont été détectées uniquement en milieu tempéré et localisées sur 10 chromosomes (3 liées à la consommation, 5 liées à l'adiposité et 5 liées à la croissance). Un nombre plus important de 20 régions a été détecté uniquement en milieu tropical et ces loci sont localisés sur 8 chromosomes (dont 4 chromosomes non répertoriés en milieu tempéré), avec 5 régions liées à la consommation, 9 à l'adiposité, 5 liées à la croissance et 1 liée à la fois à la consommation et l'adiposité (*figure 15*).

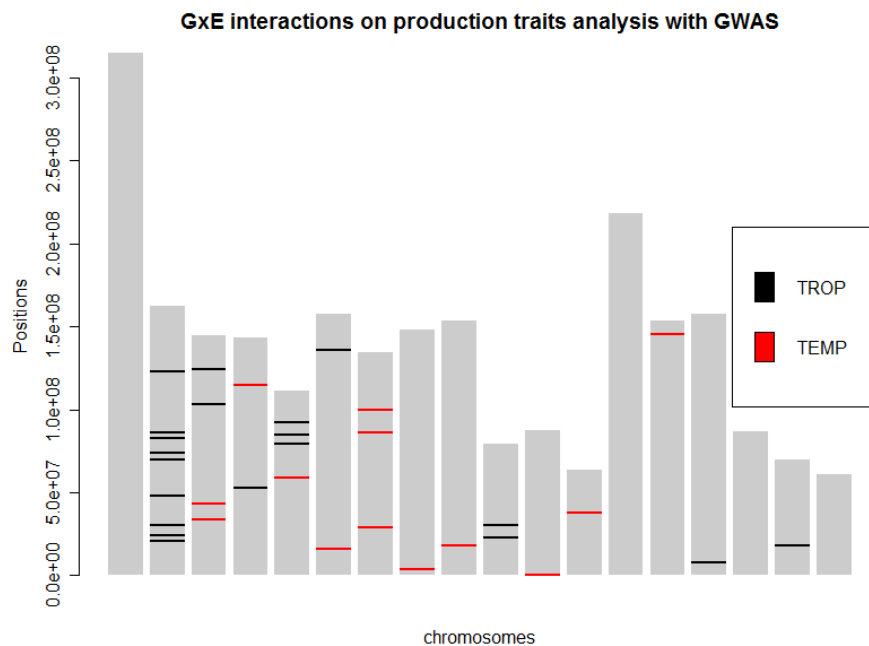


Figure 15. Localisation sur les autosomes des QTL associés aux caractères de production en fonction des sites de production des porcs backcross. Ces résultats sont issus des analyses présentées dans le papier III. TROP correspond au milieu tropical et TEMP au milieu tempéré.

Les analyses LA montrent que l'influence de l'origine grand-parentale Créole varie en fonction de l'environnement (4 QTL détectés en milieu tempéré et 3 QTL en milieu tropical). Ces loci sont associés favorablement pour l'allèle d'origine Créole à l'augmentation de la consommation et de l'indice de consommation (2 uniquement en milieu tempéré sur les chromosomes 1 et 8 avec un effet moyen de l'allèle Créole entre 0,30 et 0,35 écart-type phénotypique), à l'augmentation de l'épaisseur de lard moyen entre 0,24 et 0,31 écart-type phénotypique (2 régions en milieu tropical sur le chromosome 5 et 10 et 2 loci en milieu tempéré sur le chromosome 3) et un QTL sur le chromosome 8, lié à la fois à l'indice de consommation et l'épaisseur de lard dorsal en milieu tropical (effet positif moyen de l'ordre de 0,23 à 0,30 écart-type phénotypique). Nos observations sur l'effet de l'allèle d'origine Créole sur les caractères de production étudiés sont en accord avec les résultats zootechniques obtenus en comparant le type génétique Créole par rapport au type Large White (RENAUDEAU *et al.* 2005a). Ces études montrent que l'indice de consommation et l'adiposité est plus importante chez le Créole que chez le Large White, en relation avec le fait que le porc Créole n'a pas subi de sélection génétique pour améliorer ses performances et de ce fait la race a gardé un pool de variant alléliques défavorable à la qualité de la carcasse (*figure 16*).

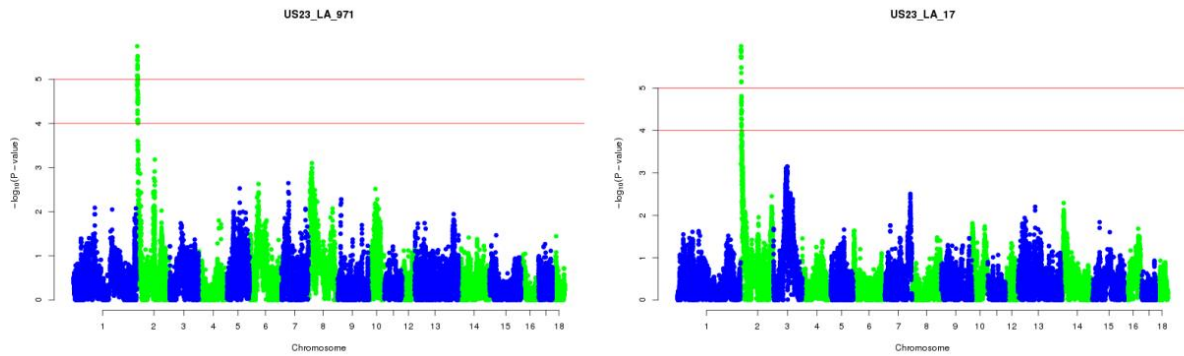


Figure 16. Manhattan plots des analyses de liaison (LA) effectuées sur l'épaisseur de lard dorsal mesurée en semaine 23 sur les porcs backcross élevés en milieu tropical et en milieu tempéré. US₂₃LA971 correspond à l'analyse LA effectuée sur les animaux élevés en milieu tropical et US₂₃LA17 correspond à l'analyse LA effectuée sur les animaux élevés en milieu tempéré.

De manière générale, les interactions $G \times E$ sur les caractères de production obtenues dans nos études (Papier I, II, III) montrent que les progrès génétiques majeurs réalisés sur les performances de production à partir de sélection d'animaux élevés en conditions de thermoneutralité ne sont pas optimales pour des animaux élevés dans d'autres conditions, comme en zone tropicale

3.1.4. Les interactions $G \times E$ sur les caractères de production : conséquence sur les schémas de sélection

Les caractères de production sont d'une très grande importance économique en élevage porcin, ne serait-ce qu'au regard de leurs pondérations économiques dans les objectifs de sélection des différents programmes de sélection porcine (RYDHMER *et al.* 2014). Aussi des interactions $G \times E$ sur des caractères de production conduisant à des reclassements des valeurs génétiques nous amènent à nous interroger sur la pertinence d'une évaluation génétique basée seulement sur des informations obtenues dans un milieu de type tempéré (*figure 17*).

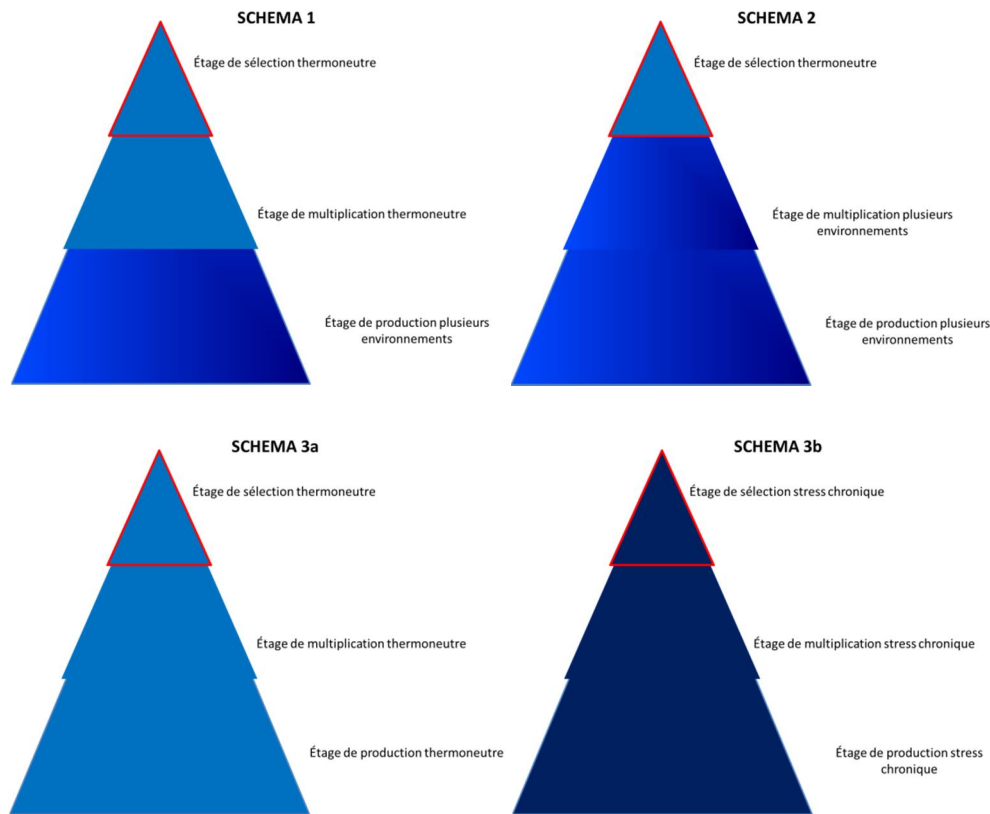


Figure 17. Schémas illustrant trois dispositifs de sélection pyramidal possible en fonction du niveau d'interactions $G \times E$. Le schéma 1 correspond à la situation actuelle de la sélection porcine en France. Le schéma 2 correspond à un dispositif pyramidal qui prend en considération l'information phénotypique issue des élevages de multiplication situés dans différents environnements (cas d'interactions $G \times E$ faibles à modérées). Les schémas 3a et 3b correspondent au cas où les interactions $G \times E$ sont fortes et où il devient indispensable que le milieu de sélection corresponde aux conditions environnementales du milieu de production.

Tenir compte des interactions $G \times E$ pourrait être important lorsqu'il s'agit de choisir des reproducteurs sélectionnés sur la tolérance à la chaleur. Si les interactions $G \times E$ entre élevages thermoneutres et élevages au chaud sont faibles, il est possible de combiner les données issues de ces systèmes et réaliser un seul programme de sélection (*figure 17*, schéma 2). En revanche, si les interactions $G \times E$ sont fortes, des programmes de sélection distincts sont nécessaires (*figure 17*, schémas 3a et 3b). Chez la truie en lactation, LEWIS et BUNTER (2011) ont trouvé des corrélations génétiques élevées entre les saisons pour les performances des truies en lactation et les auteurs ont suggéré que la détermination de valeurs génétiques spécifiques par environnement de production ne serait pas nécessaire. En revanche, BLOEMHOF *et al.* (2013) ont trouvé des lignées sensibles et robustes à la chaleur par rapport aux performances de reproduction des truies, suggérant la nécessité de prendre en considération les interactions $G \times E$ dans les schémas de sélection.

3.1.5. Des caractères de production contrôlés par des QTL robustesse

En dépit de fortes interactions $G \times E$ obtenues sur les caractères de production, nous rapportons aussi des familles « robustes » ce sont ici des familles pour lesquels les performances (le poids vif final, la consommation alimentaire et l'épaisseur de lard) sont similaires dans les deux environnements (Papier I). Par exemple, deux familles étaient parmi les meilleures (top 5) pour le poids vif final dans les deux environnements. De plus, dans le papier III, nous rapportons 4 QTL « robustes », c'est-à-dire des régions chromosomiques détectées dans tous les jeux de données analysés en GWAS. Trois de ces QTL « robustes » sont sur le chromosome 2 et ils affectent fortement l'épaisseur de lard (plus de 0,50 écart-type phénotypique), et fortement l'indice de consommation (0,51 écart-type phénotypique). Il s'agit de la région contenant *IGF2*, la région 7-10 Mb et la région 161-162 Mb. L'analyse de liaison confirme les deux premières régions détectées (entre 0 et 20 Mb) avec un effet défavorable de l'allèle d'origine Créole qui diminue le poids vif (- 0,26 écart-type phénotypique) et augmente fortement l'épaisseur de lard (entre 0,36 et 0,50 écart-type phénotypique). Ces résultats sont en accord avec la littérature comparant les performances des porcs Créole et Large White (RENAUDEAU et MOUROT 2007) avec des poids moins importants et une adiposité plus importante chez le Créole que chez le Large White.

Il convient aussi de noter que les animaux les plus performants en milieu tropical (sur le poids vif final ou la vitesse de croissance) ont en moyenne des performances plus faibles que les animaux les moins performants en milieu tempéré. Cela suggère que l'impact du **stress thermique** chronique est important. Comme le souligne MISZTAL (2017), la robustesse à la chaleur pourrait être obtenue au prix de moins bonnes performances de production. Autrement dit, l'amélioration génétique des performances de production des porcs élevés au chaud est possible, mais il serait difficilement envisageable d'atteindre des performances comparables aux animaux élevés en conditions thermoneutres.

3.2. Les caractères de thermorégulation

3.2.1. La température rectale

À notre connaissance, peu a été publié sur l'effet des interactions $G \times E$ sur des indicateurs physiologiques, tels que la température rectale. Nous montrons dans le Papier I qu'à l'exception de quelques reclassements de familles, la tendance est la suivante : les familles dont les porcs élevés en conditions tempérés avaient une température interne moyenne élevée

(39,4 °C) ont des demi-frères élevés en conditions tropicales qui ont une température interne moyenne légèrement plus élevée (+ 0,09 °C) ; alors que les familles à faible température interne en milieu tempéré (39,3 °C) ont connu une forte augmentation de leur température rectale en milieu tropical (+ 0,25 °C).

3.2.1.1. Les interactions $G \times E$ sur la température interne : héritabilités environnement spécifique

Par ailleurs, notre travail fait également apparaître une faible héritabilité de la température rectale dans les deux milieux de production (Papier II). Cela suggère que la part de l'environnement dans la régulation de la température interne est très élevée. À notre connaissance, les estimations de l'héritabilité de la température rectale et les corrélations génétiques des températures corporelles avec les caractères de production étudiés sont les premières chez le porc en croissance. Nos résultats (héritabilité de la température rectale) sont inférieurs à ceux observés chez la truie en lactation élevée dans l'environnement tropical ($0,35 \pm 0,09$) (GOURDINE *et al.* 2017). Cette différence peut être attribuée au stade physiologique différent et au fait que le métabolisme des truies allaitantes est hautement sollicité. Cette différence peut aussi s'expliquer par le fait que la mesure ponctuelle de la température rectale n'était peut-être pas optimale car elle n'est peut-être pas mesurée au moment où la variabilité de la température interne des animaux dans les deux environnements était la plus élevée. En effet, RENAUDEAU (2016) montre qu'à la thermoneutralité la température interne des porcs varie selon un rythme circadien bi-phasique alors qu'en situation de **stress thermique**, une seule phase est observée avec des valeurs maximales à 22 h.

La corrélation génétique de la température rectale entre l'environnement tempéré et l'environnement tropical est proche de zéro, suggérant une forte interaction $G \times E$. Ainsi, les mécanismes génétiques impliqués dans la régulation de la température interne seraient en grande partie différents entre la situation de thermoneutralité et les conditions de **stress thermique** chronique. On peut penser que chez les porcs élevés en conditions tempérées, la température rectale serait la résultante principalement du métabolisme digestif et d'entretien, alors que chez les porcs élevés en conditions tropicales, la chaleur pourrait interagir dans ces régulations métaboliques.

3.2.1.2. Des QTL liés à la température interne

Nous rapportons dans le papier III un total de 17 QTL associées aux températures rectales (*figure 18*) différents entre environnements et détectés en analyse d'association (8 loci en

milieu tempéré situés sur les chromosomes 1, 4, 5, 6, 8, 16 et 17 et 8 loci en milieu tropical localisés sur les chromosomes 2, 5, 6, 11, 14 et 18).

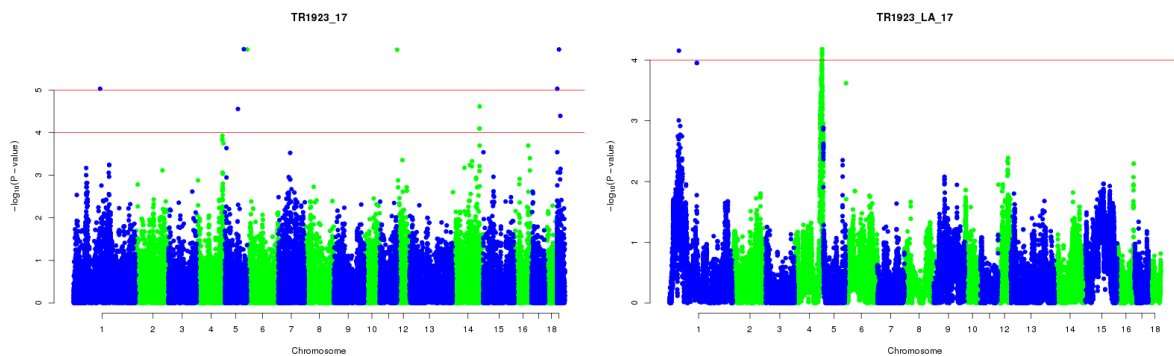


Figure 18. Manhattan plots des analyses d'association (GWAS) et de liaison (LA) effectuées sur la température rectale moyenne mesurées aux semaines 19, 21 et 23 chez les porcs backcross élevés en milieu tempéré. TR1923_17 correspond à l'analyse GWAS et TR1923_LA_17 correspond à l'analyse LA.

Seule la région chromosomique 32 - 35 Mb associée à la température rectale en milieu tropical est contenue dans la région détectée en analyse de liaison. L'effet de l'allèle d'origine Créole est négatif et moyen (entre - 0,31 et - 0,35 écart-type phénotypique). En revanche, en milieu tempéré, un effet positif et moyen de l'allèle Créole sur la température rectale a été détecté sur les chromosomes 1 et 4 (entre 0,27 et 0,31 écart-type phénotypique). A notre connaissance, peu de QTL associés aux caractères de thermorégulation sont rapportés dans la littérature. Le peu de résultats disponibles rapportent des QTL associés à la température rectale dans des études de réponse immunitaire (REINER *et al.* 2007) ou sur la température de carcasse post-mortem (DUAN *et al.* 2009).

Dans le papier III, nous avons aussi détecté sur le chromosome 14, la région 134 - 136 Mb qui est associée à la température rectale quel que soit le milieu considéré. Cette région n'est pas détectée en analyse de liaison, ce qui suggère que ce QTL robuste n'est pas forcément liée à la race Créole. Deux régions proches du gène *MC4R* (~177 Mb et ~173,3 Mb) sont associées à la température rectale (Papier III). La « disparition » de ces deux régions suite à la prise en compte de la mutation *MC4R* dans le modèle statistique, suggère qu'il pourrait s'agir de l'effet de *MC4R* ou d'un déséquilibre de liaison entre ces deux régions et *MC4R*. A notre connaissance, aucune association entre *MC4R* et la température rectale (ou la réponse au **stress thermique**) n'a été rapportée. Par contre, dans une étude sur l'effet du stress post-abattage, consécutif à un jeûn de 12 h, un transport sur 80 km et la manipulation humaine,

SALAJPAL *et al.* (2007) ont montré que la concentration de cortisol des individus hétérozygotes A/G à la mutation *MC4R* a tendance à être moins élevée que celle des individus homozygotes G/G. L'augmentation de concentration du cortisol est un indicateur de la réponse à un stress aigu. Ce résultat suggère que *MC4R* pourrait donc avoir un rôle dans le mécanisme génétique de la réponse au stress.

Outre les associations obtenues avec les caractères de production, nous détectons une association entre la région contenant *IGF2* et la température rectale. A notre connaissance, c'est la première fois qu'une telle association est rapportée. De la même manière que pour la région contenant *MC4R*, l'association *IGF2* – température rectale « disparaît » après la prise en compte de la mutation *IGF2* dans les modèles statistiques. On peut donc supposer que le gène *IGF2* ou un gène proche d'*IGF2* serait impliqué dans le mécanisme génétique de la réponse au **stress thermique**. A notre connaissance, l'association du gène *IGF2* avec la thermorégulation n'a jamais été publiée. On pourrait penser que cette association, si elle était vérifiée, est en relation avec la régulation de l'homéostasie du glucose.

3.2.2 La température cutanée

Rappelons que la température cutanée est un indicateur des pertes de chaleur par voie sensible. De manière plus précise, le gradient entre la température rectale et la température cutanée indique l'échange thermique entre la partie interne de l'animal et la peau. Dans le Papier II, nous montrons que l'héritabilité de la température cutanée diffère entre environnements avec une faible valeur en milieu tempéré et une valeur modérée à élevée en conditions tropicales, atteignant $0,38 \pm 0,07$ en fin de croissance (semaine 23). À notre connaissance, il s'agit de la première estimation de l'héritabilité de ce caractère chez le porc en croissance. Dans nos conditions expérimentales, les corrélations génétiques de la température cutanée entre milieux sont négatives et modérées à élevées. Nous pouvons donc supposer que la régulation génétique est plus importante pour la déperdition de chaleur par voie sensible en milieu tropical qu'en milieu tempéré. De plus, nous montrons que si l'héritabilité du gradient entre température rectale et cutanée est élevée, la corrélation génétique entre milieux pour ce caractère est positive et modérée, suggérant que les mécanismes génétiques impliqués dans l'échange de chaleur entre la partie interne de l'animal et la peau sont partiellement similaires.

Dans notre travail, très peu de QTL associés à la température cutanée ont été détectés (Papier III). Notre étude rapporte un total de 4 régions détectées en analyse d'association (un locus en

milieu tempéré située sur le chromosome 6 et 3 loci en milieu tropical situées sur les chromosomes 2 et 14). Une région chromosomique supplémentaire a été détectée en analyse de liaison sur le chromosome 9 (5-25 Mb) avec un effet négatif et moyen de l'allèle Créole (-0,26 écart-type phénotypique). A notre connaissance, il n'existe pas de résultats disponibles dans la littérature sur les QTL associés aux pertes de chaleur chez le porc.

3.3. Les relations entre caractères de production et de thermorégulation

Il est généralement admis que les porcs qui possèdent des températures rectales élevées ont une moins grande capacité à produire (RENAUDEAU *et al.* 2004a). Autrement dit, il existe généralement un antagonisme entre la résistance à la chaleur (défini comme la capacité à maintenir ou augmenter légèrement la température interne) et la robustesse à la chaleur (défini comme la capacité à maintenir un niveau de performance élevé en dépit du **stress thermique**).

En se basant uniquement sur les corrélations résiduelles du Papier I, l'association entre la température rectale et les performances de production est faible (corrélations non significativement différentes de zéro). Cependant, les corrélations résiduelles estimées intra-famille ont montré une variété d'associations, allant d'une corrélation négative significative entre température rectale et consommation alimentaire ($r = -0,19$) à une corrélation positive ($r = 0,16$). Nos résultats montrent donc une dépendance familiale dans la relation entre la résistance à la chaleur et la robustesse, ce qui suggère la possibilité de trouver des familles à forte productivité et à faible sensibilité au **stress thermique**. Comme l'ont souligné RAUW et GOMEZ-RAYA (2015), de tels génotypes contribueraient à faciliter la sélection pour la robustesse.

L'héritabilité de la température rectale étant faible seules les corrélations entre la température cutanée et le gradient de températures avec les caractères de production ont été étudiées dans le Papier II. Notre étude montre globalement des corrélations génétiques négatives entre les caractères de production et la température cutanée et des corrélations positives entre caractères de production et gradient de températures, en milieu tropical et en milieu tempérée. Ce résultat est conforme à la littérature. Ce résultat suggère que le niveau de production (le métabolisme de l'animal) a une relation défavorable avec sa capacité de dissiper de la chaleur. En effet, une sélection pour augmenter le niveau de production tendrait à diminuer la valeur moyenne de la température cutanée, et donc la capacité du porc à augmenter la température de sa peau pour favoriser la déperdition de chaleur par voie sensible. De la même manière, une

sélection pour augmenter le niveau de production tendrait à augmenter le gradient entre la température rectale et la température cutanée, et par conséquent diminuer la capacité du porc à transférer la chaleur interne au niveau périphérique.

Notre étude GWAS nous a permis de mettre en évidence seulement deux associations entre des régions chromosomiques situées sur les chromosomes 2 et 5 et à la fois, des caractères de production et des caractères de thermorégulation. La région située sur le chromosome 2 (4-7 Mb) est associée à la fois à l'épaisseur de lard et la température cutanée, avec des effets opposés et moyens. Cette région est contenue dans la région détectée en analyse de liaison où l'effet de l'allèle Créole est positif et moyen sur l'épaisseur de lard, négatif et moyen sur le poids vif et la température rectale. Sur le chromosome 5, la région 32 - 35 Mb est associée à la fois à l'adiposité (effet fort) et la moyenne de la température rectale (effet modéré). Ce résultat obtenu dans le papier III est donc en accord avec la corrélation génétique négative obtenue entre la température rectale et l'épaisseur de lard dans le papier II.

De manière globale (Papiers I et III), nos résultats montrent que la sélection pour l'adaptation à la chaleur sur les paramètres de thermorégulation tout en ayant un bon niveau de production est possible. Il semble que sélectionner sur les caractères de thermorégulation ne signifie pas obligatoirement sélectionner pour une réduction de la croissance. VAN DER MOST *et al.* (2011) montrent que la sélection pour la croissance conduit à la réduction des fonctions immunitaires mais la sélection pour les fonctions immunitaires ne ralentit pas la croissance. De manière analogue, on peut penser que la sélection pour diminuer la sensibilité à la chaleur ne ralentirait pas la croissance. En fait, les critères pour discriminer la robustesse entre les familles devraient être définis avec précision. S'agit-il uniquement des températures corporelles ou d'un index combinant des caractères de production et de thermorégulation ? Ces critères doivent refléter la capacité de combiner un potentiel de production élevé avec la résilience à des facteurs de stress (KNAP 2005).

4. Poursuite des analyses et perspectives

4.1. Critiques des moyens et méthodes utilisées

4.1.1 *Le dispositif expérimental backcross*

En règle générale, le choix entre un dispositif intercross (F1 x F1) ou backcross (*figure 19*) se fait en fonction des questions posées, des objectifs à atteindre et des moyens financiers et

logistiques pour y arriver. Le choix d'un dispositif intercross permet de générer trois génotypes à chaque locus (a/a, a/b et b/b) et il offre la possibilité de mettre en évidence des interactions épistatiques entre loci non liés (MONGET et VEITIA 2014). En revanche, le risque de ne pas disposer de suffisamment d'individus de même génotype est plus élevé qu'un dispositif backcross qui n'en génère que deux (a/a et a/b). Lorsque la population F1 présente un phénotype intermédiaire entre ceux des deux parents A et B, le croisement intercross est généralement choisi, de façon à conserver un phénotype intermédiaire et à augmenter la variabilité autour de la moyenne.

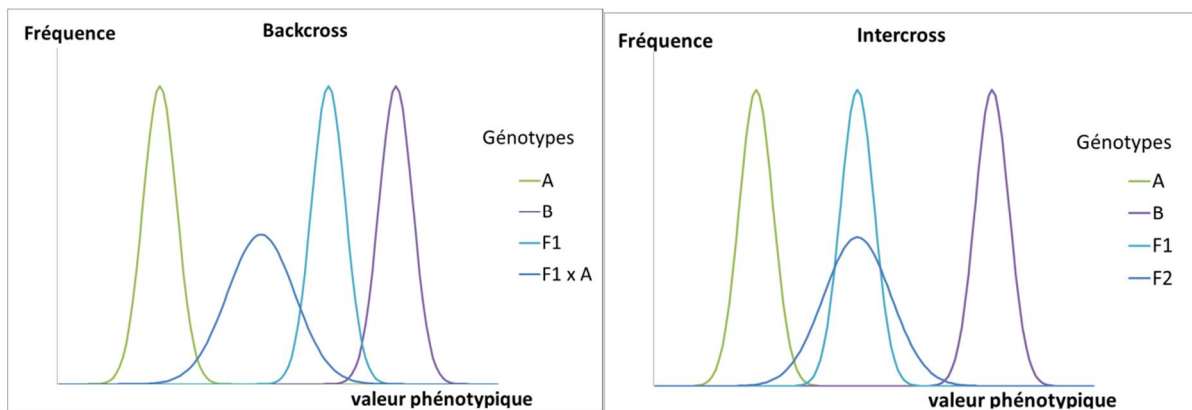


Figure 19. Distribution théorique d'un phénotype lors d'un croisement entre deux races A et B, en backcross (F1 x A) ou en intercross (F2).

(adapté de Monget et Veitia (2014))

En théorie, si la valeur phénotypique moyenne des F1 est proche d'un des deux parents, on choisit le rétrocroisement (backcross), alors que si la valeur phénotypique moyenne des F1 est intermédiaire entre celle des deux parents, on choisit l'intercross.

Dans notre cas, les croisements ont été réalisés entre la race Créole présentant des aptitudes favorables pour tolérer la chaleur et la race Large White présentant des aptitudes favorables pour produire, afin d'identifier des allèles d'intérêt pour la tolérance à la chaleur (aptitude à produire sous la contrainte thermique). Les distributions de la vitesse de croissance en fonction du type génétique (*figure 20*) montrent que la vitesse de croissance moyenne des porcs F1 est proche de celle des porcs Créole et que le croisement des F1 avec des truies Large White permet de ramener la moyenne des backcross à une valeur intermédiaire entre les deux populations parentales. On peut donc penser qu'un dispositif backcross était donc le mieux à même de mettre en évidence les QTL liés à la tolérance à la chaleur.

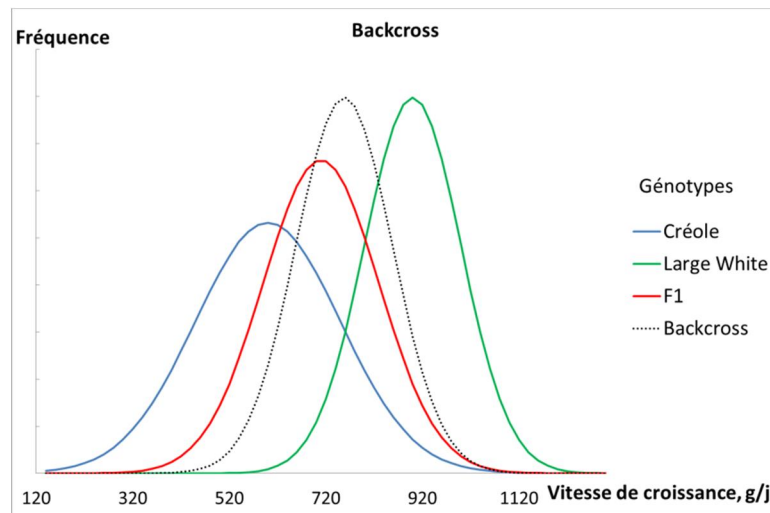


Figure 20. Distribution de la vitesse de croissance des porcs Créole, Large White, F1 et Backcross. Les distributions de la vitesse de croissance des porcs Créole, Large White, F1 et Backcross sont issues des données disponibles en milieu tropical à l'INRA-PTEA.

Par ailleurs, comme évoqué plus haut (Papier III), notre dispositif expérimental backcross Large white x (Large White x Créole) avait été conçu afin de pouvoir détecter des QTL avec une puissance de détection supérieure à 30 % pour des QTL fixés intra-environnement. Les simulations montraient aussi que l'existence d'une interaction QTL x environnement serait validée dans environ 30 % des cas pour les QTL à effet moyen et à plus de 75 % des cas pour les QTL à fort effet (Gilbert et *al.* données non publiées). Nos analyses GWAS et LA montrent que sur la totalité des régions détectées (127 régions), 11 % sont à fort effet, 77 % sont à effet modéré et 12 % des régions sont à faible effet.

La situation expérimentale idéale aurait été si les infrastructures et les conditions financières le permettaient, de produire en plus de nos animaux backcross Large White x (Large White x Créole), des animaux backcross Créole x (Large White x Créole). En effet, cela aurait permis d'avoir des génotypes des animaux ayant des phénotypes pour lesquels la valeur moyenne de la population F1 est plus proche de celle des porcs Large White que Créole.

4.1.2 Les phénotypes étudiés

Dans nos études, nous avons caractérisé l'adaptation à la chaleur en mesurant à la fois des phénotypes de production (poids vif, épaisseur de lard, ...) et des phénotypes de thermorégulation (températures corporelles). La thermorégulation est une régulation physiologique complexe impliquant un nombre important et divers de voies physiologiques liées à la thermogénèse (production de chaleur à jeun, effet thermique du métabolisme énergétique, activité physique, ...) ou liées aux pertes de chaleur (respiration, conduction, convection, radiation), sont impliquées. De ce fait, la caractérisation des réponses

thermorégulatrices ne peut se cantonner à l'évaluation ponctuelle de seulement deux caractères (températures rectale et cutanée). Des techniques de mesures en routine et sur un nombre important d'animaux sur d'autres paramètres de la thermorégulation, comme le rythme cardiaque ou le rythme respiratoire sont nécessaires. Dans le cadre du projet PigHeat dans lequel ce travail s'inscrit, une partie du projet plus global est dédiée à ces aspects notamment par l'étude de profils métaboliques et de profils de transcrits.

Par ailleurs, de nombreuses études physiologiques (KENDALL et WEBSTER 2009; MUNDIA et YAMAMOTO 1997; RENAUDEAU 2016) montrent que les paramètres de thermorégulation fluctuent au cours de la journée en relation avec le nyctémère et que ces variations nyctémérales diffèrent selon les conditions climatiques. Des techniques innovantes et peu invasives (comme des capteurs de température insérés en sous-cutané, les caméras thermiques) pourraient améliorer la caractérisation fine des phénotypes d'adaptation au chaud et la précision des paramètres génétiques estimés. Par exemple, la déperdition de chaleur par voie sensible peut être estimée grâce à l'étude d'images infrarouges thermiques (Brown-Brandl et al. 2013) (*figure 21*).

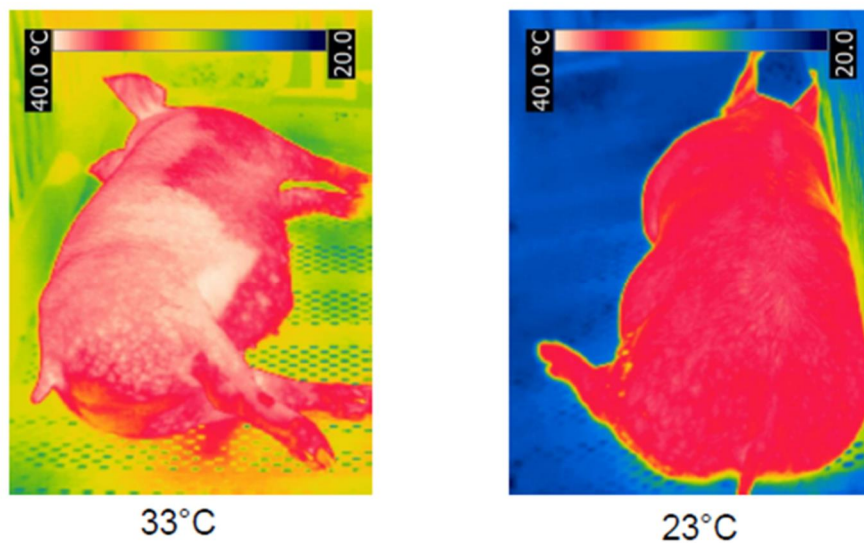


Figure 21. Image thermique de deux porcs en croissance en stress thermique (32 °C) ou à la thermoneutralité (23 °C). Les différences de couleur de la surface de l'animal indiquent les pertes de chaleur. Le porc soumis à une température ambiante de 33°C est couché sur le flanc et ses pertes de chaleur se font principalement sur la surface du corps en contact avec le sol. Le porc soumis à une température de 23 °C perd de la chaleur sur la totalité de sa surface corporelle.

Cette méthode est non invasive; de plus elle peut être utilisée à tous stades physiologiques et de façon longitudinale sur le même individu (KAMMERSGAARD *et al.* 2013; SOERENSEN et PEDERSEN 2015).

Par ailleurs, la caractérisation du déterminisme génétique de la tolérance au chaud pourrait être plus efficace si les phénotypes étudiés étaient les plus proches possible des mécanismes d'action. Dans ce contexte, les technologies « omics » offrent de nombreuses perspectives pour la découverte de phénotypes fins de type moléculaire (protéine, métabolite, transcrit) ou de type combinaisons mathématiques de phénotypes moléculaires. Dans le cadre du projet PigHeaT, une étude aborde ces aspects, notamment par l'étude de profils métaboliques et de profils de transcrits.

4.1.3 Les méthodes de détection de QTL utilisées

Dans le cadre de ce travail de thèse, nous avons réalisé à la fois des analyses GWAS et LA. En pratique, la stratégie la plus sûre est de combiner les analyses de liaison (LA) et les analyse d'association (GWAS ou LD). Le **tableau 3** résume les caractéristiques des deux types d'analyses.

Tableau 3. Caractéristiques et limites des études de liaison et étude d'association. (adapté de OTT *et al.* (2011))

	Liaison ou LA	Association ou GWAS ou LD
Animaux	Familles	Indifférent
Paramètres	Taux de recombinaison	Statistique d'association
Résolution	< 5 Mb	< 100 kb
Nombre de SNP requis	Modéré (< 5000)	Très grand (> 300 000)
Base génétique	Observer les recombinaisons dans le pedigree	Exploiter le déséquilibre de liaison (LD)
Limites	Imprécision et faible puissance de l'analyse en cas de faible pénétrance de gènes	Ne capte pas les effets de SNPs dont la fréquence de l'allèle mineur est en dessous de 5 % (variant rare).

Rappelons que dans notre étude de détection de QTL, les analyses GWAS ont permis de détecter sans a priori sur l'origine de la transmission allélique, de nombreux loci impliqués dans la variation des phénotypes étudiés. Les analyses de liaison nous ont permis de détecter des QTL pour lesquels la transmission des allèles Créole est liée à une différence dans les performances des descendants backcross. Les analyses GWAS ont été effectuées en prenant en compte la parenté par l'estimation de la matrice d'apparentement génomique. De ce fait, nos analyses GWAS intègrent la stratification de la population des backcross étudiée et se rapprochent d'une analyse LDLA.

Dans nos analyses LA, seulement 3 régions détectées intra-environnement contiennent les régions détectées intra-environnement en GWAS. C'est-à-dire des régions en provenance du type génétique Créole et contenant des SNPs à effet quantitatif sur le caractère étudié. Ce petit nombre de régions détectées dans les deux analyses pourrait être lié à l'imprécision de l'analyse LA et/ou à la faible puissance de détection de l'analyse GWAS en lien avec la présence de variants rares dans la population étudiée (DESCH *et al.* 2013).

Des analyses LA, LD ou LDLA sont à réaliser à partir des haplotypes pour augmenter la précision de la détection. En effet, en s'intéressant non plus aux SNPs de manière individuelle, mais à plusieurs SNP transmis par le même parent, cela permettrait d'optimiser le déséquilibre de liaison et de détecter plus finement les QTL. Le principal problème réside dans la constitution de ces haplotypes. Il faut noter que nos analyses GWAS ou LA ne permettent pas d'identifier les mutations causales. En général, le gène le plus proche du locus détecté et associé à la variabilité du caractère est souvent celui qui porte le variant causal, mais ce n'est pas forcément le cas. Un génotypage plus fin, voire même un séquençage de la région d'intérêt est nécessaire pour déterminer le variant causal (DEBETTE 2012).

4.2. Vers une approche combinant génomique structurale et fonctionnelle afin de proposer des biomarqueurs pour l'évaluation et la sélection de porcs thermotolérants

Rappelons qu'un programme d'amélioration génétique se construit en plusieurs étapes, à savoir, la définition de l'objectif de sélection, l'enregistrement des caractères et des informations génétiques (pedigree et/ou génotypes), l'estimation des valeurs génétiques, la sélection des meilleurs animaux sur les critères évalués et leur diffusion à la production. Les programmes de sélection porcine actuels sont généralement transnationaux. Par conséquent, ces programmes seraient plus efficaces s'ils obtenaient des animaux capables d'exprimer leur potentiel dans les différents milieux de production (robustesse).

L'amélioration de la tolérance à la chaleur des animaux peut être obtenue soit par une inclusion directe des indicateurs de tolérance au chaud dans un l'index de sélection, soit par la sélection d'animaux performants sur les caractères de production dans différents milieux de production (GOURDINE *et al.* 2013). La première option (inclusion de la résistance au **stress thermique** dans l'index) nécessite une bonne connaissance des caractères liés à l'adaptation à la chaleur (pertinence biologique, facilité de mesures, pondération économique). La seconde option (sélection d'animaux productifs dans différents milieux de production) nécessite de

bien caractériser les milieux (climat, aliment, sanitaire) et les performances des animaux dans les différents milieux de production.

Dans la pratique, l'estimation des valeurs génétiques des reproducteurs à partir de bases de données à grande échelle sous plusieurs environnements climatiques peut être coûteuse. Par ailleurs ne pas prendre directement en considération des paramètres liés à la tolérance à la chaleur comme les paramètres de thermorégulation risquerait d'éliminer des variants de gènes potentiellement intéressants pour l'adaptation au chaud. Les caractères liés à la tolérance à la chaleur sont souvent basés sur des mesures des capacités de thermorégulation (température rectale ou cutanée) ou sur d'autres paramètres physiologiques comme le rythme cardiaque ou le rythme respiratoire. Nos études confirment que les caractères de thermorégulation présente une variabilité génétique, suggérant la possibilité de sélectionner sur les réponses thermorégulatrices pour améliorer la tolérance au **stress thermique**. Cependant, selon l'antagonisme génétique entre l'adaptation à la chaleur et les caractères de production, la sélection pour la tolérance à la chaleur peut avoir des conséquences défavorables sur la performance de croissance et le revenu de l'éleveur.

Nos résultats nous ont permis de lister un nombre important de SNP ayant un effet significatif sur la variabilité des caractères de production et/ou de thermorégulation. Dans un premier temps, il faut que les biomarqueurs identifiés ayant des effets favorables sur la tolérance au chaud dans cette thèse soient confirmés ou infirmés par d'autres méthodes statistiques (comme analyse LDLA sur des haplotypes) ou par les résultats complémentaires issus d'analyses d'autres phénotypes (par exemple l'étude des transcrits). Dans un second temps, il faut que ces marqueurs génétiques soient validés sur d'autres races pour évaluer leur capacité à prédire précocement les animaux potentiellement thermotolérants. Il sera alors possible d'évaluer leurs intérêts et les modalités d'acquisition des données afin de prendre en considération ces informations génomiques dans la sélection d'animaux adaptés au chaud. Cette prise en compte pourra se faire en utilisant une analyse moléculaire de l'ADN à partir d'échantillons de sang ou d'autres tissus (poils, cartilage..), même en absence d'identification des gènes codants n'auront pas été identifiés.

D'un point de vue pratique, si les fortes interactions $G \times E$ obtenues dans nos études sont confirmées par d'autres études et des études complémentaires, le dispositif de sélection pour améliorer le développement de la production porcine des régions chaudes pourrait radicalement changer. Le dispositif actuel dans de nombreux pays, comme la France a été

schématisé plus haut dans le premier schéma de la *figure 17*. L'éleveur de porcs en région tropicale dispose de l'amélioration génétique obtenue dans les noyaux de sélection en milieu tempéré, via les reproducteurs issus des élevages de multiplication situés en milieu tempéré. En cas de faibles à moyennes interactions $G \times E$, un tel dispositif pourrait être amélioré en obtenant des données sur les animaux en multiplication élevés en milieu tropical (en situation de stress chronique). En cas de fortes interactions, un dispositif de sélection par environnement serait la solution la plus optimale d'un point de vue de l'expression du potentiel génétique, mais probablement pas d'un point de vue financier.

Une autre option pour sélectionner des animaux thermotolérants pourrait être d'utiliser les informations moléculaires issues des analyses en génomique fonctionnelle (transcrits, protéines ou métabolites) comme outils de diagnostic de la tolérance à la chaleur chez les futurs reproducteurs des noyaux de sélection en 2 étapes (1^{ère} étape basée sur l'estimation conventionnelle des valeurs génétiques des candidats ; 2^{ème} étape diagnostic des candidats thermotolérants). Dans le cadre du projet PigHeat, les travaux de Dou et *al.* (données non publiées) sur les profils métaboliques du plasma sanguin sont prometteuses. En effet, ces auteurs ont obtenu une corrélation de l'ordre de 0,96 entre la proportion d'animaux prédits comme étant sensibles à la chaleur et la proportion d'animaux réellement sensibles. Ces auteurs ont utilisé un indicateur de sensibilité basé sur les profils métaboliques en relation avec la proline, la glutamine et l'arginine. L'identification de biomarqueurs de résistance, de sensibilité ou de robustesse au **stress thermique** constitue donc une étape importante pour une meilleure gestion génétique de la tolérance à la chaleur chez le porc. Cette identification est à mener en parallèle avec les études sur la compréhension des mécanismes impliqués dans la tolérance à la chaleur et les mécanismes physiologiques impliqués dans l'allocation des nutriments quand l'animal est en situation de **stress thermique**. Les nouveaux outils génomiques, comme l'identification des allèles ou des profils métaboliques favorables la tolérance à la chaleur, pourraient alors être utilisés pour améliorer l'efficacité des schémas de sélection en ciblant les reproducteurs les plus thermotolérants parmi les candidats possibles.

CONCLUSION

L'objectif de cette thèse était de caractériser la variabilité génétique de la tolérance à la chaleur chez le porc en croissance. Pour atteindre cet objectif nous avons caractérisé l'effet des deux environnements tempéré (thermoneutre) et tropical (**stress thermique** chronique) sur les performances de production de thermorégulation des porcs backcross entre les types génétiques « contrastés » : Large white et Créole. Puis, nous avons caractérisé la variabilité génétique des différents caractères étudiés, par l'estimation des héritabilités et des corrélations génétiques. Et enfin, nous avons détectés des régions chromosomiques associées à la tolérance à la chaleur dans cette population backcross. Au cours de cette thèse, nous avons montré que la variabilité des caractères de production et de thermorégulation a une part plus ou moins importante d'origine génétique. Il ressort de l'ensemble de ce travail qu'il existe des interactions génétique x environnement (G x E) sur la majorité des caractères étudiés.

Ce travail apporte des résultats originaux sur la génétique de la tolérance à la chaleur chez le porc en croissance, comme l'estimation de l'héritabilité des caractères de thermorégulation, la détection des QTL liés aux températures corporelles et la mise en évidence de la contribution du patrimoine génétique du porc Créole.

En effet, nos études confirment que les réponses des animaux à un **stress thermique** chronique sont très variables dans une population donnée (les backcross) et d'une population à une autre (Large White vs. Créole). Nous confirmons aussi qu'une partie de cette variabilité est génétique. Du fait des interactions G x E, de nombreuses questions restent néanmoins en suspens, comme la définition précise de la tolérance au chaud sur la base des caractères étudiés.

Qu'est-ce qu'un porc tolérant à la chaleur ? Est-ce qui a une température interne élevée ou faible par rapport à la température interne moyenne de la population ? Est-ce celui qui a une vitesse de croissance plus élevée que la moyenne en conditions de stress thermique ? Jusqu'à quel point peut-on envisager d'améliorer les performances de croissance en améliorant la résistance à la chaleur ?

De manière plus large, l'élevage, quoique controversé actuellement, joue un rôle majeur dans l'amélioration de la sécurité alimentaire et la réduction de la pauvreté dans le monde. L'augmentation des productions animales d'ici 2050 se fera essentiellement par l'augmentation de la production de monogastriques et principalement dans les pays tropicaux et subtropicaux. Ces régions représentent plus de 50 % de la production porcine mondiale et

elles sont principalement composées d'exploitations de production porcine de taille moyenne (entre 20 et 100 truies) à petites (moins de 10 truies). Cette augmentation de la production de produits animaux ne pourra pas se faire sans tenir compte des enjeux environnementaux (durabilité des écosystèmes, biodiversité, émission de gaz à effet de serre, ressources en eau, déforestation, pollution et gestion des sols ...) qui dépassent le cadre de la génétique. Néanmoins, c'est dans ce cadre à dimension agro-écologique que la génétique doit s'inscrire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AIT-BOULAHSEN, A., J. D. GARLICH and F. W. EDENS, 1989 Effect of fasting and acute heat stress on body temperature, blood acid-base and electrolyte status in chickens. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* **94**: 683-687.
- AKANNO, E. C., F. S. SCHENKEL, V. M. QUINTON, R. M. FRIENDSHIP and J. A. B. ROBINSON, 2013 Meta-analysis of genetic parameter estimates for reproduction, growth and carcass traits of pigs in the tropics. *Livestock Science* **152**: 101-113.
- AL-BATSHAN, H. A., 2002 Performance and Heat Tolerance of Broilers as Affected by Genotype and High Ambient Temperature. *Asian-Australas J Anim Sci* **15**: 1502-1506.
- AL-MURRANI, W. K., A. KASSAB, H. Z. AL-SAM and A. M. K. AL-ATHARI, 1997 Heterophil/lymphocyte ratio as a selection criterion for heat resistance in domestic fowls. *British Poultry Science* **38**: 159-163.
- ANDO, T., W. XIAO, P. GAO, S. NAMIRANIAN, K. MATSUMOTO *et al.*, 2014 Critical Role for Mast Cell Stat5 Activity in Skin Inflammation. *Cell reports* **6**: 366-376.
- ARNAUD-LOPEZ, L., G. USALA, G. CERESINI, B. D. MITCHELL, M. G. PILIA *et al.*, 2008 Phosphodiesterase 8B Gene Variants Are Associated with Serum TSH Levels and Thyroid Function. *American Journal of Human Genetics* **82**: 1270-1280.
- ASAE, 1999 ASAE Standards, 44th Edition. EP270.5. design of Ventilation Systems For Poultry and Livestock Shelters., ASAE, St. Joseph, MI.
- ASHRAE, 1998 ASHRAE Fundamentals. Environmental Control For Animals and Plants- Physiological Considerations., ASHRAE, New York.
- AULCHENKO, Y. S., 2015 Package GenABEL, edited by G.-W. S. A. ANALYSIS.
- AULCHENKO, Y. S., D.-J. DE KONING and C. HALEY, 2007 Genomewide Rapid Association Using Mixed Model and Regression: A Fast and Simple Method For Genomewide Pedigree-Based Quantitative Trait Loci Association Analysis. *Genetics* **177**: 577-585.
- BABOR, H., A. B. OKAB, E. M. SAMARA, K. A. ABDOUN, O. AL-TAYIB *et al.*, 2014 Adaptive thermophysiological adjustments of gazelles to survive hot summer conditions. *Pakistan J.Zool.* **46**: 245-252.
- BAMBOU, J.-C., J.-L. GOURDINE, R. GRONDIN, N. VACHIERY and D. RENAUDEAU, 2011 Effect of heat challenge on peripheral blood mononuclear cell viability: comparison of a tropical and temperate pig breed. *Tropical Animal Health and Production* **43**: 1535-1541.
- BARB, C. R., X. YAN, M. J. AZAIN, R. R. KRAELING, G. B. RAMPACEK *et al.*, 1998 Recombinant porcine leptin reduces feed intake and stimulates growth hormone secretion in swine. *Domestic Animal Endocrinology* **15**: 77-86.
- BARNES, B. R., J. W. RYDER, T. L. STEILER, L. G. D. FRYER, D. CARLING *et al.*, 2002 Isoform-Specific Regulation of 5' AMP-Activated Protein Kinase in Skeletal Muscle From Obese Zucker Rats in Response to Contraction. *Diabetes* **51**: 2703-2708.
- BARNES, V. L., A. BHAT, A. UNNIKRISSHANNAN, A. R. HEYDARI, R. ARKING *et al.*, 2014 SIN3 is critical for stress resistance and modulates adult lifespan. *Aging (Albany NY)* **6**: 645-660.
- BARTELT, A., O. T. BRUNS, R. REIMER, H. HOHENBERG, H. ITRICH *et al.*, 2011 Brown adipose tissue activity controls triglyceride clearance. *Nat Med* **17**: 200-205.
- BAUDET, M., H. ARCHIMEDE, M. GIORGI, D. BERAMICE, M. BRUCTER *et al.*, 2015 Effet de la conduite d'élevage et du type génétique sur les performances du porc à l'engraissement élevé en milieu tropical humide. *Journées de la Recherche Porcine* **47**: 253-254.

- BEATTY, D. T., A. BARNES, E. TAYLOR, D. PETHICK, M. MCCARTHY *et al.*, 2006 Physiological responses of *Bos taurus* and *Bos indicus* cattle to prolonged, continuous heat and humidity. *Journal of Animal Science* **84**: 972-985.
- BECKER, B. A., J. J. KLIR, R. L. MATTERI, D. E. SPIERS, M. ELLERSIEK *et al.*, 1997 Endocrine and thermoregulatory responses to acute thermal exposures in 6-month-old pigs reared in different neonatal environments. *Journal of Thermal Biology* **22**: 87-93.
- BERBIGIER, P., 1975 Echange thermiques au niveau de la peau des porcelets élevés en climat tropical. II Influence du mouillage. *Annales de Zootechnie* **24**: 671-683.
- BERGGREN, O., A. ALEXSSON, D. L. MORRIS, K. TANDRE, G. WEBER *et al.*, 2015 IFN- α production by plasmacytoid dendritic cell associations with polymorphisms in gene loci related to autoimmune and inflammatory diseases. *Human Molecular Genetics* **24**: 3571-3581.
- BERGHOF, T. V. L., H. K. PARMENTIER, J. A. J. ARTS, A. A. HULZEBOSCH, J. J. V. D. POEL *et al.*, 2017 Genome-wide association study identifies major effect on natural antibodies in chickens.
- BERGMAN, B. C., M.-A. CORNIER, T. J. HORTON, D. H. BESSESEN and R. H. ECKEL, 2008 Skeletal muscle *munc18c* and *syntaxin 4* in human obesity. *Nutrition & Metabolism* **5**: 21-21.
- BERGMAN, D., M. HALJE, M. NORDIN and W. ENGSTRÖM, 2013 Insulin-Like Growth Factor 2 in Development and Disease: A Mini-Review. *Gerontology* **59**: 240-249.
- BERMAN, A., 2011 Invited review: Are adaptations present to support dairy cattle productivity in warm climates? *Journal of Dairy Science* **94**: 2147-2158.
- BERNABUCCI, U., N. LACETERA, L. H. BAUMGARD, R. P. RHOADS, B. RONCHI *et al.*, 2010 Metabolic and hormonal acclimation to heat stress in domesticated ruminants. *Animal* **4**: 1167-1183.
- BIANCA, W., 1968 Thermoregulation, pp. 97-118 in *Adaptation of Domestic Animals*, edited by H. E.S.E. Lea & Febiger, Washington.
- BIDANEL, J. P., J. RICQUET, P. CHARDON, F. HATEY, P. LE ROY *et al.*, 2003 Apport des nouvelles biotechnologies aux programmes d'amélioration génétique du porc. *Journées de la Recherche Porcine* **35**: 355-368.
- BIGELOW, J. A., and T. R. HOUP, 1988 Feeding and drinking patterns in young pigs. *Physiology & Behavior* **43**: 99-109.
- BLOEMHOF, S., A. KAUSE, E. F. KNOL, J. A. M. VAN ARENDONK and I. MISZTAL, 2012 Heat stress effects on farrowing rate in sows: Genetic parameter estimation using within-line and crossbred models. *Journal of Animal Science* **90**: 2109-2119.
- BLOEMHOF, S., P. K. MATHUR, E. F. KNOL and E. H. VAN DER WAAIJ, 2013 Effect of daily environmental temperature on farrowing rate and total born in dam line sows. *Journal of Animal Science* **91**: 2667-2679.
- BOER, M. P., D. WRIGHT, L. FENG, D. W. PODLICH, L. LUO *et al.*, 2007 A Mixed-Model Quantitative Trait Loci (QTL) Analysis for Multiple-Environment Trial Data Using Environmental Covariables for QTL-by-Environment Interactions, With an Example in Maize. *Genetics* **177**: 1801-1813.
- BOHMANOVA, J., I. MISZTAL, S. TSURUTA, H. D. NORMAN and T. J. LAWLOR, 2006 Effects of accounting for heat stress on genetic evaluation of US Holsteins for milk by a test day model. *Journal of Animal Science* **84**: 137-138.
- BRADFORD, M. A., B. BERG, D. S. MAYNARD, W. R. WIEDER and S. A. WOOD, 2016 Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology* **104**: 229-238.

- BROUWER, E., 1964 Report of sub-committee on constants and factors, pp. 441-443, edited by K. L. BLAXTER. Academic Press, London.
- BROWN-BRANDL, T. M., R. A. EIGENBERG, J. A. NIENABER and S. D. KACHMAN, 2001 Thermoregulatory profile of a newer genetic line of pig. *Livestock Production Science* **71**: 253-260.
- BROWN-BRANDL, T. M., R. A. EIGENBERG and J. L. PURSWELL, 2013 Using thermal imaging as a method of investigating thermal thresholds in finishing pigs. *Biosystems Engineering* **114**: 327-333.
- BROWN-BRANDL, T. M., J. A. NIENABER and J. T. YEN, 2000 Manual and thermal induced feed intake restriction on finishing barrows. I: effects on growth, carcass composition, and feeding behavior. *Transactions of the ASAE* **43**: 987-992.
- BURGOS-PAZ, W., C. A. SOUZA, H. J. MEGENS, Y. RAMAYO-CALDAS, M. MELO *et al.*, 2013 Porcine colonization of the Americas: a 60k SNP story. *Heredity* **110**: 321-330.
- BURNS, B. M., D. J. REID and J. F. TAYLOR, 1997 An evaluation of growth and adaptive traits of different cattle genotypes in a subtropical environment. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **37**: 399-405.
- BURROW, H. M., 2001 Variances and covariances between productive and adaptive traits and temperament in composite breed of tropical beef cattle. *Livestock Production Science* **70**: 213-233.
- BURROW, H. M., and K. C. PRAYAGA, 2004 Correlated responses in productive and adaptive traits and temperament following selection for growth and heat resistance in tropical beef cattle. *Livestock Production Science* **86**: 143-161.
- CAMERON, N. D., 2000 Genotype with nutrition interaction for protein and lipid deposition in pigs, British Society of Animal Science, Scarborough.
- CAMPOS, P. H. R. F., E. LABUSSIÈRE, J. HERNÁNDEZ-GARCÍA, S. DUBOIS, D. RENAUDEAU *et al.*, 2014a Effects of ambient temperature on energy and nitrogen utilization in lipopolysaccharide-challenged growing pigs¹. *Journal of Animal Science* **92**: 4909-4920.
- CAMPOS, P. H. R. F., J. NOBLET, Y. JAGUELIN-PEYRAUD, H. GILBERT, P. MORMÈDE *et al.*, 2014b Thermoregulatory responses during thermal acclimation in pigs divergently selected for residual feed intake. *International Journal of Biometeorology* **58**: 1545-1557.
- CANOPE, I., and Y. RAYNAUD, 1981 Etude comparative des performances de reproduction, d'engraissement et de carcasse des porcs Créoles et large White en Guadeloupe. *Journée des Recherches Porcines en France* **13**: 307-316.
- CARDOSO, F. F., and R. J. TEMPELMAN, 2012 Linear reaction norm models for genetic merit prediction of Angus cattle under genotype by environment interaction¹. *Journal of Animal Science* **90**: 2130-2141.
- CHARLET-LERY, G., and M. T. MOREL, 1977 Influence du régime alimentaire sur les quotients respiratoires et sur les dépôts lipidiques du porc en croissance. *Journées de la Recherche Porcine* **9**: 231-234.
- CHRISTISON, G. I., and C. J. HEIDENREICH, 1968 Heat death in a pig. *International Journal of Biometeorology* **12**: 365-367.
- CHRISTON, R., 1986 Influence du niveau d'alimentation sur la croissance et le depot lipidique chez le porc Large-White eleve en milieu tropical, pp. 137-142 in *18. Journées de la Recherche Porcine*. ITP, Paris.
- CHRISTON, R., 1988 The effect of tropical ambient temperature on growth and metabolism in pigs. *Journal of Animal Science* **66**: 3112-3123.

- CLOSE, W. H. (Editor), 1989 *The influence of the thermal environment on the voluntary food intake of pigs*. Occasional publication of the British Society of Animal Production, Edinburgh, UK.
- CLOSE, W. H., J. M. FORBES, M. A. VARLEY and T. L. J. LAWRENCE, 1989 The influence of thermal environment on the voluntary food intake of pigs, pp. 87-96. The British Society of Animal Production, Leeds.
- COLLIN, A., M. J. VAZ and J. LE DIVIDICH, 2002 Effects of high temperature on body temperature and hormonal adjustments in piglets. *Reproduction Nutrition Développement* **42**: 54-53.
- COLLINS, K. J., and J. S. WEINER, 1968 Endocrinological aspects of exposure to high environmental temperatures. *Physiological Reviews* **48**: 785-839.
- CORNILLON, P., A. GUYADER, F. HUSSON, N. JEGOU, J. JOSSE *et al.*, 2012 *Statistiques avec R*. Presses universitaires de Rennes.
- COURBOULAY, V., 2005 Conséquences d'une augmentation de la surface par animal sur les performances, les lésions et le comportement du porc à l'engrais. *Journées de la Recherche Porcine* **37**: 465-470.
- COURBOULAY, V., A. BREGEON, P. MASSABIE and M.-S. M.-C., 2003 Incidence du type de sol (caillebotis partiel/caillebotis intégral) et de la taille de la case sur le bien-être des porcs charcutiers. *Journées de la Recherche Porcine* **35**: 163-170.
- COURBOULAY, V., I. CORREGE, D. GAUDRE, C. GOURMELEN, N. GUINGAND *et al.*, 2006 Le point sur les effets de la densité en post-sevrage et engraissement. *Techni-porc* **29**: 7-13.
- DA SILVA, R. G., 1973 Improving tropical beef cattle by simultaneous selection for weight and heat tolerance. Heritability and correlation of the traits. *Journal of Animal Science* **37**: 637-642.
- DAGHIR, N., 2008 Nutrient requirements of poultry at high temperature. *Poultry production in hot climate* **133**.
- DANGI, S. S., M. GUPTA, V. NAGAR, V. P. YADAV, S. K. DANGI *et al.*, 2014 Impact of short-term heat stress on physiological responses and expression profile of HSPs in Barbari goats. *International Journal of Biometeorology* **58**: 2085-2093.
- DANTZER, R. and P. MORMEDE, 1979 *Le stress en élevage intensif*. Inra Actualité scientifiques et agronomiques. INRA-Masson. Paris
- DAUNCEY, M. J., and D. L. INGRAM, 1986 Acclimatization to warm or cold temperatures and the role of food intake. *Journal of Theoretical Biology* **11**: 89-93.
- DAVOLI, R., S. BRAGLIA, V. VALASTRO, C. ANNARRATONE, M. COMELLA *et al.*, 2012 Analysis of MC4R polymorphism in Italian Large White and Italian Duroc pigs: Association with carcass traits. *Meat Science* **90**: 887-892.
- DE KONING, D. J., A. P. RATTINK, B. HARLIZIUS, M. A. GROENEN, E. W. BRASCAMP *et al.*, 2001 Detection of characterization of quantitative trait loci for growth and reproduction traits in pigs. *Livest Prod Sci* **72**.
- DEB, R., B. SAJJANAR, U. SINGH, S. KUMAR, R. SINGH *et al.*, 2014 Effect of heat stress on the expression profile of Hsp90 among Sahiwal (*Bos indicus*) and Frieswal (*Bos indicus* × *Bos taurus*) breed of cattle: A comparative study. *Gene* **536**: 435-440.
- DEBETTE, S., 2012 Comment lire une étude d'association génétique pangénomique (GWAS)? *Sang Trombose Vaisseaux* **24**: 240-247.
- DELATE, J.-J., 1994 Etude sur les bâtiments d'élevage utilisés en production porcine en zone tropicale, pp. 74. CIRAD-EMVT, Maisons-Alfort.
- DELGADO, C., M. ROSEGRANT, H. STEINFELD, E. SIMÉON and C. COURBOIS, 1999 *Livestock to 2020: The Next Food Revolution*. Vision initiative food, agriculture, and the

- environment discussion Paper 28, pp. 1-88. International FoodPolicy Research Institute, Washington D.C.
- DENICOURT, M., D. GRADEL and G. P. MARTINEAU, 1987 Approche clinique d'une porcherie:examen du bâtiment. *Can Vet J* **28**: 346-354.
- DERNO, M., W. JENTSCH and L. HOFFMANN, 1995 Effect of long time exposure to different environmental temperatures on heat production of growing pigs. *Livestock Production Science* **43**: 149-152.
- DESCH, K. C., A. B. OZEL, D. SIEMIENIAK, Y. KALISH, J. A. SHAVIT *et al.*, 2013 Linkage analysis identifies a locus for plasma von Willebrand factor undetected by genome-wide association. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**: 588-593.
- DESMOULIN, B., 1978 Études sur la composition corporelle du porc applications scientifiques ou techniques. *Journées de la Recherche Porcine* **9**: 211-234.
- DIKMEN, S., J. B. COLE, D. J. NULL and P. J. HANSEN, 2012 Heritability of rectal temperature and genetic correlations with production and reproduction traits in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **95**: 3401-3405.
- DIKMEN, S., J. B. COLE, D. J. NULL and P. J. HANSEN, 2013 Genome-Wide Association Mapping for Identification of Quantitative Trait Loci for Rectal Temperature during Heat Stress in Holstein Cattle. *PLoS ONE* **8**: e69202.
- DUAN, Y.-Y., J.-W. MA, F. YUAN, L.-B. HUANG, K.-X. YANG *et al.*, 2009 Genome-wide identification of quantitative trait loci for pork temperature, pH decline, and glycolytic potential in a large-scale White Duroc × Chinese Erhualian resource population. *Journal of Animal Science* **87**: 9-16.
- DUCREUX, E., B. ALOUI, P. ROBIN, J. Y. DOURMAD, V. COURBOULAY *et al.*, 2002 Les porcs affichent leurs préférences vis-à-vis du type de sol en fonction de la température ambiante. *Journées de la Recherche Porcine* **34**: 211-216.
- DUEE, P. H., and B. SEVE, 1978 Alimentation azotée du porc. *Journées de la Recherche Porcine en France* **10**: 167-207.
- DUTERTRE, C., P. MASSABIE, S. GINESTET and R. GRANIER, 1998 Effects of evaporative cooling on pig house ambience and on fattening pig growth performance. [French]. *Journées de la Recherche Porcine en France* **30**: 337-342.
- EINARSSON, S., Y. BRANDT, N. LUNDEHEIM and A. MADEJ, 2008 Stress and its influence on reproduction in pigs:a review. *Acta Veterinaria Scandinavica* **58**: 48.
- ELLERO-SIMATOS, S., 2013 Le tissu adipeux,
- FAN, B., S. K. ONTERU, G. S. PLASTOW and M. F. ROTHSCHILD, 2009 Detailed characterization of the porcine MC4R gene in relation to fatness and growth. *Animal Genetics* **40**: 401-409.
- FEDDES, J. J. R., B. A. YOUNG and J. A. DESHAZER, 1989 Influence of temperature and light on feeding behaviour of pigs. *Applied Animal Behaviour Science* **23**: 215-222.
- FIALHO, E. T., and T. R. CLINE, 1991 Influence of environmental temperature and dietary protein levels on apparent digestibility of protein and amino acids and energy balance in growing pigs, pp. 132-138 in *Vth International Symposium on Digestive Physiology in Pigs*, edited by M. W. A. VERSTEGEN, J. HUISMAN and L. A. DEN HARTOG. EEAP Publication, Netherlands.
- FLEMING, D. S., S. WEIGEND, H. SIMIANER, A. WEIGEND, M. ROTHSCHILD *et al.*, 2017 Genomic Comparison of Indigenous African and Northern European Chickens Reveals Putative Mechanisms of Stress Tolerance Related to Environmental Selection Pressure. *G3: Genes|Genomes|Genetics* **7**: 1525-1537.

- FONTANESI, L., G. SCHIAVO, G. GALIMBERTI, D. G. CALÒ and V. RUSSO, 2014 A genomewide association study for average daily gain in Italian Large White pigs1. *Journal of Animal Science* **92**.
- FORSLING, M. L., D. L. INGRAM and M. W. STANIER, 1976 Effects of various ambient temperatures and of heating and cooling the hypothalamus and cervical spinal cord on antidiuretic hormone secretion and urinary osmolality in pigs. *The Journal of Physiology* **257**: 673-686.
- FOURY, A., T. TRIBOUT, C. BAZIN, Y. BILLON, M. BOUFFAUD *et al.*, 2009 Estimation of genetic trends from 1977 to 2000 for stress-responsive systems in French Large White and Landrace pig populations using frozen semen. *Animal* **3**: 1681-1687.
- FRASER, A. F., 1970 Studies on heat stress in pigs in a tropical environment. *Tropical Animal Health and Production* **2**: 76-86.
- FULLER, M. F., 1965 The effect of environmental temperature on the nitrogen metabolism and growth of the young pig. *British Journal of Nutrition* **19**: 531-546.
- GERAERT, P. A., J. C. F. PADILHA and S. GUILLAUMIN, 1996 Metabolic and endocrine changes induced by chronic heat exposure in broiler chickens: growth performance, body composition and energy retention. *British Journal of Nutrition* **75**: 195-204.
- GIEC, 2014 Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer]. Genève, Suisse. GIEC: 161.
- GILBERT, H., Y. BILLON, L. BROSSARD, J. FAURE, P. GATELLIER *et al.*, 2017 Review: divergent selection for residual feed intake in the growing pig. *Animal*: 1-13.
- GOOR, A., K. J. BOLEK, C. M. ASHWELL, M. E. PERSIA, M. F. ROTHSCHILD *et al.*, 2015 Identification of quantitative trait loci for body temperature, body weight, breast yield, and digestibility in an advanced intercross line of chickens under heat stress. *Genetics Selection Evolution* **47**: 1-13.
- GOURDINE, J.-L., J. C. BAMBOU, M. BAUDET, D. BERAMICE, B. BOCAGE *et al.*, 2016 Small scale outdoor pig systems in the tropics: impacts on the soil, the physiological and the zootechnical responses of fattening pigs, in *52nd CFCS Annual Meeting*, edited by È. CFCS, Guadeloupe.
- GOURDINE, J. L., 2006 Analyse des facteurs limitant les performances de reproduction des truies élevées sous un milieu tropical humide, pp. 1-182. Institut national agronomique Paris-Grignon.
- GOURDINE, J. L., J. P. BIDANEL, A. MENENDEZ-BUXADERA, N. MANDONNET, M. NAVES *et al.*, 2007 Estimation des relations génétiques de la température rectale chez la truie en lactation en relation avec les performances. *Journées de la Recherche Porcine* **39**: 293-294.
- GOURDINE, J. L., M. CYRILLE and D. RENAUDEAU, 2010a Thermoregulatory response and relationships with performance of Large White growing pigs reared in tropical humid climate. , pp. 380-381 in *International Symposium on Sustainable Animal Production in the Tropics: Farming in a Changing World*, edited by C. U. PRESS. British Society of Animal Science, Guadeloupe.
- GOURDINE, J. L., A. LEBRUN and F. SILOU, 2010b Investigaciones para evaluar diversidad en cerdos criollos de Guadeloupe. *Revista Computadorizada de Produccion Porcina* **17**: 129-132.
- GOURDINE, J. L., N. MANDONNET, M. GIORGI and D. RENAUDEAU, 2017 Genetic parameters for thermoregulation and production traits in lactating sows reared in tropical climate. *Animal* **11**: 365-374.

- GOURDINE, J. L., H. QUESNEL, J. P. BIDANEL and D. RENAUDEAU, 2006 Effects of season, parity, and lactation performance on reproductive performance of sows in tropical humid climate. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences* **19**: 1111-1120.
- GOURDINE, J. L., D. RENAUDEAU, C. ANAIS and K. BENONY, 2005 Influence du climat tropical et du type génétique sur les performances et le comportement alimentaire de la truie en lactation. *Journées de la Recherche Porcine en France* **37**: 179-186.
- GOURDINE, J. L., D. RENAUDEAU, J. RIQUET, J. P. BIDANEL and H. GILBERT, 2013 Breeding pigs for heat tolerance: challenges to face, in *EAAP, Annual Meeting of the European Association for Animal Production*. EAAP, Nantes, France.
- GRANIER, R., P. MASSABIE and A. BOUBY, 1998 Effect of the humidity level of ambient air (temperature 28 deg C) on the growth performance of growing-finishing pigs. [French]. *Journées de la Recherche Porcine en France* **30**: 331-336.
- GROENEVELD, E., M. KOVAC and N. MIELENZ, 2010 VCE User's Guide and Reference Manual Version 6.0.
- GUPTA, M., S. KUMAR, S. S. DANGI and B. L. JANGIR, 2013 Physiological, Biochemical and Molecular Responses to Thermal Stress in Goats. *Int. J. Livest. Res.* **3**: 27-38.
- HAEUSSERMANN, A., E. HARTUNG, T. JUNGBLUTH, E. VRANKEN, J.-M. AERTS *et al.*, 2007 Cooling effects and evaporation characteristics of fogging systems in an experimental piggery. *Biosystems Engineering* **97**: 395-405.
- HAFEZ, E. S. E., 1968 *Adaptation of domestic animals*. Lea & Febiger, Philadelphia, PA.
- HAYES, B. J., P. J. BOWMAN, A. J. CHAMBERLAIN, K. SAVIN, C. P. VAN TASSELL *et al.*, 2009 A Validated Genome Wide Association Study to Breed Cattle Adapted to an Environment Altered by Climate Change. *Plos One* **4**.
- HAYES, M., K. VANDE POL, T. E. WEBER, M. J. RITTER and M. ELLIS, 2016 321 Effects of room temperature on ear surface temperature of late-finishing pigs. *Journal of Animal Science* **94**: 151-151.
- HAYES, P. M., B. H. LIU, S. J. KNAPP, F. CHEN, B. JONES *et al.*, 1993 Quantitative trait locus effects and environmental interaction in a sample of North American barley germ plasm. *Theoretical and Applied Genetics* **87**: 392-401.
- HEATH, M. E., 1984 The effects of rearing-temperature on body conformation and organ size in young pigs. *Comp Biochem Physiol B.* **77**: 63-72.
- HENDERSON, C. R., 1963 *Selection index and expected genetic advance*. National Academy of Sciences and National Research Council Publication, Washington, D.C.
- HENRY, Y., 1985 Dietary factors involved in feed intake regulation in growing pigs: a review. *Livestock Production Science* **12**: 339-354.
- HEOB, E. S., 2011 Effects of heat stress on porcine skeletal muscle metabolism, pp. 31 in *Animal science*. University of Arizona, Arizona.
- HERD, R. M., and P. F. ARTHUR, 2009 Physiological basis for residual feed intake¹. *Journal of Animal Science* **87**.
- HOFFMANN, I., 2010 Climate change and the characterization, breeding and conservation of animal genetic resources. *Animal Genetics* **41**: 32-46.
- HOLMES, C. W., W. H. CLOSE, W. HARESIGN, H. SWAN and D. LEWIS, 1977 The influence of climatic variables on energy metabolism and associated aspects of productivity in the pig, pp. 51-73 in *Nutrition and the climatic environment.*, edited by BUTTERWORTHS.
- HUSON, H. J., E.-S. KIM, R. W. GODFREY, T. A. OLSON, M. C. MCCLURE *et al.*, 2014 Genome-wide association study and ancestral origins of the slick-hair coat in tropically adapted cattle. *Frontiers in Genetics* **5**.
- HUYNH, T. T. T., A. J. A. AARNINK, W. J. J. GERRITS, M. J. H. HEETKAMP, T. T. CANH *et al.*, 2005a Thermal behaviour of growing pigs in response to high temperature and humidity. *Applied Animal Behaviour Science* **91**: 1-16.

- HUYNH, T. T. T., A. J. A. AARNINK, M. W. A. VERSTEGEN, W. J. J. GERRITS, M. J. W. HEETKAMP *et al.*, 2005b Effects of increasing temperatures on physiological changes in pigs at different relative humidities. *Journal of Animal Science* **83**: 1385-1396.
- IANNUCELLI, N., J. RIQUET, M.-J. MERCAT, H. LEGROS, M. SANCRISTOBAL *et al.*, 2006 Diversité génétique des populations porcines françaises dans les régions chromosomiques soumises à la sélection: projet DIVQTL. *Les actes du BRG* **6**: 111-128.
- IDE, and INRA, 2011 *La révolution génomique animale*. Éditions France Agricole, Paris.
- IFIP-ITP, 2013 *Mémento de l'éleveur de porc*.
- INGRAM, D. L., 1965 Evaporative Cooling in the Pig. *Nature* **207**: 415-416.
- INGRAM, D. L., 1967 Stimulation of cutaneous glands in the pig. *J.Comp.Path.* **77**: 93-98.
- INGRAM, D. L., and K. F. LEGGE, 1971 The influence of deep temperatures and skin temperatures on peripheral blood flow in the pig. *Journal of physiology* **215**: 693-707.
- INGRAM, D. L., and K. F. LEGGE, 1972 The influence of deep body temperatures and skin temperatures on respiratory frequency in the pig. *The Journal of Physiology* **220**: 283-296.
- INGRAM, D. L., and L. E. MOUNT, 1975 *Man and Animals in hot environments*. Springer New York.
- ITP, 2000 *Memento de l'éleveur de porc*, Paris.
- JEON, J. H., S. C. YEON, Y. H. CHOI, W. MIN, S. KIM *et al.*, 2006 Effects of chilled drinking water on the performance of lactating sows and their litters during high ambient temperatures under farm conditions. *Livestock Science* **105**.
- JEON, J. T., O. CARLBORG, A. TORNSTEN, E. GIUFFRA, V. AMARGER *et al.*, 1999 A paternally expressed QTL affecting skeletal and cardiac muscle mass in pigs maps to the IGF2 locus. *Nat Genet* **21**.
- JIAO, S., C. MALTECCA, K. A. GRAY and J. P. CASSADY, 2014 Feed intake, average daily gain, feed efficiency, and real-time ultrasound traits in Duroc pigs: I. Genetic parameter estimation and accuracy of genomic prediction. *Journal of Animal Science* **92**: 2377-2386.
- JØRGENSEN, H., X. Q. ZHAO and B. O. EGGUM, 1996 The influence of dietary fibre and environmental temperature on the development of the gastrointestinal tract, digestibility, degree of fermentation in the hind- gut and energy metabolism in pigs. *British Journal of Nutrition* **75**: 365-378.
- KAMMERSGAARD, T. S., J. MALMKVIST and L. J. PEDERSEN, 2013 Infrared thermography – a non-invasive tool to evaluate thermal status of neonatal pigs based on surface temperature. *Animal* **7**: 2026-2034.
- KANIS, E., H. VAN DEN BELT, A. F. GROEN, J. SCHAKEL and K. H. DE GREEF, 2004 Breeding for improved welfare in pigs: a conceptual framework and its use in practice. *Animal Science* **78**: 315-329.
- KAPLAN, K. B., and R. LI, 2012 A prescription for 'stress' - the role of Hsp90 in genome stability and cellular adaptation. *Trends in Cell Biology* **22**: 576-583.
- KARSEN, L. C., C. M. VAN DUJN and Y. S. AULCHENKO, 2016 The GenABEL Project for statistical genomics. *F1000Research* **5**: 914.
- KATSUMATA, M., Y. KAJI and M. SAITOH, 1996 Growth and carcass fatness responses of finishing pigs to dietary fat supplementation at a high ambient temperature. *Animal Science* **62**: 591-598.
- KENDALL, P. E., and J. R. WEBSTER, 2009 Season and physiological status affects the circadian body temperature rhythm of dairy cows. *Livestock Science* **125**: 155-160.
- KIL, D. Y., B. G. KIM and H. H. STEIN, 2013 Feed Energy Evaluation for Growing Pigs. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences* **26**: 1205-1217.

- KIM, K. H., K. S. KIM, J. E. KIM, D. W. KIM, K. H. SEOL *et al.*, 2017 The effect of optimal space allowance on growth performance and physiological responses of pigs at different stages of growth. *Animal* **11**: 478-485.
- KIM, K. S., J. J. LEE, H. Y. SHIN, B. H. CHOI, C. K. LEE *et al.*, 2006 Association of melanocortin 4 receptor (MC4R) and high mobility group AT-hook 1 (HMGA1) polymorphisms with pig growth and fat deposition traits. *Animal Genetics* **37**: 419-421.
- KIM, S. K., N. LARSEN, T. SHORT, G. PLASTOW and F. M. ROTHSCHILD, 2000 A missense variant of the porcine melanocortin-4 receptor (MC4R) gene is associated with fatness, growth, and feed intake traits. *Mammalian Genome* **11**: 131-135.
- KLOAREG, M., L. LE BELLEGO, J. MOUROT, J. NOBLET and J. VAN MILGEN, 2004 Effets de la température ambiante et du niveau alimentaire sur le dépôt des acides gras chez le porc en croissance. *Journées de la Recherche Porcine en France*. **36**: 189-194.
- KNAP, P. W., 2005 Breeding robust pigs. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **45**: 763-773.
- KNAP, P. W., and G. SU, 2008 Genotype by environment interaction for litter size in pigs as quantified by reaction norms analysis. *Animal* **2**: 1742-1747.
- KOLMODIN, R., and P. BIJMA, 2004 Response to mass selection when the genotype by environment interaction is modelled as a linear reaction norm. *Genetics Selection Evolution* **36**: 435.
- KOONG, L. J., J. A. NIENABER, J. C. PEKAS and J. T. YEN, 1982 Effects of plane of nutrition on organ size and fasting heat production in pigs. *Journal of Nutrition* **112**: 1638-1642.
- KOUBA, M., D. HERMIER and J. LE DIVIDICH, 1999 Influence of a high ambient temperature on stearoyl-CoA-desaturase activity in the growing pig. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* **124**: 7-13.
- KOUBA, M., and P. SELIER, 2011 A review of the factors influencing the development of intermuscular adipose tissue in the growing pig. *Meat Science* **88**: 213-220.
- KREBS, H. A., H. N. MUNRO and J. B. ALLISON, 1964 The metabolic fate of amino acids, pp. 125-176 in *Mammalian protein metabolism*. Academic Press, New York.
- KREGEL, K. C., 2002 Molecular Biology of Thermoregulation: Invited Review: Heat shock proteins: modifying factors in physiological stress responses and acquired thermotolerance. *Journal of Applied Physiology* **92**: 2177-2186.
- LACETERA, N., 2012 Effect of environment on immune functions in *Environmental Physiology of Livestock*, edited by R. J. COLLIER and J. L. COLLIER. John Wiley & Sons, Inc.
- LARROUY, D., L. AMBID and D. RICHARD, 1995 La thermoregulation, pp. 1-128 in *La thermorégulation*. Nathan, Toulouse.
- LE BELLEGO, L., J. NOBLET and J. VAN MILGEN, 2001 Effets de l'exposition au chaud et de la réduction du taux de protéines de l'aliment sur les performances du porc en croissance *Journées de la Recherche Porcine en France* **33** 189-195.
- LE BELLEGO, L., J. NOBLET and J. VAN MILGEN, 2002a Effect of high temperature and low protein diets on performance of growing-finishing pigs. *Journal of Animal Science* **80**: 691-701.
- LE BELLEGO, L., J. VAN MILGEN and J. NOBLET, 2002b Effects of high ambient temperature on protein and lipid deposition and energy utilization in growing pigs. *Animal Science* **75**: 85-96.
- LE DIVIDICH, J., J. NOBLET and T. BIKAWA, 1987 Effect of environmental temperature and dietary energy concentration on the performance and carcass characteristics of growing-finishing pigs fed to equal rate of gain. *Livestock Production Science* **17**: 235-246.

- LE DIVIDICH, J., J. NOBLET, P. HERPIN, J. VAN MILGEN, N. QUINIOU *et al.*, 1998 Thermoregulation, pp. 229-263 in *Progress in Pig Science*. Nottingham University Press, Nottingham.
- LE DIVIDICH, J., and D. RINALDO, 1989a Effets de l'environnement thermique sur les performances du porc en croissance, pp. 219-230 in *21èmes Journées de la Recherche Porcine en France*.
- LE DIVIDICH, J., and D. RINALDO, 1989b Effets de l'environnement thermique sur les performances du porc en croissance. *Journées de la Recherche Porcine en France* **21**: 219-230.
- LE, S., J. JOSSE and F. HUSSON, 2008 FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. 2008 **25**: 18.
- LEFAUCHEUR, L., J. L. DIVIDICH, D. KRAUSS, P. ECOLAN, J. MOUROT *et al.*, 1989 Influence de la température d'élevage sur la croissance, le métabolisme tissulaire et la qualité de la viande. *Journées de la Recherche Porcine en France* **21**: 231-238.
- LEWIS, C. R. G., and K. L. BUNTER, 2011 Effects of seasonality and ambient temperature on genetic parameters for production and reproductive traits in pigs. *Animal Production Science* **51**: 615-626.
- LEYVRAZ, C., C. VERDUMO and V. GIUSTI, 2008 Répartition du tissu adipeux: implications cliniques, pp. 844-847 in *Revue Médicale Suisse*. Éditions Médecine & Hygiène, Suisse.
- LI, Q., and J. F. PATIENCE, 2016 Factors involved in the regulation of feed and energy intake of pigs. *Animal Feed Science and Technology*.
- LI, Y. Z., B. J. KERR, M. T. KIDD and H. W. GONYOU, 2006 Use of supplementary tryptophan to modify the behavior of pigs. *Journal of Animal Science* **84**.
- LIN, H., E. DECUYPERE and J. BUYSE, 2006a Acute heat stress induces oxidative stress in broiler chickens. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **144**: 11-17.
- LIN, H., H. C. JIAO, J. BUYSE and E. DECUYPERE, 2006b Strategies for preventing heat stress in poultry. *World's Poultry Science Journal* **62**: 71-86.
- LITTELL, R. C., P. R. HENRY and C. B. AMMERMAN, 1998 Statistical analysis of repeated measures data using SAS procedures. *Journal of Animal Science* **76**: 1216-1231.
- LOPEZ, J., G. W. JESSE, B. A. BECKER and M. R. ELLERSIECK, 1991 Effects of temperature on the performance of finishing swine. I. Effects of a hot, diurnal temperature on average daily gain, feed intake, and feed efficiency. *Journal of Animal Science* **69**: 1843-1849.
- LORVELEC, O., and E. DEPRES, 1997 Influence de la saison sur les performances de croissance du porc Large-White placé en milieu tropical et en conditions d'élevage intensif. *Journées de la Recherche Porcine en France*. **29**: 141-148.
- LOYAU, T., 2014 Etude intégrative des effets à long terme des manipulations thermiques pendant l'embryogenèse sur le métabolisme du poulet de chair, thèse in *Tours*. François-Rabelais de Tours, Tours.
- LOYAU, T., R. ROSE, H. GILBERT, D. RENAUDEAU, M. GIORGI *et al.*, 2017 Climat tempéré vs tropical: Etude des paramètres génétiques, des caractères de production et d'adaptation à la chaleur chez le porc en croissance. *Journées de la Recherche Porcine* **49**: 19-24.
- LOYAU, T., T. ZERJAL, T. B. RODENBURG, J. FABLET, M. TIXIER-BOICHARD *et al.*, 2016 Heritability of body surface temperature in hens estimated by infrared thermography at normal or hot temperatures and genetic correlations with egg and feather quality. *Animal* **10**: 1594-1601.
- MACARI, M., M. J. DAUNCEY and D. L. INGRAM, 1983 Changes in food intake in response to alterations in the ambient temperature: modifications by previous thermal and

- nutritional experience. *Pflugers Archiv - European Journal of Physiology* **396**: 231-237.
- MACARI, M., S. M. F. ZUIM, E. R. SECATO and J. GUERREIRO, 1986 Effects of ambient temperature and thyroid hormones on food intake by pigs. *Physiology & Behavior* **36**: 1035-1039.
- MACKINNON, M. J., K. MEYER and D. J. S. HETZEL, 1991 Genetic variation and covariation for growth, parasite resistance and heat tolerance in tropical cattle. *Livestock Production Science* **27**: 105-122.
- MANDONNET, N., E. TILLARD, B. FAYE, A. COLLIN, J. L. GOURDINE *et al.*, 2011 Adaptation des animaux d'élevage aux multiples contraintes des régions chaudes. *INRA Productions Animales* **24**: 41-64.
- MARAI, I. F. M., A. A. EL-DARAWANY, A. FADIEL and M. A. M. ABDEL-HAFEZ, 2007 Physiological traits as affected by heat stress in sheep—A review. *Small Ruminant Research* **71**: 1-12.
- MARTIN, O., 2009 Modélisation systémique des performances des femelles de ruminants. Application au cas de la vache laitière, in *Sciences Animales*. Agro Paris Tech, Paris.
- MASSABIE, P., 2001 L'abreuvement des porcs. *Techni-porc* **24**: 9-14.
- MASSABIE, P., 2003 Température élevée et hygrométrie : incidence sur le post-sevrage. *Techni-porc* **26**: 11-15.
- MASSABIE, P., R. GRANIER and J. L. DIVIDICH, 1996 Influence de la température ambiante sur les performances zootechniques du porc à l'engrais alimenté ad libitum. *Journées de la Recherche Porcine en France* **28**: 189-194.
- MASSABIE, P., R. GRANIER and A. GASC, 2001a Effet de la vitesse d'air sur le comportement et les performances du porc charcutier en fonction de la température ambiante. *Journées Rech. Porcine en France* **33**: 1-7.
- MASSABIE, P., R. GRANIER and A. GASC, 2001b Effet de la vitesse de l'air sur le comportement et les performances du porc charcutier en fonction de la température ambiante. *Journées de la Recherche Porcine* **33**: 1-7.
- MASSABIE, P., R. GRANIER and V. LARRERE, 2006 Densité et température ambiante: incidence sur les performances du porc à l'engrais. *Journées de la Recherche Porcine* **38**: 407-414.
- MASSABIE, P., R. GRANIER, J. LE DIVIDICH, P. CHEVILLON, M. BOUYSSIERE *et al.*, 1998 Influence des conditions d'élevage sur les performances de croissance du porc et la qualité des viandes: Effet sur les performances zootechniques et la qualité de carcasse.1. *Journées de la Recherche Porcine* **30**: 37-41.
- MASSABIE, P., and N. LEBAS, 2011 Incidence du débit à l'abreuvoir sur les quantités d'eau ingérées et gaspillées par des porcs du sevrage à l'abattage. *Journées de la Recherche Porcine* **43**: 219-220.
- MCDOWELL, R. E., J. C. WILK and C. W. TALBOTT, 1996 Economic viability of crosses of *Bos taurus* and *Bos indicus* for dairying in warm climates. *Journal of Dairy Science* **79**: 1292-1303.
- MCGLONE, J. J., W. F. STANSBURY and L. F. TRIBBLE, 1988 Management of lactating sows during heat stress: effects of water drip, snout coolers, floor type and a high energy-density diet. *Journal of Animal Science* **66**: 885-891.
- MENÉNDEZ-BUXADERA, A., A. MOLINA, F. ARREBOLA, I. CLEMENTE and J. M. SERRADILLA, 2012 Genetic variation of adaptation to heat stress in two Spanish dairy goat breeds. *Journal of Animal Breeding and Genetics* **129**: 306-315.
- MERLOT, E., 2004 Conséquences du stress sur la fonction immunitaire chez les animaux d'élevage. *INRA Production Animales* **17**: 255-264.

- MIGNON-GRASTEAU, S., U. MORERI, A. NARCY, X. ROUSSEAU, T. B. RODENBURG *et al.*, 2015 Robustness to chronic heat stress in laying hens: a meta-analysis. *Poultry Science* **94**: 586-600.
- MINVIELLE, F., B. B. KAYANG, M. INOUE-MURAYAMA, M. MIWA, A. VIGNAL *et al.*, 2005 Microsatellite mapping of QTL affecting growth, feed consumption, egg production, tonic immobility and body temperature of Japanese quail. *BMC Genomics* **6**.
- MISZTAL, I., 2017 BREEDING AND GENETICS SYMPOSIUM: Resilience and lessons from studies in genetics of heat stress¹². *Journal of Animal Science* **95**: 1780-1787.
- MONGET, P., and R. A. VEITIA, 2014 *Introduction à la génétique moderne*. Les éditions de l'école polytechnique, Paris.
- MORALES, A., M. COTA, N. IBARRA, N. ARCE, J. K. HTOO *et al.*, 2016a 336 Heat stress affects the serum concentrations of free amino acids in growing pigs. *Journal of Animal Science* **94**: 158-158.
- MORALES, A., S. E. M. COTA, N. O. IBARRA, N. ARCE, J. K. HTOO *et al.*, 2016b Effect of heat stress on the serum concentrations of free amino acids and some of their metabolites in growing pigs¹. *Journal of Animal Science* **94**: 2835-2842.
- MORALES, A., L. HERNÁNDEZ, L. BUENABAD, E. AVELAR, H. BERNAL *et al.*, 2016c Effect of heat stress on the endogenous intestinal loss of amino acids in growing pigs¹. *Journal of Animal Science* **94**: 165-172.
- MORALES, A., M. PÉREZ, P. CASTRO, N. IBARRA, H. BERNAL *et al.*, 2016d Heat stress affects the apparent and standardized ileal digestibilities of amino acids in growing pigs¹. *Journal of Animal Science* **94**: 3362-3369.
- MORMEDE, P., 2007 Variabilité génétique de l'axe corticotrope chez le porc: Mécanismes moléculaires et conséquence sur la production de viande, pp. 79-84 in *Bull. Acad. Vét. Académie vétérinaire de France*, Bordeaux.
- MORMEDE, P., A. FOURY, E. TERENINA and P. W. KNAP, 2011 Breeding for robustness: the role of cortisol. *Animal* **5**: 651-657.
- MORRIS, C. A., K. R. JONES and J. A. WILSON, 1989 Heritability of rectal temperature and relationships with growth in young cattle in a temperate climate. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **32**: 375-378.
- MOSELEY, P. L., 1997 Heat shock proteins and heat adaptation of the whole organism. *Journal of Applied Physiology* **83**: 1413-1417.
- MOUNT, L. E., 1962 Evaporation heat loss in the new-born pig. *The Journal of Physiology* **164**: 274-281.
- MOUNT, L. E., C. W. HOLMES, W. H. CLOSE, S. R. MORRISON and I. B. START, 1971 A note on the consumption of water by the growing pig at several environmental temperatures and levels of feeding. *Animal Science* **13**: 561-563.
- MOUNT, L. E., J. L. MONTEITH and L. E. MOUNT, 1979 The concept of thermoneutrality, pp. 425-439 in *Heat loss from animals and man*. Butterworths, London, UK.
- MROZ, Z., A. W. JONGBLOED, N. P. LENIS and K. VREMAN, 1995 Water in pig nutrition: physiology, allowances and environmental implications. *Nutrition Research Reviews* **8**: 137-164.
- MUNDIA, C. M., and S. YAMAMOTO, 1997 Day–night variation of thermoregulatory responses of heifers exposed to high environmental temperatures. *The Journal of Agricultural Science* **129**: 199-204.
- MYER, R. O., J. H. BRENDEMUHL and R. A. BUCKLIN, 2008 Effect of Season on Growth Performance of Finishing Pigs fed Low-Protein, Amino Acid Supplemented Diets. *Journal of Applied Animal Research* **34**: 1-8.

- N'DRI, A. L., N. SELLIER, M. TIXIER-BOICHARD, C. BEAUMONT and S. MIGNON-GRASTEAU, 2007 Genotype by environment interactions in relation to growth traits in slow growing chickens. *Genetics Selection Evolution* **39**: 513.
- NADAF, J., F. PITEL, H. GILBERT, M. J. DUCLOS, F. VIGNOLES *et al.*, 2009 QTL for several metabolic traits map to loci controlling growth and body composition in an F2 intercross between high-and low-growth chicken lines. *Physiol Gen* **38**.
- NAVES, M., G. ALEXANDRE, M. MAHIEU, J. L. GOURDINE and N. MANDONNET, 2011 Les races animales locales : bases du développement innovant et durable de l'élevage aux Antilles, pp. 135-152 in *Revue Innovations Agronomiques*. INRA.
- NEUMAIER, A., and E. GROENEVELD, 1998 Restricted maximum likelihood estimation of covariances in sparse linear models. *Genetics Selection Evolution* **30**: 3.
- NIENABER, J. A., G. L. HAHN and J. T. YEN, 1987 Thermal environment effects of growing-finishing swine. I. Growth, feed intake and heat production. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers* **30**: 1772-1775.
- NIXON, P. G. F., 1988 Human circulation regulation during physical stress. L. B. Rowell. Oxford University Press, London, 1986. No. of pages: 416. Price: £35.00. *Stress Medicine* **4**: 124-125.
- NOBLET, J., and D. BOURDON, 1997 Valeur énergétique comparée de onze matières premières chez le porc en croissance et la truie adulte. *Journées de la Recherche Porcine en France* **29**: 221-226.
- NOBLET, J., H. FORTUNE, C. DUPIRE and S. DUBOIS, 1990 valeur nutritionnelle de treize matières premières pour le porc en croissance Teneurs en énergie digestible, métabolisable et nette. Conséquences du choix du système énergétique. *Journées de la Recherche Porcine en France* **22**: 175-184.
- NOBLET, J., H. FORTUNE, X. S. SHI and S. DUBOIS, 1994 Prediction of net energy value of feeds for growing pigs. *Journal of Animal Science* **72**: 344-354.
- NOBLET, J., Y. HENRY and S. DUBOIS, 1987a Effect of protein and lysine levels in the diet on body gain composition and energy utilization in growing pigs. *Journal of Animal Science* **65**: 717-726.
- NOBLET, J., J. LE DIVIDICH and T. BIKAWA, 1985 Interaction between Energy Level in the Diet and Environmental Temperature on the Utilization of Energy in Growing Pigs1. *Journal of Animal Science* **61**: 452-459.
- NYACHOTI, C. M., R. T. ZIJLSTRA, C. F. M. LANGE and J. F. PATIENCE, 2004 Voluntary feed intake in growing-finishing pigs: a review of the main determining factors and potential approaches for accurate predictions. *Canadian Journal of Animal Science* **84**: 549-566.
- OKUWAKI, M., K. KATO and K. NAGATA, 2010 Functional characterization of human nucleosome assembly protein 1-like proteins as histone chaperones. *Genes to Cells* **15**: 13-27.
- OLSON, T. A., C. LUCENA, C. C. CHASE and A. C. HAMMOND, 2003 Evidence of a major gene influencing hair length and heat tolerance in *Bos taurus* cattle. *Journal of Animal Science* **81**: 80-90.
- OLSSON, K., and K. DAHLBORN, 1989 FLUID BALANCE DURING HEAT STRESS IN LACTATING GOATS. *Quarterly Journal of Experimental Physiology* **74**: 645-659.
- ONTERU, S. K., D. M. GORBACH, J. M. YOUNG, D. J. GARRICK, J. C. M. DEKKERS *et al.*, 2013 Whole Genome Association Studies of Residual Feed Intake and Related Traits in the Pig. *PLoS ONE* **8**: e61756.
- OTT, J., Y. KAMATANI and M. LATHROP, 2011 Family-based designs for genome-wide association studies. *Nat Rev Genet* **12**: 465-474.

- ÖZKAN, S., Y. AKBAŞ, Ö. ALTAN, A. ALTAN, V. AYHAN *et al.*, 2003 The effect of short-term fasting on performance traits and rectal temperature of broilers during the summer season. *British Poultry Science* **44**: 88-95.
- PANN-GHILL, S., LT, SUP, GT, P. JAE-IL *et al.*, 2008 Multiple roles of phosphoinositide-specific phospholipase C isozymes. *BMB Rep.* **41**: 415-434.
- PANT, S. D., Q. YOU, L. C. SCHENKEL, G. V. VOORT, F. S. SCHENKEL *et al.*, 2016 A genome-wide association study to identify chromosomal regions influencing ovine cortisol response. *Livestock Science* **187**: 40-47.
- PAPALEO MAZZUCCO, J., D. E. GOSZCZYNSKI, M. V. RIPOLI, L. M. MELUCCI, A. M. PARDO *et al.*, 2016 Growth, carcass and meat quality traits in beef from Angus, Hereford and cross-breed grazing steers, and their association with SNPs in genes related to fat deposition metabolism. *Meat Science* **114**: 121-129.
- PARK, H. B., Ö. CARLBORG, S. MARKLUND and L. ANDERSSON, 2002 Melanocortin-4 receptor (MC4R) genotypes have no major effect on fatness in a Large White × Wild Boar intercross. *Animal Genetics* **33**: 155-157.
- PASCAL, G., J. P. MACAIRE, B. DESMOULIN and M. BONNEAU, 1975 Composition des graisses de porcs femelles influence du type génétique(LF, LB ou PP) et évolution au cours de la croissance entre 40 et 100kg. *Journées de la Recherche Porcine* **7**: 203-214.
- PATIENCE, J. F., 2012 The importance of water in pork production. *Animal Frontiers* **2**: 28-35.
- PATIENCE, J. F., J. F. UMBOH, R. K. CHAPLIN and C. M. NYACHOTI, 2005 Nutritional and physiological responses of growing pigs exposed to a diurnal pattern of heat stress. *Livestock Production Science* **96**: 205-214.
- PEARCE, S. C., N. K. GABLER, J. W. ROSS, J. ESCOBAR, J. F. PATIENCE *et al.*, 2013a The effects of heat stress and plane of nutrition on metabolism in growing pigs1. *Journal of Animal Science* **91**: 2108-2118.
- PEARCE, S. C., V. MANI, R. L. BODDICKER, J. S. JOHNSON, T. E. WEBER *et al.*, 2013b Heat Stress Reduces Intestinal Barrier Integrity and Favors Intestinal Glucose Transport in Growing Pigs. *PLoS ONE* **8**: e70215.
- PEARCE, S. C., M. V. SANZ-FERNANDEZ, J. H. HOLLIS, L. H. BAUMGARD and N. K. GABLER, 2014 Short-term exposure to heat stress attenuates appetite and intestinal integrity in growing pigs1. *Journal of Animal Science* **92**: 5444-5454.
- PEI, Y., Y. WU and Y. QIN, 2012 Effects of chronic heat stress on the expressions of heat shock proteins 60, 70, 90, A2, and HSC70 in the rabbit testis. *Cell Stress & Chaperones* **17**: 81-87.
- PIÓRKOWSKA, K., M. TYRA, M. ROGOZ, K. ROPKA-MOLIK, M. OCZKOWICZ *et al.*, 2010 Association of the melanocortin-4 receptor (MC4R) with feed intake, growth, fatness and carcass composition in pigs raised in Poland. *Meat Science* **85**: 297-301.
- PRAYAGA, K. C., W. BARENDSE and H. M. BURROW, 2006 *Genetics of tropical adaptation*, pp. 7pp, Belo Horizonte, MG, Brasil.
- PRAYAGA, K. C., and J. M. HENSHALL, 2005 Adaptability in tropical beef cattle: genetic parameters of growth, adaptive and temperament traits in a crossbred population. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **45**: 971-983.
- QU, H., H. YAN, H. LU, S. S. DONKIN and K. M. AJUWON, 2016 Heat stress in pigs is accompanied by adipose tissue-specific responses that favor increased triglyceride storage1. *Journal of Animal Science* **94**: 1884-1896.
- QUINIOU, N., J. Y. DOURMAD and J. NOBLET, 1996 Effet de la quantité d'énergie ingérée et du potentiel de croissance sur la composition tissulaire du gain de poids des porcs en croissance. *Journées des Recherches Porcine en France* **28**: 429-438.

- QUINIOU, N., S. DUBOIS, Y. L. COZLER, J. F. BERNIER and J. NOBLET, 1999a Effect of growth potential (body weight and breed/castration combination) on the feeding behaviour of individually kept growing pigs. *Livestock Production Science* **61**: 13-22.
- QUINIOU, N., S. DUBOIS, Y. LE COLZER, J. F. BERNIER and J. NOBLET, 1999b Effect of growth potential (body weight and breed/castration combination) on the feeding behaviour of individually kept growing pigs. *Livestock Production Science* **61**: 13-22.
- QUINIOU, N., S. DUBOIS and J. NOBLET, 1995 Effect of dietary crude protein level on protein and energy balances in growing pigs: comparison of two measurement methods. *Livestock Production Science* **41**: 51-61.
- QUINIOU, N., S. DUBOIS and J. NOBLET, 2000a Voluntary feed intake and feeding behaviour of group-housed growing pigs are affected by ambient temperature and body weight. *Livestock Production Science* **63**: 245-253.
- QUINIOU, N., S. DUBOIS and J. NOBLET, 2000b Voluntary feed intake and feeding behaviour of group-housed growing pigs are affected by ambient temperature and body weight. *Livestock Production Science* **63**: 245-253.
- QUINIOU, N., J. NOBLET, J. LE DIVIDICH, S. DUBOIS and F. LABROUE, 1998 Influence de l'élévation de la température ambiante et du poids vif sur le comportement alimentaire des porcs en croissance élevés en groupe. *Journées de la Recherche Porcine en France* **30**: 319-324.
- QUINIOU, N., J. NOBLET, J. VAN MILGEN and S. DUBOIS, 2001 Influence of low ambient temperatures on heat production and energy balance of single-housed growing pigs fed ad libitum: a comparison with group-housed pigs. *Animal Research* **50**: 325-333.
- QUINIOU, N., D. RENAUDEAU, A. COLLIN and J. NOBLET, 2000c Effets de l'exposition au chaud sur les caractéristiques de la prise alimentaire du porc à différents stades physiologiques. *INRA Production Animales* **13**: 233-245.
- QUINIOU, N., B. VAUTIER, Y. SALAUN, J. VAN MILGEN and L. BROSSARD, 2013 Modélisation de l'effet de la stratégie alimentaire et du contexte de prix des matières premières sur les performances moyennes, leur variabilité et les rejets azotés à l'échelle d'une population de porcs. *Journées de la Recherche Porcine* **45**: 155-160.
- RAMIREZ, O., W. BURGOS-PAZ, E. CASAS, M. BALLESTER, E. BIANCO *et al.*, 2015 Genome data from a sixteenth century pig illuminate modern breed relationships. *Heredity* **114**: 175-184.
- RAUW, W. M., and L. GOMEZ-RAYA, 2015 Genotype by environment interaction and breeding for robustness in livestock. *Frontiers in Genetics* **6**: 310.
- RAUW, W. M., E. KANIS, E. N. NOORDHUIZEN-STASSEN and F. J. GROMMERS, 1998 Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livestock Production Science* **56**: 15-33.
- REINER, G., D. KLIEMT, H. WILLEMS, T. BERGE, R. FISCHER *et al.*, 2007 Mapping of quantitative trait loci affecting resistance/susceptibility to *Sarcocystis miescheriana* in swine. *Genomics* **89**: 638-646.
- RENAUDEAU, D., 2009 Effect of housing conditions (clean vs. dirty) on growth performance and feeding behavior in growing pigs in a tropical climate. *Tropical Animal Health and Production* **41**: 559-563.
- RENAUDEAU, D., 2016 Evaluation d'un dispositif de mesure par télémétrie de la température interne chez le porc. *Journées de la Recherche Porcine* **48**: 249-250.
- RENAUDEAU, D., C. ANAIS, Y. BILLON, J. L. GOURDINE, J. NOBLET *et al.*, 2013 Selection for residual feed intake in growing pigs: effect on sow performance in a tropical climate, pp. 591 in *64 th Annual meeting of the European Federation of Animal Science*, edited by E. F. O. A. SCIENCE. Wageningen Academic Publishers, The Netherlands, Nantes, France.

- RENAUDEAU, D., M. GIORGI, F. SILOU and J. L. WEISBECKER, 2006a Effect of breed (lean or fat pigs) and sex on performance and feeding behaviour of group housed growing pigs in a tropical climate. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences* **19**: 593-601.
- RENAUDEAU, D., J. GOURDINE and C. ANAIS, 2007a Thermoregulatory responses to high ambient temperature in growing pigs: effects of temperature level and breed, pp. 1-31 in *Animal Housing in Hot Climates*. Misr Society of Agricultural Engineering & International Commission of Agricultural Engineering, Cairo, Egypt.
- RENAUDEAU, D., J. L. GOURDINE and C. ANAIS, 2007b Effet du niveau de température sur l'acclimatation à court et moyen terme du porc en croissance. *Journées de la Recherche Porcine* **39**: 69-75.
- RENAUDEAU, D., J. L. GOURDINE, J. FLEURY and H. ARCHIMEDE, 2011a Innovations biotechniques de la production de porcs en milieu tropical, pp. 63-74 in *Revue Innovations Agronomiques*. INRA.
- RENAUDEAU, D., J. L. GOURDINE, B. A. N. SILVA and J. NOBLET, 2008 Nutritional routes to attenuate heat stress in pigs, pp. 134-138 in *Livestock and Global Climate Change*, edited by P. ROWLINSON, M. STEELE and A. NEFZAOU. Cambridge University Press, Hammamet, Tunisia.
- RENAUDEAU, D., J. L. GOURDINE and N. R. ST-PIERRE, 2011b A meta-analysis of the effects of high ambient temperature on growth performance of growing-finishing pigs. *Journal of Animal Science* **89**: 2220-2230.
- RENAUDEAU, D., M. HILAIRE and J. MOUROT, 2005a A comparison of growth performance, carcass and meat quality of Creole and Large White pigs slaughtered at 150 days of age. *Animal Research* **54**: 43-54.
- RENAUDEAU, D., M. HILAIRE, J. L. WEISBECKER and J. MOUROT, 2003 Comparaison des performances de croissance, de carcasse et de qualité de la viande du porc Creole et Large White. *Journées de la Recherche Porcine* **35**: 243-250.
- RENAUDEAU, D., E. HUC and J. NOBLET, 2007c Acclimation to high ambient temperature in Large White and Caribbean Creole growing pigs. *Journal of Animal Science* **85**: 779-790.
- RENAUDEAU, D., M. LECLERCQ-SMEKENS and M. HERIN, 2006b Difference in skin characteristics in European (Large White) and Caribbean (Creole) growing pigs with reference to thermoregulation. *Animal Research* **55**: 209-217.
- RENAUDEAU, D., M. LECLERCQ-SMEKENS and M. HERIN, 2006c Differences in skin characteristics in European (Large White) and Caribbean (Creole) growing pigs with reference to thermoregulation. *Anim. Res.* **55**: 209-217.
- RENAUDEAU, D., N. MANDONNET, M. TIXIER-BOICHARD, J. NOBLET and J. P. BIDANEL, 2004a Attenuate the effects of high ambient temperature on pig performance: the genetic selection. *Productions Animales* **17**: 93-108.
- RENAUDEAU, D., N. MANDONNET, M. TIXIER-BOICHARD, J. NOBLET and J. P. BIDANEL, 2004b Atténuer les effets de la chaleur sur les performances des porcs : la voie génétique (Attenuate the effects of high ambient temperature on pig performance: the genetic selection). *INRA Productions Animales* **17**: 93-108.
- RENAUDEAU, D., and J. MOUROT, 2007 A comparison of carcass and meat quality characteristics of Creole and Large White pigs slaughtered at 90 kg BW. *Meat Science* **76**: 165-171.
- RENAUDEAU, D., F. SILOU, M. GIORGI and J. L. WEISBECKER, 2005b A comparison of growth performance and feeding behaviour in Creole and large white piglets: preliminary results. *Archivos de Zooetecnia* **54**: 471-476.

- RERAT, A., T. CORRING and J. P. LAPLACE, 1978 Quelques aspects des recherches en physiologie digestive chez le porc: applications possibles. Journées de la Recherche Porcine **10**: 95-118.
- REVIDATTI, M. A., J. V. DELGADO BERMEJO, L. T. GAMA, V. L. PERIATI, C. GINJA *et al.*, 2014 Genetic characterization of local Criollo pig breeds from the Americas using microsatellite markers. *Journal of Animal Science* **92**: 4823-4832.
- RINALDO, D., 1989 Influence de la température ambiante sur le métabolisme énergétique et tissulaire et le besoin en lysine du porc en croissance. Mise en évidence de l'intérêt d'une température élevée, Université de Rennes I.
- RINALDO, D., I. CANOPE and R. CHRISTON, 2000a The Creole pig of Guadeloupe: a review on reproduction, growth performance, and meat quality in relation to dietary conditions, pp. Inconnu in *V Congreso Ibero-americano de Razas Autoctonas y Criollas, Ciudad Habana, Cuba*.
- RINALDO, D., and J. LE DIVIDICH, 1991a Assessment of optimal temperature for performance and chemical body composition of growing pigs. *Livestock Production Science* **29**: 61-75.
- RINALDO, D., and J. LE DIVIDICH, 1991b Effects of warm exposure on adipose tissue and muscle metabolism in growing pigs. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* **100**: 995-1002.
- RINALDO, D., J. LE DIVIDICH and J. NOBLET, 2000b Adverse effects of tropical climate on voluntary feed intake and performance of growing pigs. *Livestock Production Science* **66**: 223-234.
- RINALDO, D., J. LE DIVIDICH and J. NOBLET, 2000c Adverse effects of tropical climate on voluntary feed intake and performance of growing pigs. *Livestock Production Science* **66**: 223-234.
- ROSE, R., H. GILBERT, D. RENAUDEAU, M. GIORGI, Y. BILLON *et al.*, 2016 Interactions génotype x environnement (climat tempéré vs. tropical) sur les caractères de production et de thermorégulation chez le porc en croissance. Journées Recherche Porcine **48**: 257-262.
- ROSS, J. W., B. J. HALE, N. K. GABLER, R. P. RHOADS, A. F. KEATING *et al.*, 2015 Physiological consequences of heat stress in pigs. *Animal Production Science* **55**: 1381-1390.
- RYDHMER, L., J. L. GOURDINE, K. DE GREEF and M. BONNEAU, 2014 Evaluation of the sustainability of contrasted pig farming systems: breeding programmes. *Animal* **8**: 2016-2026.
- SAINTILAN, R., I. MÉROUR, L. BROSSARD, T. TRIBOUT, J. Y. DOURMAD *et al.*, 2013 Genetics of residual feed intake in growing pigs: Relationships with production traits, and nitrogen and phosphorus excretion traits. *Journal of Animal Science* **91**: 2542-2554.
- SALAJPAL, K., M. ĐIKIĆ, D. KAROLY, J. ŠURINA, M. MATAKOVIĆ *et al.*, 2007 Polymorphism on physiological stress response in pigs. *Poljoprivreda* **13**: 46-50.
- SANCRISTOBAL, M., C. CHEVALET, C. S. HALEY, R. JOOSTEN, A. P. RATTINK *et al.*, 2006 Genetic diversity within and between European pig breeds using microsatellite markers. *Animal Genetics* **37**: 189-198.
- SANTANA, M. L., J. P. ELER, F. F. CARDOSO, L. G. ALBUQUERQUE and J. B. S. FERRAZ, 2013 Phenotypic plasticity of composite beef cattle performance using reaction norms model with unknown covariate. *Animal* **7**: 202-210.
- SAUVANT, D., 2004 Principes généraux de l'alimentation animale, Institut national agronomique Paris-Grignon, Paris.

- SAUVANT, D., and O. MARTIN, 2010 Robustesse, rusticité, flexibilité, plasticité... les nouveaux critères de qualité des animaux et des systèmes d'élevage: définitions systémique et biologique des différents concepts. *INRA Prod. Anim.* **13**: 5-10.
- SOERENSEN, D. D., and L. J. PEDERSEN, 2015 Infrared skin temperature measurements for monitoring health in pigs: a review. *Acta Veterinaria Scandinavica* **57**: 5.
- SOLEIMANI, A. F., I. ZULKIFLI, A. R. OMAR and A. R. RAHA, 2011 Physiological responses of 3 chicken breeds to acute heat stress. *Poultry Science* **90**: 1435-1440.
- SONNA, L. A., J. FUJITA, S. L. GAFFIN and C. M. LILLY, 2002 Invited Review: Effects of heat and cold stress on mammalian gene expression. *Journal of Applied Physiology* **92**: 1725-1742.
- SPENCER, J. D., A. M. GAINES, G. RENTFROW, W. CAST, J. USRY *et al.*, 2001 Supplemental fat and/or reduced dietary crude effects on growth performance, carcass characteristics, and meat quality of late finishing barrows reared in a controlled hot environment. *Journal of Animal Science* **79 (suppl. 1)**: 66.
- ST-PIERRE, N. R., B. COBANOV and G. SCHNITKEY, 2003 Economic losses from heat stress by US Livestock Industries. *Journal of Dairy Science* **86**: E52-E77.
- STAHLY, T. S., G. L. CROMWELL and W. S. SIMPSON, 1981 Effects of level and source of supplemental fat in the lactation diet of sows on the performance of pigs from birth to market weight. *Journal of Animal Science* **51**: 352-360.
- STANSBURY, W. F., J. J. MCGLONE and L. F. TRIBBLE, 1987 Effects of season, floor type, air temperature and snout cooler on sow and litter performance. *Journal of Animal Science* **65**: 1507-1513.
- STOMBAUGH, D., P., and W. ROLLER, L., 1977 Temperature Regulation in Young Pigs During Mild Cold and Severe Heat Stress. *ASAE* **20**.
- TAOUI, M., V. DE BASILIO, S. MIGNON-GASTREAU, S. CROCHET, C. BOUCHOT *et al.*, 2002 Early age thermal conditioning reduces uncoupling protein messenger RNA expression in pectoral muscle of broiler chicks at seven days of age. *Poultry Science* **81**: 1640-1643.
- TRIBOUT, T., M.-J. MERCAT, P. LE ROY, M. BOUFFAUD and J. BARRET, 2005 Estimation dans des population porcines françaises de l'effet du génotype MC4R sur les performances de quelques caractères de croissance, de composition de la carcasse et de la qualité de la viande. *Techni-porc* **28**: 11-16.
- TURNER, H. G., 1982 Genetic variation of rectal temperature in cows and its relationship to fertility. *Animal Production* **35**: 401-412.
- TURNER, H. G., 1984 Variation in rectal temperature of cattle in a tropical environment and its relation to growth rate. *Animal Science* **38**: 417-427.
- TURNER, L. W., J. A. NIENABER and T. M. BROWN-BRANDL, 1997 Environment/nutrition interactions and implications for heat stress management of G-F pigs, Heartland Lysine, Inc., Swine Summit'97.
- UMBOH, J. F., and B. TULUNG, 2001 Performance of the Pigs Maintained in a Highland and Coastal Area of Minahasa Region, North Sulawesi. *Asian-Australas J Anim Sci* **14**: 1014-1018.
- VAN DEN MAAGDENBERG, K., A. STINCKENS, E. CLAEYS, M. SEYNAEVE, A. CLINQUART *et al.*, 2007 The Asp298Asn missense mutation in the porcine melanocortin-4 receptor (MC4R) gene can be used to affect growth and carcass traits without an effect on meat quality. *Animal* **1**: 1089-1098.
- VAN DER MOST, P. J., B. DE JONG, H. K. PARMENTIER and S. VERHULST, 2011 Trade-off between growth and immune function: a meta-analysis of selection experiments. *Functional Ecology* **25**: 74-80.

- VAN LAERE, A. S., M. NGUYEN, M. BRAUNSCHWEIG, C. NEZER, C. COLLETTE *et al.*, 2003 A regulatory mutation in IGF2 causes a major QTL effect on muscle growth in the pig. *Nature* **425**.
- VAN MILGEN, J., J. F. BERNIER, S. DUBOIS and J. NOBLET, 1997a Modelling dynamic aspects of heat production in pigs, pp. 331-334, edited by K. J. MCCracken, E. F. UNSWORTH and A. R. G. WYLIE, Newcastle, Northern Ireland.
- VAN MILGEN, J., and J. NOBLET, 2003 Partitioning energy intake to heat, protein, and fat in growing pigs. *Journal of Animal Science* **81**: E86-E93.
- VAN MILGEN, J., J. NOBLET, S. DUBOIS and J. F. BERNIER, 1997b Dynamic aspects of oxygen consumption and carbon dioxide production in swine. *British Journal of Nutrition* **78**: 397-410.
- WALLENBECK, A., L. RYDHMER and K. THODBERG, 2008 Maternal behaviour and performance in first-parity outdoor sows. *Livestock Science* **116**: 216-222.
- WALTZ, X., M. BAILLOT, P. CONNES, B. BOCAGE and D. RENAUDEAU, 2014 Effects of Hydration Level and Heat Stress on Thermoregulatory Responses, Hematological and Blood Rheological Properties in Growing Pigs. *PLoS ONE* **9**: e102537.
- WALTZ, X., M. BAILLOT, P. CONNES, J. L. GOURDINE, L. PHILIBER *et al.*, 2013 Effect of heat stress on blood rheology in different pigs breeds. *Clinical Hemorheology and Microcirculation*, Online.
- WEILER, U., R. CLAUS, S. SCHNOEBELEN-COMBES and I. LOUVEAU, 1998 Influence of age and genotype on endocrine parameters and growth performance: a comparative study in Wild boars, Meishan and Large White boars. *Livestock Production Science* **54**: 21-31.
- WEST, J. W., 2003 Effects of heat-stress on production in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **86**: 2131-2144.
- WHITE, H. M., B. T. RICHERT, A. P. SCHINCKEL, J. R. BURGESS, S. S. DONKIN *et al.*, 2008 Effects of temperature stress on growth performance and bacon quality in grow-finish pigs housed at two densities. *Journal of Animal Science* **86**: 1789-1798.
- WHITLEY, D., S. P. GOLDBERG and W. D. JORDAN, 1999 Heat shock proteins: A review of the molecular chaperones. *Journal of Vascular Surgery* **29**: 748-751.
- WU, X., Z.-Y. LI, A.-F. JIA, H.-G. SU, C.-H. HU *et al.*, 2016 Effects of high ambient temperature on lipid metabolism in finishing pigs. *Journal of Integrative Agriculture* **15**: 391-396.
- XIN, H., and J. A. DESHAZER, 1992 Feeding patterns of growing pigs at warm constant and cyclic temperatures. *American Society of Agricultural Engineers* **35**: 319-323.
- XU, Q., L. GANJU, T. FAWCETT and N. HOLBROOK, 1996 Vasopressin -induced shock protein expression in renal tubular cells. *Lab Invest* **74**: 178-187.
- YAMAMOTO, S., K. TOKORO, N. TOMISHIMA, T. ITO and K. MIMURA, 1971 Studies on the effective temperature for farm animals. II. Effective temperature for pigs, with special reference to the influence of dry- and wet bulb temperatures on the physiological reactions in rearing pigs. *Jpn. J. Zootech. Sci* **42**: 609-616.
- YOUNG, B. A., 1981 Cold stress as it affects animal production. *J Anim Sci.* **52**: 154-163.
- YOUSEF, M. K., H. H. KIBLER and H. D. JOHNSON, 1967 Thyroid activity and heat production in cattle following sudden ambient temperature changes. *J Anim Sci.* **26**: 142-148.
- YU, J., E. BAO, J. YAN and L. LEI, 2008 Expression and localization of Hsps in the heart and blood vessel of heat-stressed broilers. *Cell Stress & Chaperones* **13**: 327-335.
- YUAN, J., K. WANG, G. YI, M. MA, T. DOU *et al.*, 2015 Genome-wide association studies for feed intake and efficiency in two laying periods of chickens. *Genetics Selection Evolution* **47**: 82.
- ZHANG, J., J. H. CHEN, X. D. LIU, H. Y. WANG, X. L. LIU *et al.*, 2016 Genomewide association studies for hematological traits and T lymphocyte subpopulations in a

- Duroc × Erhualian F2 resource population1. *Journal of Animal Science* **94**: 5028-5041.
- ZUMBACH, B., I. MISZTAL, S. TSURUTA, J. P. SANCHEZ, M. AZAIN *et al.*, 2008 Genetic components of heat stress in finishing pigs: Parameter estimation. *Journal of Animal Science* **86**: 2076-2081.

AUTRES PUBLICATIONS (POSTERS, CONGRES, SÉMINAIRESÍ)

1. **Rose, R.**, Gilbert, H., Renaudeau, D., Riquet, J., Giorgi, M., Billon, Y., Mandonnet, M. & Gourdine, J.-L. (2015). Temperate and tropical conditions impacts on production and thermoregulatory traits in growing pigs (Poster). In 66th. Annual Meeting of the European Federation of Animal Science (Ed W. Wageningen Academic Publishers). Warsaw (Pologne).



TEMPERATE AND TROPICAL CONDITIONS IMPACT ON PRODUCTION AND THERMOREGULATORY TRAITS IN GROWING PIGS

R. ROSÉ¹, H. GILBERT², D. RENAudeau³, J. RIQUET², M. GIORGI⁴, Y. BILLON⁵, N. MANDONNET¹, J.-L. GOURDINE^{1*}

¹ INRA UR143, URZ F-97170 PETIT-BOURG, FRANCE ² INRA UMR1388, GENPHYSE F-31326 CASTANET TOLOSAN, FRANCE ³ INRA UMR1348, PEGASE, F-35590 ST GILLES, FRANCE ⁴ INRA UE503 PTEA F-97170 PETIT-BOURG, FRANCE ⁵ INRA UE1372 GENESI, F-17700 SURGÈRES, FRANCE
* CORRESPONDING AUTHOR : JEAN-LUC.GOURDINE@ANTILLES.INRA.FR



Introduction

Heat stress effects on livestock have been studied for years but little have been made on related pigs reared in two different climatic conditions.

Objectives

- Evaluate the effects of climatic environmental conditions on pig performance and thermoregulatory responses
- Test the effect of the sire family X environment on these responses

Materials and methods

Animals



1,253 half-sibs backcross issued from 10 boars (Creole x Large White (LW) breed) and 130 LW sows born and housed in temperate (n=601) and tropical (n=652) conditions.

Protocol design and measurements

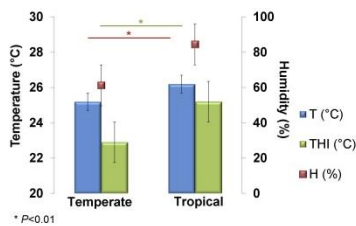


Statistical analysis

- ADG was calculated from live BW between 11 and 23 wk of age.
- Backfat thickness gain (BTG) was estimated with BT measurement at 19wk and at 23wk of age.
- Thermal Humidity Index (THI) was calculated with the records of the average daily ambient temperature (T) and the relative humidity (HR) from the 11wk of the first batch to the 23 wk of the last batch using the following equation :
 $THI = T - [0.55 - 0.0055 \times HR] \times [T - 14.5]$
- Linear models (SAS®) were used
 - Fixed effects : environment, batches (intra environment), sire family, sex, stage and their interactions
 - Random effect : the animal (for MIXED models)
 - Covariate: BW at weaning (for GLM models for ADG and BT)

Results

Figure 1. Temperate and tropical conditions



TWO DISTINCT CLIMATIC CONDITIONS

Table 1. Lsmeans and standard errors of the effect of the environment on production traits

Traits	Temperate	Tropical
BW at 11wk (kg)	29.0±0.3 ^a	23.9±0.3 ^b
BW at 23wk (kg)	101.1±0.3 ^a	87.1±0.3 ^b
BT at 19wk (mm)	16.3±0.1 ^a	12.2±0.1 ^b
BT at 23wk (mm)	20.4±0.1 ^a	15.8±0.1 ^b

sire effect P<0.001 ; environment effect P<0.001 ;
sire X environment interaction P<0.01 ; stage X environment P<0.001 ;
a and b within rows means without a common superscript letter differ (P<0.05, Turkey-Kramer test)

MAJOR EFFECTS OF ENVIRONMENT ON PRODUCTION TRAITS

Table 2. Lsmeans and standard errors of the stage X environment interaction on RT

Stage, (wk)	Temperate	Tropical
19wk (°C)	39.5±0.01 ^a	39.7±0.01 ^b
21wk (°C)	39.4±0.01 ^c	39.5±0.01 ^a
23wk (°C)	39.3±0.01 ^d	39.4±0.01 ^{ac}

sire effect P<0.001 ; environment effect P<0.001 ;
sire X environment interaction P<0.01 ; stage X environment P<0.001 ;
a, b, c and d means without a common superscript letter differ (P<0.05, Turkey-Kramer test)

SIGNIFICANT STAGE X ENVIRONMENT INTERACTIONS ON THERMOREGULATORY TRAITS

Figure 2. Lsmeans of sire family X environment interactions on ADG

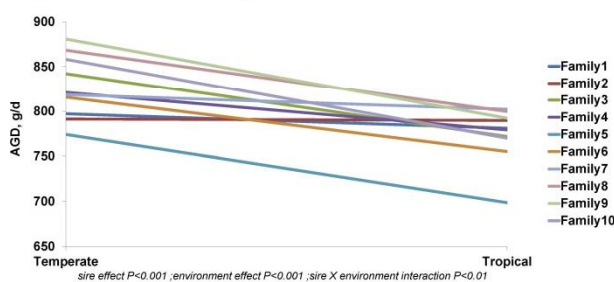
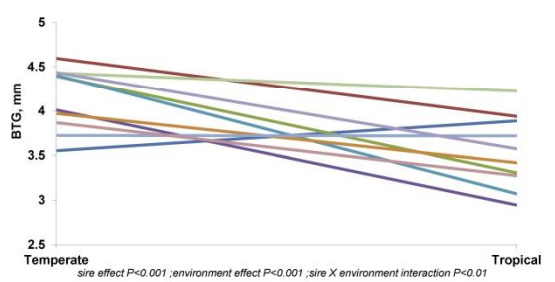


Figure 3. Lsmeans of sire family X environment interactions on BTG



SIGNIFICANT SIRE FAMILY EFFECT FOR ALL STUDIED TRAITS
STRONG G X E INTERACTIONS

Conclusion

- Decreased BW and backfat thickness in the tropical compared to temperate conditions.
- Increased rectal temperature in the tropical compared to temperate conditions.
- Strong sire family X environment interactions on the studied phenotypes.

Perspectives : Feed intake , feeding behaviour and the study of the genetic component are coming ...

This study was funded by the National Agency of Research (ANR PigHeat, ANR-12-ADAP-0015), the department of animal genetics of INRA (AO2012 PhenoHeat) and the Region Guadeloupe – European Social Fund grants for student scholarship.



INRA Antilles Guyane
Unité de Recherches Zootechniques
Domaine de Duclos
97170 Petit-Bourg
Guadeloupe, France
www.antilles.inra.fr

Tel. : + 33 (0)5 90 25 59 42
Fax. : + 33 (0)5 90 25 59 36



2. **Rose, R.,** Gilbert, H., Renaudeau, D., Giorgi, M., Billon, Y., Ferchaud, S., Riquet, J. & Gourdine, J.-L. (2016). Interactions génotype x environnement (climat tempéré vs. tropical) sur les caractères de production et de thermorégulation chez le porc en croissance. *Journées de la Recherche Porcine en France* 48: 257-262.

Interactions génotype x environnement (climat tempéré vs. tropical) sur les caractères de production et de thermorégulation chez le porc en croissance

Roseline ROSE (1), Hélène GILBERT (2), David RENAUDEAU (3), Mario GIORGI (4), Yvon BILLON (5),

Stéphane FERCHAUD (5), Juliette RIQUET (6), Jean-Luc GOURDINE (1)

(1) INRA, UR0143 URZ, 97170 Petit-Bourg, France

(2) INRA, UMR1388, GenPhyse, 31326 Castanet Tolosan, France

(3) INRA, UMR1348, PEGASE, 35590 St Gilles, France

(4) INRA, UE503 PTEA, 97170 Petit-Bourg, France

(5) INRA, UE1372 GenESI, 17700 Surgères, France

(6) INRA, UMR444, LGC, 31326 Castanet Tolosan,

France Jean-luc.Gourdine@antilles.inra.fr

Avec le soutien financier de l'ANR (ANR-12 ADAP-0015 programme PigHeat 2012-2016), Fonds social Européen et la Région Guadeloupe

Interactions génotype x environnement (climat tempéré vs. tropical) sur les caractères de production et de thermorégulation chez le porc en croissance

L'objectif de l'étude est d'évaluer les effets de deux environnements climatiques (tempéré, TEMP et tropical, TROP) sur les caractères de production et les réponses thermorégulatrices. Un dispositif familial a été produit entre des porcs Large White (LW), sensibles à la chaleur, et des porcs Créole (CR) plus thermotolérants. Dix verrats F1 LW x CR ont été croisés avec 65 truies LW apparentées dans chaque environnement afin d'obtenir 1253 animaux backcross (TEMP : n=601; TROP : n=652). Des pesées ont été réalisées tous les 15 jours de la 11^{ème} à la 23^{ème} semaine d'âge, et des épaisseurs de lard dorsal (ELD) ont été mesurées aux semaines 19 et 23. L'ingéré a été enregistré de 11 à 23 semaines d'âge. Le GMQ, la consommation journalière (CMJ) et l'indice de consommation (IC) ont été estimés. La thermotolérance a été évaluée via des mesures de température cutanée (TC, semaines 19 et 23) et rectale (TR, semaines 19, 21 et 23). Le calcul de l'index THI, combinant les effets de la température et de l'hygrométrie, montre une différence de 2 à 3°C entre TEMP et TROP. Le GMQ et la CMJ en TROP sont plus faibles qu'en TEMP (760 vs. 830 g/j et 1,83 vs. 2,23 kg/j, $P<0,001$). Les températures corporelles en TROP sont plus élevées qu'en TEMP (respectivement 35,9 vs. 34,8°C pour TC et 39,5 vs. 39,4°C pour TR, $P<0,001$). La majorité des caractères (GMQ, CMJ, IC, TR, ELD) montrent une interaction famille x environnement ($P<0,05$) avec des familles « robustes » et « sensibles ».

Genotype x environment interactions (temperate vs. tropical climate) on production and thermoregulation traits in growing pigs

The aim of this study was to evaluate the effect of two climatic environments (temperate, TEMP vs. tropical humid, TROP) on production and thermoregulation traits. A backcross design with Large White (LW, heat sensitive) and Creole (CR, heat tolerant) pigs was performed. Ten F1 LW x CR boars were mated with 65 LW sows per environment. A total of 1,253 backcross pigs (TEMP: n = 601 pigs from 11 batches; TROP: n = 652 pigs from 12 batches) were phenotyped for body weight (every 15 days from week 11 to week 23), feed intake (DFI, from week 11 to 23), backfat thickness (BFT, at weeks 19 and 23), cutaneous temperature (CT, at weeks 19 and 23) and rectal temperature (RT, at weeks 19, 21 and 23). Feed conversion ratio (FCR) was computed for the test period (11 to 23 weeks). The calculation of the temperature-humidity index (THI), which combines the effects of temperature and humidity, showed on average a difference from 2 to 3°C between TEMP and TROP. The ADG and DFI were higher in TEMP than in TROP (830 vs 760 g/d, 2.23 vs 1.83 kg/d, respectively, $P < 0.001$). Body temperatures were higher in TROP than in TEMP (35.9 vs 34.8°C for CT and 39.5 vs 39.4°C for RT, respectively, $P < 0.001$). Most of the studied traits (i.e. ADG, DFI, FCR, RT, BFT) were affected by family x environment interactions ($P < 0.05$) showing "robust" and "sensitive" families.

INTRODUCTION

Plus de 50% des producteurs mondiaux de porcs sont localisés dans les régions tropicales et subtropicales et plus particulièrement dans les régions du sud-est asiatique. Les prédictions montrent un accroissement des productions dans les régions chaudes (Bruisma, 2003). Paradoxalement, le porc est un animal sensible à la chaleur, et il est généralement admis que la température de confort se situe entre 22 et 25°C pour le porc en croissance.

Dans le même temps, le GIEC annonce une augmentation de la température mondiale de plus de 2,4°C avant la fin du XXI^{ème} siècle (IPCC, 2007). Le changement climatique impacte les producteurs implantés dans les pays chauds, mais aussi dans les pays tempérés qui voient se multiplier et s'intensifier les vagues de chaleur. Par exemple, l'impact économique du stress thermique sur la production porcine aux Etats-Unis serait d'environ 300 millions de dollars par an (St-Pierre *et al.*, 2003).

D'autre part, des différences de thermotolérance entre races ou lignées ont été rapportées dans différentes filières animales comme le porc, la vache laitière ou la volaille, suggérant un déterminisme génétique de la tolérance à la chaleur (Gourdine *et al.*, 2007; Hayes *et al.*, 2009; Mignon-Grasteau *et al.*, 2015). Les caractéristiques génétiques conduisant à la tolérance à la chaleur chez le porc ne sont pas clairement identifiées.

Un des objectifs du projet ANR « PigHeaT » est d'identifier les QTL liés à la thermotolérance chez le porc. Dans ce cadre, un dispositif familial en rétrocroisement (backcross) a été produit entre des porcs Large White (LW), sensibles à la chaleur, et des porcs Créoles (CR) moins productifs mais plus thermotolérants (Renaudeau, 2005). Différentes mesures ont été réalisées de façon simultanée en milieu tempéré (INRA GenESI, Le Magneraud, 46°N, 0°W) et en milieu tropical humide (INRA PTEA, Guadeloupe, 16°N, 61°W) sur ce dispositif familial et une base de données phénotypiques a été constituée, non seulement pour les aptitudes de production, mais également pour les caractéristiques thermorégulatrices. Cet article propose une première analyse de ces données, en mettant l'accent sur les interactions famille x milieu de production.

1. MATERIEL ET METHODES

1.1. Dispositif expérimental

Les données de cette étude ont été collectées entre novembre 2013 et octobre 2014. Les porcs sont issus d'un rétrocroisement entre 10 mâles F1 LW x CR et 130 femelles LW. Un total de 1253 animaux apparentés élevés dans deux environnements climatiques a été utilisé. Cela correspond à 601 animaux issus de 11 bandes en milieu tempéré et 652 animaux provenant de 12 bandes en milieu tropical. Les bandes étaient toutes espacées de 6 semaines pour permettre la réalisation de l'ensemble des mesures. Chaque verrat F1 a produit en moyenne 60 descendants dans les 2 environnements (Figure 1). Les porcs étaient sevrés à 4 semaines d'âge ($26,9 \pm 1,7$ j), élevés en post-sevrage jusqu'à 10 semaines d'âge, puis placés en loges par 10 pour le contrôle.

Pour chaque bande, l'expérimentation en croissance commençait à partir de la 11^{ème} semaine d'âge. Pour chaque bande, les animaux ont été pesés à 10 semaines d'âge et 60

animaux ont été sélectionnés en tenant compte de l'origine de père et du sexe afin d'obtenir 6 groupes homogènes de 10 animaux (30 mâles et 30 femelles). Les animaux ont eu libre accès à l'eau. Durant les 12 semaines d'engraissement, les animaux ont été nourris à volonté avec un aliment à base de céréales et de tourteau de soja (en moyenne 15,7 MJ ED/kg, 17 % protéines digestibles). Les aliments proviennent du commerce et ils sont formulés avec des matières premières différentes entre les deux milieux de production.

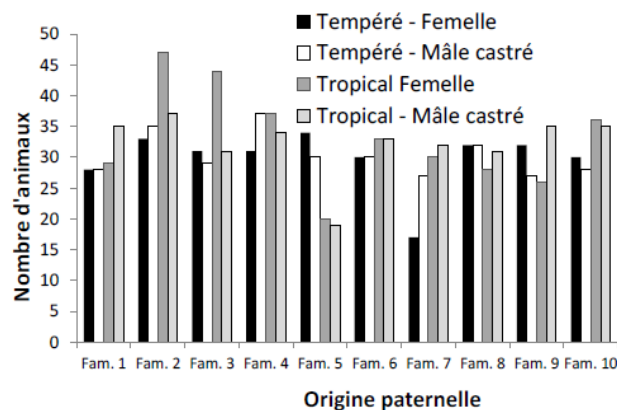


Figure 1 – Distribution du nombre de porcs en fonction du sexe et de l'origine paternelle (n = 10, Fam.1 à Fam. 10)

1.2. Mesures en ferme expérimentale

Les températures ambiantes et les humidités relatives journalières ont été enregistrées sur les deux unités expérimentales. Ces mesures ont été effectuées grâce à un enregistreur de données USB pour température et humidité (EL-USB-2+) placée dans la salle d'engraissement à l'INRA-GENESI et une station de météo Campbell (Campbell Scientific Ltd Shepshed UK) à l'INRA-PTEA. Le bâtiment expérimental en milieu tempéré est fermé alors qu'en milieu tropical, les animaux sont élevés dans un bâtiment semi-ouvert soumis aux fluctuations du milieu extérieur (variation journalière de la température ambiante et de l'humidité relative extérieures).

Tous les animaux ont été pesés à la naissance, une semaine avant le sevrage (3^{ème} semaine), au sevrage (4^{ème} semaine), en semaine 10 et ensuite toutes les 2 semaines depuis le début de l'engraissement (11^{ème} semaine) jusqu'à la fin du contrôle (23^{ème} semaine), sans mise à jeun préalable. Pour des raisons techniques, 49 animaux n'ont pas pu être pesés en semaine 11. Le poids a été alors estimé par interpolation linéaire à partir des poids et âges en semaines 10 et 13. L'épaisseur de lard a été mesurée grâce à une sonde ultrason (EL-USB-2+, Lascar, Beauvais) aux semaines 19 et 23. Chaque animal a été équipé d'une bague d'identification à l'oreille permettant l'identification par le distributeur électronique (DAC, Acema 128, Acemo, Pontivy). Après une semaine d'adaptation au DAC (semaine 10), la consommation des animaux était enregistrée en alternance toutes les deux semaines sur la moitié des animaux en DAC, les autres porcs étant nourris par des nourrisseurs collectifs. Nous disposons ainsi des données de consommation sur les semaines 11-12, 15-16 puis 19-20 pour la moitié des animaux et sur les semaines 13-14, 17-18 et 21-22 pour l'autre moitié.

Les températures corporelles ont été enregistrées aux semaines 19, 21 et 23 pour la température rectale et en semaines 19 et 23 pour la température cutanée, respectivement à l'aide d'un thermomètre digital et d'une sonde thermique posé sur le dos de l'animal.

1.3. Analyses statistiques

Un index de température et d'humidité (THI) a été calculé afin de prendre en considération à la fois l'effet de la température ambiante (T), de l'humidité relative (RH) et de leur interaction (NOAA, 1976 ; cité par Zumbach et al. (2008)) :

$$THI = T - (0.55 - 0.0055 \times RH) \times (T - 14.5)$$

Les températures ambiantes, cutanées et rectales ont été incorporées dans un unique indice, l'indice de circulation thermique (ICT ; Renaudeau et al., 2008). Cet indice est utilisé comme un indicateur des transferts de chaleur de la peau vers le milieu extérieur. Pour chaque animal et pour chaque période de mesure (semaines 19 et 23), un tel indice a été calculé, en

Tableau 1 – Données climatiques moyennes dans les deux environnements

Climat ⁽¹⁾	Tempéré			Tropical humide		
	Minimale	Maximale	Moyenne	Minimale	Maximale	Moyenne
Température, °C	20,5	27,7	25,1	22,9	28,5	26,2
Hygrométrie, %	46,2	74,8	61,2	75,3	93,0	84,4
THI, °C ⁽²⁾	19,5	25,5	22,9	22,0	27,4	25,2

⁽¹⁾ Moyennes obtenues à partir des données climatiques journalières relevées à l'intérieur des bâtiments d'élevage entre novembre 2013 et octobre 2014. ⁽²⁾ THI : indice de température et d'humidité combinant la température, l'humidité et leur interaction, à partir de la formule suivante : $THI (°C) = T - (0.55 - 0.0055 \times RH) \times (T - 14.5)$ (NOAA, 1976 ; cité par Zumbach et al. (2008))

Les données de croissance ont été soumises à une analyse de variance (PROC GLM, SAS version 9.4, Inst. Inc. Cary, NC) avec en effets fixes, l'environnement (n=2 : Tempéré vs. Tropical), le sexe (n=2 : Femelle vs. Mâle castré), la bande intra environnement (n=11 en Tempéré, n=12 en Tropical), l'origine paternelle (n=10) et les interactions. Le poids au sevrage a été utilisé comme covariable. Les données avec plusieurs mesures par animal (températures rectales et cutanées, ICT) ont été soumises à une analyse de variance (PROC MIXED) avec les mêmes effets fixes que précédemment, augmentés de l'effet fixe de la semaine de mesure (n=2 pour la température cutanée et l'ICT, n=3 pour la température rectale) et de l'animal en effet aléatoire afin de tenir compte de la répétition des mesures à des périodes différentes. La courbe de croissance (de la naissance à la semaine 23) a été modélisée de 3 manières différentes : i) une analyse de variance avec un ajustement par une équation polynomiale (modèle 1) :

$$(\hat{a}_{ij}) = \mu + \mu \times \hat{a}_{ij} + \mu \times \hat{a}_{ij}^2$$

ii) un modèle mixte linéaire (PROC MIXED) avec la semaine de mesure en effet fixe (modèle 2) et iii) un ajustement individuel des courbes de croissance par un modèle de Gompertz (PROC NLIN) suivi d'une analyse de variance sur les paramètres de la fonction de Gompertz (PROC GLM) (modèle 3). Le modèle de Gompertz employé est le suivant :

$$(\hat{a}_{ij}) = \mu \cdot \left(\frac{\mu_2}{\mu_1} \right)^{\frac{-\mu \times (\hat{a}_{ij} - \hat{a}_{ij_1}) - \mu \times (\hat{a}_{ij_2} - \hat{a}_{ij_1})}{(-1 + (-\mu \times (\hat{a}_{ij} - \hat{a}_{ij_1})) - \mu \times (\hat{a}_{ij_2} - \hat{a}_{ij_1}))}}$$

où PV₁ et PV₂ sont les poids vifs à deux âges (âge₁ et âge₂) et k est la variable de précocité. Les variables PV₂ et âge₁ sont des constantes correspondant au poids vif en semaine 23 et à l'âge en semaine 11.

2. RESULTATS ET DISCUSSION

2.1. L'environnement de production

Une analyse en composantes principales des paramètres climatiques par bande (sans a priori sur l'origine environnementale) suivie d'une analyse de classification

remplaçant la température ambiante dans la formule initiale par le THI afin de tenir compte de l'effet combiné de la température ambiante et de l'hygrométrie ambiante :

$$ICT = (TC - THI) / (TR - TC)$$

où TC représente la température cutanée, TR la température rectale et THI l'indice de température et d'humidité moyenne calculé le jour de la mesure. La consommation moyenne journalière (CMJ) est calculée comme la moyenne des quantités mesurées quand le porc était en DAC. L'indice de consommation est calculé comme le rapport entre la CMJ et le gain moyen quotidien sur la totalité de la période d'engraissement (de la semaine 11 à la semaine 23).

hiérarchique nous a permis de confirmer la distinction entre environnement tempéré et tropical (résultats non présentés).

Les résultats concernant les paramètres climatiques moyens sont présentés dans le Tableau 1. Les températures moyennes sont de 25,1 et 26,2°C, respectivement, pour l'environnement tempéré et l'environnement tropical. L'amplitude de la température ambiante moyenne est plus élevée en milieu tempéré qu'en milieu tropical (7,2 vs. 5,6°C). L'humidité relative moyenne est plus élevée en milieu tropical (84,4 vs. 61,2%). Notons que l'humidité relative journalière minimale en milieu tropical est plus élevée que la valeur maximale obtenue en milieu tempéré. Par conséquent, l'écart de THI entre environnement est plus important (+2,3°C) que l'écart de température ambiante (+1,1°C).

Quoique les températures critiques de la zone de thermoneutralité (zone dans laquelle le métabolisme de l'animal est relativement constant) soient dépendantes de

nombreux facteurs (alimentation, conduite d'élevage, type génétique...), il est généralement admis que cette zone est autour de 22-25°C chez le porc en croissance. Sur cette base, la température ambiante moyenne en milieu tropical étant supérieure à 25°C, on peut considérer que les porcs en croissance sont plus souvent en situation de stress thermique qu'en milieu tempéré.

2.2. Aperçu général des performances de croissance et de thermorégulation

Les résultats concernant les performances de croissance sont présentés dans le Tableau 2.

Conformément à ce qui est généralement reporté dans la littérature (Renaudeau et al., 2011), il y a un effet du sexe et de l'environnement de production sur les performances de croissance des porcs. Les porcs élevés en milieu tempéré ont un poids en début et en fin d'engraissement plus élevé que ceux élevés en milieu tropical (+6 kg et +13 kg, respectivement, P < 0,001), ce qui se traduit par des différences de GMQ entre environnements de production de 66 g/j pour les femelles et de 56 g/j pour les mâles castrés (P <

0,001) et une plus forte adiposité en milieu tempéré qu'en milieu tropical (+4,6 mm, $P < 0,001$). Cette réduction du GMQ de l'ordre de 27 g/j/°C de THI est en accord avec les résultats obtenus dans la méta-analyse de Renaudeau *et al.* (2011), où une diminution de l'ordre de 25 g/j/°C de température ambiante est reportée pour les publications les plus récentes. Sur la base des quantités alimentaires consommées en DAC (mesurées en alternance), la CMJ a été affectée par l'environnement de production, avec des consommations significativement plus élevées en milieu tempéré qu'en milieu tropical (+400 g, $P < 0,001$). En relation avec des températures ambiantes et des THI plus élevées, les porcs élevés en milieu tropical ont des températures cutanées et rectales plus

importantes que ceux élevés en milieu tempéré (+1,1 et +0,2°C, respectivement, $P < 0,001$). Cela se traduit par des ICT significativement plus importants en milieu tropical qu'en milieu tempéré (+0,4, $P < 0,001$). Ce résultat semble être en contradiction avec la littérature, qui montre une diminution de l'ICT avec l'élévation de la température ambiante (Renaudeau *et al.*, 2008).

En réalité, dans nos conditions expérimentales, l'écart de température ambiante ou de THI est trop faible, et les fluctuations climatiques dans la journée sont trop importantes (résultats non présentés) pour pouvoir être comparées avec les données de la littérature, dont la majorité est obtenue en chambre climatique.

Tableau 2 – Effet de l'environnement sur les performances de croissance et les réponses thermorégulatoires (moyennes ajustées)

Environnement	Tempéré		Tropical		ETR	Effets ⁽¹⁾
	Femelle	Mâle castré	Femelle	Mâle castré		
Sexe						
Nb observations	298	303	330	322		
Performances de croissance						
Poids vif initial, kg ⁽²⁾	29,4 ^a	29,9 ^a	23,0 ^b	23,0 ^b	3,0	E**,F**,B(E)**,PSev**, ExF**
Age initial, j ⁽²⁾	74,4 ^a	74,3 ^a	73,8 ^b	74,0 ^b	1,3	E**,F**,B(E)**,PSev**, ExF**
Poids vif final, kg ⁽²⁾	99,2 ^a	103,0 ^b	85,9 ^c	90,0 ^d	8,1	E**,F**,B(E)**,S**,PSev**, ExF**
Age final, j ⁽²⁾	161,0 ^a	160,9 ^a	158,1 ^b	158,3 ^b	1,3	E**,F**,B(E)**,PSev**, ExF**
Epaisseur de lard final, mm ⁽²⁾	19,3 ^a	21,6 ^b	15,0 ^c	16,7 ^d	2,8	E**,F**,B(E)**,S**,PSev**, ExF**
Consommation d'aliment, kg/j ⁽³⁾	2,13 ^a	2,32 ^b	1,75 ^c	1,91 ^d	0,42	E**,F**,B(E)**,S**,PSev**, ExF**
Vitesse de croissance, g/j ⁽²⁾	806,5 ^a	845,1 ^b	740,6 ^c	788,7 ^d	77,5	E**,F**,B(E)**,S**,PSev**, ExF**
Indice de consommation ⁽²⁾	2,65 ^a	2,76 ^b	2,37 ^c	2,43 ^d	0,50	E**,F**,B(E)**,S**, ExF*
Thermorégulation						
Température cutanée, °C ⁽⁴⁾	34,8 ^a	34,8 ^a	35,9 ^b	35,9 ^b	0,5	E**,F**,B(E)**,St**, ExSt*
Température rectale, °C ⁽⁴⁾	39,3 ^a	39,4 ^b	39,5 ^c	39,6 ^d	0,1	E**,F**,B(E)**,S**,St**, ExF**,ExSt*
ICT ^(4,5)	2,8 ^a	2,7 ^b	3,2 ^c	3,0 ^d	0,6	E**,F**,B(E)**,S**,St**

⁽¹⁾ Les valeurs sur une même ligne indexées par une lettre différente sont significativement différentes: ** : $P < 0,01$, * $P < 0,05$. ETR : écart type résiduel.

⁽²⁾ Analyse de variance prenant en compte les effets de l'environnement (E, n=2 : Tempéré vs. Tropical), du sexe (S, n=2 : Femelle vs. Mâle castré), de la bande intra environnement (B(E), n=11 en Tempéré, n= 12 en Tropical), de la famille de père (F, n=10) et des interactions. Le poids au sevrage a été utilisé comme covariable (PSev). ⁽³⁾ La consommation alimentaire journalière a été mesurée individuellement et de manière continue pendant 15 jours sur 3 périodes : soit en semaines 11-12, puis 15-16, puis 19-20 ; soit en semaines 13-14, puis 17-18 et 21-22. ⁽⁴⁾ Analyse de variance avec les mêmes effets fixes que (2), l'effet de la semaine de mesure (St, n=2 pour la température cutanée, n=3 pour la température rectale) et de l'animal en effet aléatoire pour tenir compte des mesures de température sur un même animal à des périodes différentes. ⁽⁵⁾ ICT : indice de circulation thermique : $ICT = (TC - \delta THI) / (TR - \delta TC)$ où TC représente la température cutanée, TR la température rectale et THI l'indice de température et d'humidité.

2.3. Interaction origine paternelle x environnement de production sur les performances de croissance et de thermorégulation

Le Tableau 3 présente les effets obtenus sur la modélisation de la croissance en fonction du modèle d'ajustement. Les effets significatifs sont en accord avec ceux obtenus en considérant les données de manière transversale (poids en début et en fin d'engraissement, GMQ ; voir Tableau 2).

Quelle que soit la méthode utilisée pour modéliser la croissance, il y a un effet significatif de l'interaction origine paternelle x environnement de production sur la courbe de croissance.

Ces effets sont illustrés dans la Figure 2 pour le poids et l'ELD en semaine 23 et dans la Figure 3 pour le GMQ et la température rectale.

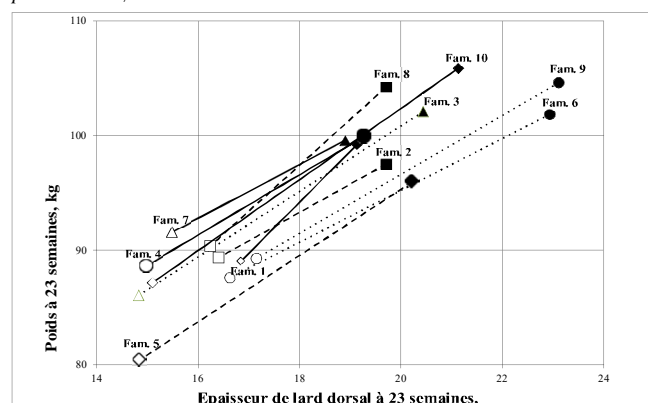


Figure 2 – Interactions famille x environnement (Tempéré en foncé ; Tropical en clair) sur le poids et l'épaisseur de lard à 23 semaines d'âge

Dans ce qui suit, nous définissons une famille comme la plus robuste (et inversement la plus sensible) pour un caractère donné comme celle pour qui la différence entre milieu tempéré et milieu tropical est minimale (et inversement maximale).

Les différences de poids final entre environnement est de 8 kg pour la famille la plus robuste (famille n°7 avec un poids moyen à 23 semaines d'âge de 100 kg en milieu tempéré) et de 19 kg pour la famille la plus sensible (famille n°10 avec un poids moyen à 23 semaines d'âge de 106 kg en milieu tempéré). Les différences de GMQ entre environnement est de 10 g/j pour la famille la plus robuste (famille n°2) et de 97 g/j pour la famille la plus sensible (famille n°10) pour des GMQ moyens en milieu tempéré de 790 et 857 g/j, respectivement. On constate un reclassement de certaines familles. Par exemple, en milieu tempéré, les porcs issus du père n°10 font partie des 3 premiers rangs pour le poids final (1^{er} rang : 106

kg), l'adiposité (3^{ème} rang : 21 mm) et le GMQ (3^{ème} rang : 857 g/j), et le 5^{ème} rang sur la température rectale (39,4°C). Par contre, leurs demi-frères en milieu tropical font partie des 3 derniers rangs concernant le poids à 23 semaines d'âge (8^{ème} rang : 87 kg) et le GMQ (8^{ème} rang : 761 g/j), l'épaisseur de lard (7^{ème} rang : 15 mm) et le 3^{ème} rang pour la température rectale (39,6°C).

En revanche, quel que soit l'environnement de production, les pores issus du verrat n°5 sont robustes mais moins productifs pour le poids final et le GMQ. En effet, ils occupent le dernier rang pour le poids final (96 et 80 kg, en milieu tempéré et en milieu tropical, respectivement) et le GMQ (773 et 659 g/j, en milieu tempéré et en milieu tropical, respectivement). Paradoxalement aux faibles performances de croissance, les porcs issus du père n°5 ont en moyenne de fortes températures rectales (3^{ème} rang en milieu tempéré : 39,4°C ; 1^{er} rang en milieu tropical : 39,6°C).

Tableau 3 – Effets de l'environnement de production, du sexe, de l'origine familiale sur la courbe de croissance (de la naissance à 23 semaines d'âge) en fonction des modèles d'ajustement

Paramètres	ETR	Effets ¹
Modèle mixte linéaire		
Modèle 1: polynomiale ^(2,3,4)	6,3	E**,F**,B(E)**,age**,ExF*,ExAge**,FxAge**,ExFxAge**,Age ² **,ExAge ² **,FxAge ² **,ExFxAge ² **
Modèle 2 ^(2,3,4)	4,9	E**,F**,B(E)**,St**,ExF*,ExSt**,FxSt**,ExFxSt**
Modèle 3 ^(2,5)		
K, %	0,29	E**,F**,B(E)**,S*,ExF**
Age à 100kg, j	1,9	E**,F**,B(E)**,S*,ExF**
Poids à 70 j, kg	3,4	E**,F**,B(E)**,S*,ExF**

^{(1)**} : $P < 0,01$, * $P < 0,05$. ETR : écart type résiduel ; ⁽²⁾ Effets fixes utilisés : l'environnement (E, n=2 : Tempéré vs. Tropical), du sexe (S, n=2 : Femelle vs. Mâle castré), de la bande intra environnement (B(E), n=11 en Tempéré, n= 12 en Tropical), de la famille de père (F, n=10) ; ⁽³⁾ L'animal est testé en effet aléatoire pour tenir compte des mesures de température sur un même animal à des périodes différentes ; ⁽⁴⁾ Analyse de variance (PROC MIXED) prenant en compte les effets fixes précisés dans (2) et l'âge et l'âge² comme covariable et les interactions entre effets fixes, âge et âge² ; ⁽⁴⁾ Analyse de variance prenant en compte les effets fixes précisés dans (2) et du stade de pesée (St, n=11) et les interactions ; ⁽⁵⁾ Analyse en deux temps : 1) ajustement individuel des courbes de croissances par l'équation de Gompertz ; 2) analyse de variance (PROC GLM) sur les paramètres de l'équation de Gompertz prenant en compte les effets fixes précisés dans (2) et les interactions.

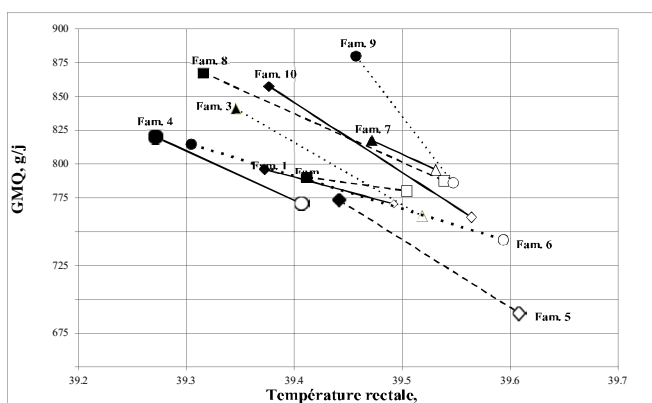


Figure 3 – Interactions famille x environnement (Tempéré en foncé ; Tropical en clair) sur le GMQ et la température rectale

Les porcs issus du père n°8 sont robustes comme ceux de la famille n°5. Cependant, leurs performances sont meilleures. En effet, quel que soit le milieu de production, les animaux de la famille n°5 font partie des 3 meilleures familles quant au poids final (104 kg - 3^{ème} rang en milieu tempéré et 90 kg - 2^{ème} rang en milieu tropical) et au GMQ (2^{ème} rang : 867 g/j en milieu tempéré ; 787 g/j en milieu tropical) et ils occupent des rangs similaires pour le lard dorsal final (6^{ème} rang en milieu tempéré : 20 mm ; 5^{ème} rang en milieu tropical: 16 mm).

Ces porcs ont en moyenne une température rectale plus faible que la moyenne en milieu tempéré (8^{ème} rang : 39,3°C) et intermédiaire en milieu tropical (5^{ème} rang : 39,5°C).

CONCLUSION

Cette étude confirme que les performances de croissance diminuent en milieu tropical en comparaison d'une production en milieu tempéré (exemple : une réduction du GMQ de l'ordre de 7,5 %) alors que les réponses thermorégulatrices sont plus importantes en milieu tropical.

Nos analyses phénotypiques montrent des différences entre origines paternelles en fonction du milieu de production avec un reclassement de certaines familles pour la majorité des caractères étudiés. Ces interactions origine paternelle x milieu de production obtenues au niveau phénotypique restent à être confirmées au niveau génétique.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient l'Agence Nationale de la Recherche (ANR PigHeaT, ANR-12-ADAP-0015), le Département de Génétique Animale de l'INRA (AO2012 PhenoHeaT) pour le

soutien financier apporté au projet et la Région Guadeloupe et la Communauté Européenne (FSE) pour la contribution financière à la bourse de thèse doctorale.

Les auteurs remercient le personnel des installations expérimentales de l'Unité GenESI au Magneraud et de l'Unité PTEA en Guadeloupe pour leur collaboration technique.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bruinsma, J., 2003. World agriculture: towards 2015/2030. An FAO perspective.
- Gourdine, J.L., Bidanel, J.P., Noblet, J., Renaudeau, D., 2007. Rectal temperature in lactating sows: effects of breed, season, and parity in tropical humid climate. *Asian-Aust. J. Anim. Sci.*, 20, 832-841.
- Hayes, B.J., Bowman, P.J., Chamberlain, A.J., Savin, K., van Tassell, C.P., Sonstegard, T.S., Goddard, M.E., 2009. A validated genome wide association study to breed cattle adapted to an environment altered by climate change. *Plos One* 4.
- IPCC, 2007. The Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Report., t.A. (Ed.). Intergovernmental Panel on Climate Change: AR4. Jackson Institute, University College, London.
- Mignon-Grasteau, S., Moreri, U., Narcy, A., Rousseau, X., Rodenburg, T.B., Tixier-Boichard, M., Zerjal, T., 2015. Robustness to chronic heat stress in laying hens: a meta-analysis. *Poult. Sci.* 94, 586-600.
- Renaudeau, D., 2005. Effects of short-term exposure to high ambient temperature and relative humidity on thermoregulatory responses of European (Large White) and Carribbean (Creole) restrictively fed growing pigs. *Anim. Res.* 54, 81-93.
- Renaudeau, D., Gourdine, J.-L., St-Pierre, N.R., 2011. A meta-analysis of the effects of high ambient temperature on growth performance of growing-finishing pigs. *J. Anim. Sci.* 89, 2220-2230.
- Renaudeau, D., Kerdoncuff, M., Anais, C., Gourdine, J.L., 2008. Effect of temperature level on thermal acclimation in Large White growing pigs. *Anim.* 2, 1619-1626.
- St-Pierre, N.R., Cobanov, B., Schnitkey, G., 2003. Economic losses from heat stress by US Livestock Industries. *J. Dairy Sci.* 86, E52-E77

3. Loyau, T., **Rose, R.**, Gilbert, H., Renaudeau, D., Giorgi, M., Billon, Y., Riquet, J. & Gourdine, J.-L. (2017). Climat tempéré vs. tropical: étude des paramètres génétiques, des caractères de production et d'adaptation à la chaleur chez le porc en croissance. Journées de la Recherche Porcine en France 49: 19-24.

Climat tempéré vs tropical: étude des paramètres génétiques, des caractères de production et d'adaptation à la chaleur chez le porc en croissance

Thomas LOYAU (1), Roseline ROSE (1), Hélène GILBERT (2), David RENAUDEAU (3), Mario GIORGI (4), Yvon BILLON (5),

Juliette RIQUET (2), Jean-Luc GOURDINE (1)

(1) URZ UR143, INRA, 97170, Petit-Bourg (Guadeloupe), France

(2) GenPhySE UMR1388, INRA, Université de Toulouse, INP, ENSAT, ENVT, 31326 Castanet Tolosan, France

(3) PEGASE UMR1348, INRA, Agrocampus Ouest, 35590 St Gilles, France

(4) PTEA UE1294, INRA, 97170 Petit-Bourg (Guadeloupe), France

(5) GenESI UE1372, INRA, 17700 Surgères,

France Thomas.Loyau@inra.fr

Avec la collaboration technique de K. Benony, D. Beramice, B. Bocage, M. Bructer et F. Silou de l'Unité Expérimentale PTEA (4) et F. Meslier, J. Bailly, P. Epagneaud et C. Lebourhis de l'Unité expérimentale GenESI (5)

Climat tempéré vs tropical : Etude des paramètres génétiques, des caractères de production et d'adaptation à la chaleur chez le porc en croissance

Pour caractériser le déterminisme génétique de l'adaptation à la chaleur chez le porc en croissance, 1253 animaux backcross (1/4 lignée Créole, 3/4 Large White) ont été élevés dans des conditions classiques d'élevage en milieu tempéré (TEMP : n=601 sur 11 bandes) ou tropical (TROP : n=652 sur 12 bandes). Les caractères de production ont été mesurés entre 11 et 23 semaines d'âge, et les températures rectales (TR) et cutanées (TC) à 19, 21 et 23 semaines d'âge, pour évaluer les capacités de thermorégulation des porcs. L'héritabilité de la TR est faible (TEMP $h^2 = 0,16 \pm 0,06$, TROP $h^2 = 0,10 \pm 0,04$). L'héritabilité de la TC est différente entre les deux environnements (TEMP $h^2 = 0,12 \pm 0,03$; TROP $h^2 = 0,36 \pm 0,14$) avec une corrélation génétique entre les deux environnements fortement négative ($-0,64 \pm 0,03$). Concernant les caractères de production, l'héritabilité du gain d'épaisseur de lard est plus élevée en TROP ($h^2 = 0,21 \pm 0,04$) qu'en TEMP ($h^2 = 0,11 \pm 0,03$). Les corrélations génétiques de la TC avec le poids vif à 23 semaines d'âge et l'épaisseur de lard dorsal sont positives en TEMP alors qu'elles sont négatives en TROP. Les mécanismes engagés pour dissiper la chaleur ou pour la croissance, en partie sous contrôle génétique, seraient différents entre environnements.

Temperate vs. tropical climate: Study of the genetic parameters of production and heat adaptation traits in growing pigs

The aim of this study was to characterize the genetic determinism of heat adaptation in growing pigs. A total of 1,253 Creole-Large White backcross pigs (1/4 Creole, 3/4 Large-White) were reared in classic conditions in temperate (TEMP; n=601; 11 batches) or tropical (TROP; n=652; 12 batches) climate. Production phenotypes were recorded between 11 and 23 weeks of age and rectal (RT) and cutaneous temperatures (CT) were recorded at 19, 21 and 23 weeks of age. Heritability of RT was low (TEMP $h^2 = 0.16 \pm 0.06$, TROP $h^2 = 0.10 \pm 0.04$). Heritability of CT was different between environments (TEMP $h^2 = 0.12 \pm 0.03$; TROP $h^2 = 0.36 \pm 0.14$) and genetic correlation between environments was negative (-0.64 ± 0.03). About production traits, we observed that the heritability of backfat thickness gain was higher in TROP ($h^2 = 0.21 \pm 0.04$) than in TEMP ($h^2 = 0.11 \pm 0.03$). Genetic correlation between body weight at 23 weeks of age, backfat thickness and TC are positive in TEMP whereas these values are negative in the TROP environment. Thus, these results suggest that pathways involved in heat dissipation partly under genetic control, may differ according to the environment.

INTRODUCTION

La sélection génétique des animaux d'intérêt agronomique est le plus souvent réalisée dans un environnement optimal (ration riche en nutriments, pression faible en pathogènes, thermoneutralité) pour favoriser l'expression du potentiel génétique de l'animal. Ainsi, lorsque le milieu d'élevage s'éloigne des conditions dans lesquelles l'animal a été sélectionné, on observe généralement une diminution de son niveau de performance.

Aujourd'hui, environ 50% de la production porcine mondiale est réalisée en zone tropicale ou sub-tropicale (Bruisma, 2003). Dans ces conditions, des solutions (modification de la conduite alimentaire ou de l'ambiance des bâtiments d'élevage) ont été proposées pour atténuer le stress thermique chez le porc (Mandonnet *et al.*, 2011). Cependant, ces méthodes sont parfois techniquement et économiquement difficiles à mettre en place, notamment en zones tropicale et sub-tropicale. Dans ces régions, la sélection génétique pour améliorer l'adaptation des animaux à leur environnement s'avère une option plus prometteuse et durable pour les élevages porcins.

Néanmoins, en amont de la définition d'objectifs de sélection, il est important de comprendre le déterminisme génétique des caractères de thermorégulation et d'adaptation à la chaleur chez le porc. Dans cette perspective, différentes mesures ont été réalisées de façon simultanée en milieu tempéré et en milieu tropical humide sur un dispositif familial connecté dans les deux environnements. Une base de données phénotypiques a été constituée comprenant à la fois les aptitudes de production et de thermorégulation. Les données zootechniques ont été présentées lors des JRP 2016 (Rosé *et al.*, 2016), montrant des différences de performances selon l'environnement climatique.

L'objectif de cette étude est d'estimer les paramètres génétiques des différents phénotypes étudiés dans chaque élevage séparément, puis dans une analyse conjointe, afin de mettre en évidence des interactions entre le génotype et l'environnement climatique sur les caractères liés à l'adaptation à la chaleur.

1. MATERIEL ET METHODES

1.1. Dispositif expérimental

Dans ce dispositif, 1253 porcs sont issus du croisement de 10 mâles F1 Large White (LW) x Créole (CR) avec 130 femelles LW distribuées sur les deux élevages.

En milieu tempéré (TEMP; INRA GenESI, Le Magneraud, 17700, Surgères, 46°N, 0°W), 601 animaux issus de 11 bandes ont été élevés en bâtiment conventionnel avec une température ambiante moyenne, minimale et maximale de respectivement 25,1, 20,5 et 27,7°C. L'hygrométrie moyenne est de 61,2%.

En environnement tropical (TROP; INRA PTEA, 97170 Petit-Bourg, Guadeloupe, 16°N, 61°W), 652 animaux issus de 12 bandes ont été élevés avec une température ambiante moyenne, minimale et maximale de respectivement 26,2, 22,9 et 28,5°C. L'hygrométrie moyenne est de 84,4% (Rosé *et al.*, 2016). Le bâtiment en environnement tropical est semi-ouvert et les animaux sont soumis aux variations de la température et d'hygrométrie ambiante.

Chaque verrat F1 a produit en moyenne 60 descendants dans chaque environnement. Les porcelets ont été sevrés à

4 semaines d'âge. A l'entrée en engraissement (à 10 semaines d'âge), les animaux ont été répartis en 6 groupes de 10 porcs. La mise en lot a pris en compte l'origine de père, le sexe et le poids à 10 semaines d'âge. Le contrôle en croissance commençait à 11 semaines d'âge et finissait à 23 semaines d'âge. Les animaux avaient un accès libre à l'eau et à l'aliment. Pendant l'engraissement, ils étaient nourris avec un aliment commercial contenant 15,7 MJ ED/kg et 17% de protéines digestibles.

1.2. Phénotypage

Tous les animaux ont été pesés à 11 semaines d'âge (PV11) et à 23 semaines d'âge (PV23), sans mise à jeun préalable. Le gain moyen quotidien (GMQ) a été calculé entre 11 et 23 semaines d'âge. L'épaisseur de lard dorsal (ELD) a été mesurée par échographie à 19 (ELD19) et 23 semaines d'âge (ELD23). La moyenne des ELD aux deux stades a été calculée (ELDMoy), et le gain relatif d'ELD entre 19 et 23 semaines d'âge (GELD) a été estimé grâce à l'équation (1) :

$$GELD = [ELD23 - ELD19] / ELD19 \quad (1)$$

Chaque porc a été identifié avec une puce électronique RFID à l'oreille permettant l'identification individuelle par le distributeur d'aliment concentré (DAC, Aema 128, Acemo, Pontivy). Après une semaine d'adaptation au DAC (à 10 semaines d'âge), la consommation individuelle des animaux a été enregistrée sur trois séries de 2 semaines, sur la moitié des animaux à la fois, l'autre moitié étant nourrie à l'aide de trémies collectives conventionnelles. Les données de consommation individuelle sont donc disponibles pour les semaines d'âge 11- 12, 15-16 et 19-20 (période 1) pour une moitié des animaux, et 13-14, 17-18, 21-22 (période 2), pour l'autre moitié. Ces données ont permis le calcul de la consommation moyenne journalière (CMJ) des animaux, de l'indice de consommation (IC), et de la consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR).

La CMJR est la résiduelle du modèle de la CMJ obtenue à l'aide la procédure GLM de SAS (SAS version 9.4, Inst. Inc. Cary, NC) :

$$CMJ_{ijkmn} = \mu + S_i + B_j(S_i) + S_k + P_n + GMQ_m + ELD23_m + P60_m + e_{ijkmn} \quad (2)$$

où CMJ est la consommation moyenne journalière de l'animal m , μ la moyenne générale, S_i l'effet fixe du site i (TEMP ou

TROP), $B_j(S_i)$ l'effet de la bande intra site (12 niveaux en TROP et 11 niveaux en TEMP), S_k l'effet du sexe k de l'animal (femelle ou mâle castré), P_n la période de consommation de l'animal (période 1 ou 2), $ELD23$ l'épaisseur de lard dorsal à 23 semaines d'âge, $P60_m$ le poids métabolique de l'animal m et e_{ijkmn} la résiduelle du modèle. $P60$ est calculé selon l'équation (3): $P60 = (PV23^{1.6} - PV11^{1.6}) / 1.6 * (PV23 - PV11)$ (3)

Les températures rectales (TR) ont été enregistrées aux semaines d'âge 19, 21, 23 à l'aide d'un thermomètre digital, et les températures cutanées (TC) ont été mesurées aux semaines d'âge 19 et 23 à l'aide d'une sonde thermocouple posée sur le dos de l'animal (site P2).

1.3. Analyses génétiques

Une analyse de variance préliminaire en utilisant la procédure GLM de SAS (SAS version 9.4, Inst. Inc. Cary, NC) a été réalisée pour sélectionner les effets fixes à inclure dans le modèle animal. A partir de cette première étape, les analyses génétiques ont été réalisées avec le modèle (4) pour PV11, PV23, GMQ, GELD, ELDMoy, avec le modèle (5) pour les caractères impliquant des mesures d'ingéré CMJ, CMJR, IC, et

avec le modèle (6) pour les données répétées ELD19, ELD23, TR19, TR21, TR23, TC19 et TC23 :

$$y_{ijkm} = + S_i + B_j(S_i) + S_k + A_m + e_{ijkm} \quad (4)$$

$$y_{ijkmn} = + S_i + B_j(S_i) + S_k + P_n + A_m + e_{ijkmn} \quad (5)$$

$$y_{ijkmn} = + S_i + B_j(S_i) + S_k + A_m + ST_n + e_{ijkmn} \quad (6)$$

où y_{ijkm} ou y_{ijkmn} est la performance de l'animal m , μ la moyenne générale, S_i l'effet fixe du site i (TEMP ou TROP), $B_j(S_i)$ l'effet de la bande intra site, S_k l'effet du sexe k de l'animal (femelle ou mâle castré), P_n la période de consommation de l'animal (période 1 ou 2), A_m l'effet génétique additif de l'animal m , e_{ijkm} ou e_{ijkmn} l'effet résiduel, et ST_n le stade correspondant au moment de la mesure n (semaines d'âge 19, 21 ou 23). L'effet portée n'a pas été retenu dans ces premières analyses, il est donc vraisemblable que les héritabilités, en particulier pour les caractères les plus précoces, ont été légèrement surestimées. Le fichier pedigree comprenait 1253 animaux issus de 10 verrats et 120 truies (environ 60 truies par environnement). Les phénotypes mesurés en environnement TEMP et TROP ont été analysés avec des modèles multivariés pour estimer les corrélations génétiques entre les environnements pour ces caractères. Les analyses génétiques ont été réalisées avec le logiciel VCE6.0 (Neumaier et Groeneveld, 1998 ; Groeneveld *et al.*, 2010). Comme tous les phénotypes ne pouvaient être inclus dans une analyse unique, des analyses bivariées ou multivariées à quatre caractères ont été réalisées. Un test unilatéral de Student a été réalisé pour déterminer si les paramètres génétiques étaient différents de zéro ou de 1. Quand un phénotype apparaît dans différentes analyses, le résultat présenté est la moyenne des estimations du paramètre génétique correspondant.

Tableau 1 – Héritabilités et corrélations génétiques des paramètres de production entre milieux tempéré et tropical

Phénotypes	Héritabilité en milieu TEMP	Héritabilité en milieu TROP	Corrélation génétique
PV11	0,88 ± 0,18	0,87 ± 0,14	0,80 ± 0,16‡
PV23	0,63 ± 0,16	0,65 ± 0,10	0,63 ± 0,13
CMJ	0,19 ± 0,07	0,27 ± 0,08	0,29 ± 0,08
CMJR	0,08 ± 0,05*	0,11 ± 0,05	0,94 ± 0,06‡
IC	0,13 ± 0,05	0,15 ± 0,02	0,82 ± 0,02
ELD 19	0,48 ± 0,05	0,36 ± 0,07	0,43 ± 0,07
ELD 23	0,53 ± 0,06	0,49 ± 0,06	0,31 ± 0,04
GELD†	0,11 ± 0,03	0,21 ± 0,04	0,46 ± 0,07
ELDMoy	0,47 ± 0,11	0,37 ± 0,06	0,64 ± 0,08
GMQ	0,50 ± 0,11	0,55 ± 0,13	0,60 ± 0,07

‡Héritabilités significativement différente entre environnement tempéré et tropical ($P < 0,05$). *Héritabilité non significativement différente de zéro ($P < 0,05$). †Corrélation génétique non significativement différente de 1 ($P < 0,05$). PV11 et PV23 : Poids vif à 11 et 23 semaines d'âge = CMJ : consommation moyenne journalière entre les semaines 11 et 23 et mesurée individuellement et de manière continue pendant 15 jours sur 3 périodes : soit en semaines d'âge 11-12, puis 15-16, puis 19-20 ; soit en semaines d'âge 13-14, puis 17-18 et 21-22 ; CMJR : consommation moyenne journalière résiduelle entre les semaines d'âge 11 et 23 ; IC : indice de consommation entre les semaines d'âge 11 et 23 ; ELD19 et ELD23 : épaisseur de lard dorsal à 19 et 23 semaines d'âge ; GELD : gain relatif d'épaisseur de lard dorsal entre les semaines d'âge 19 et 23 ; ELDmoy : moyenne des ELD à 19 et 23 semaines d'âge ; GMQ : gain moyen quotidien entre les semaines 11 et 23.

2.2. Héritabilités des paramètres de thermorégulation et corrélations génétiques entre milieux tempéré et tropical

Les résultats des estimations des héritabilités en milieu TEMP et TROP pour les variables liées aux réponses de thermorégulation ainsi que les corrélations génétiques entre environnements TROP et TEMP sont présentés dans le Tableau 2.

Quel que soit l'environnement, l'héritabilité de TR à 19, 21 et 23 semaines d'âge sont faibles (de 0,04 à 0,09). A notre connaissance, il s'agit des premières estimations d'héritabilité de la température rectale chez le porc en croissance. Elles suggèrent une très forte régulation de ce paramètre physiologique chez le porc en croissance, même en conditions tropicales. Ces valeurs sont dans la tranche basse des

2. RESULTATS ET DISCUSSION

2.1. Héritabilités et corrélations génétiques entre milieux tempéré et tropical des caractères de production

Les estimations d'héritabilité pour les différents caractères mesurés sont présentées dans le Tableau 1. Les estimations d'héritabilités pour GMQ, CMJ et ELD23, sont concordantes avec celles reportées dans différents types génétiques de porcs en croissance (Saintilan *et al.*, 2013).

Seule l'héritabilité du GELD est plus élevée en milieu tropical qu'en milieu tempéré. Cela pourrait s'expliquer par le fait que le métabolisme lipidique et le dépôt de gras sont plus sollicités dans un contexte de stress thermique que de thermoneutralité, maximisant les différences entre les animaux.

Les héritabilités pour l'indice de consommation et la consommation résiduelle sont faibles par rapport aux valeurs rapportées dans la littérature, probablement en raison de la précision de la mesure (en effet les mesures d'ingéré d'un animal sont disponibles que sur 50% de la durée totale d'engraissement).

Nos résultats montrent que les corrélations génétiques entre le milieu TEMP et TROP sont positives et différentes de 1 sauf pour le PV11. Cela suggère que les mécanismes génétiques sous-jacents à ces caractères sont partiellement différents entre les deux environnements, et que l'ensemble du progrès génétique réalisé grâce à une sélection en milieu TEMP ne se retrouve pas complètement en milieu TROP.

estimations d'héritabilité de températures internes obtenues chez les bovins ou les volailles en situation de stress ou de thermoneutralité (de 0,06 à 0,49, Tixier-Boichard *et al.*, 1995, Dikmen *et al.*, 2012, Loyau *et al.*, 2013). Ces résultats sont néanmoins plus faibles que ceux reportés chez la truie en lactation en milieu tropical (0,35 ± 0,09 ; Gourdine *et al.*, 2016). Cette différence entre stades physiologiques peut être en lien avec le cycle hormonal de la truie. En période de lactation, le métabolisme des truies est fortement sollicité. Ces mécanismes ayant un contrôle génétique prépondérant, il semble cohérent que l'héritabilité soit plus élevée.

Les estimations d'héritabilités pour la TC19 et TC23 sont faibles en environnement TEMP (respectivement 0,06±0,03 et 0,08±0,03) et modérées en environnement TROP

(respectivement $0,25 \pm 0,10$ et $0,38 \pm 0,12$), avec une différence significative d'héritabilité entre les deux environnements ($P < 0,05$). Les estimations en milieu tropical sont concordantes avec celles obtenues chez la truie en lactation ($0,34 \pm 0,12$; Gourdine *et al.*, 2016) et chez la poule pondeuse mesurés par caméra infrarouge ($0,20 \pm 0,04$; Loyau *et al.*, 2016).

La température cutanée est un indicateur de la capacité d'un animal à dissiper de la chaleur au travers de la peau. Nous montrons ici une corrélation génétique négative entre les deux environnements de $-0,67$ et $-0,72$ respectivement pour TC19 et TC23 suggérant que le déterminisme génétique de la dissipation de chaleur diffère fortement selon l'environnement climatique.

Tableau 2 Héritabilités et corrélations génétiques des paramètres de thermorégulation entre milieux tempéré et tropical

Phénotypes	Héritabilité en milieu TEMP	Héritabilité en milieu TROP	Corrélation génétique
TR19	$0,04 \pm 0,03^*$	$0,06 \pm 0,03$	$0,08 \pm 0,03$
TR21	$0,08 \pm 0,06^*$	$0,08 \pm 0,03$	$0,03 \pm 0,02^*$
TR23	$0,07 \pm 0,04$	$0,09 \pm 0,04$	$0,04 \pm 0,01$
TC19†	$0,06 \pm 0,03$	$0,25 \pm 0,10$	$-0,67 \pm 0,04$
TC23†	$0,08 \pm 0,03$	$0,38 \pm 0,12$	$-0,72 \pm 0,08$

†Héritabilités significativement différentes entre environnements tempéré et tropical ($P < 0,05$). * Héritabilité ou corrélation non significativement différente de zéro ($P < 0,05$). TR19, TR21 et TR23 : température rectale à 19, 21 et 23 semaines d'âge, TC19 et TC23 : température cutanée à 19 et 23 semaines d'âge.

2.3. Corrélations génétiques entre température cutanée et caractères de production

Compte tenu de la faible héritabilité de TR, nous rapportons dans cette partie uniquement les corrélations génétiques entre TC19 ou TC23 et les caractères de production ou TR19, TR21 et TR23 (Tableau 3).

En environnement TEMP, les corrélations entre la température cutanée (TC19 ou TC23) et le PV23, la CMJ, la CMJR ou le GMQ sont positives. Ces corrélations suggèrent une relation favorable entre le niveau de production ou le métabolisme de l'animal et sa capacité à dissiper la chaleur.

Au contraire, les corrélations génétiques entre TC19 ou TC23 avec les caractères de production PV23, la CMJ, les ELD ou le GMQ sont négatives en environnement TROP, suggérant un antagonisme entre le niveau de production de l'animal et sa capacité à dissiper de la chaleur par voie sensible.

Il est possible qu'en milieu tropical, les animaux ayant un poids élevé favorisent d'autres mécanismes pour dissiper de la chaleur, comme des mécanismes par voie latente, notamment l'hyperventilation respiratoire. Ainsi, les porcs capables de maintenir une température corporelle à un même niveau en milieu tropical seraient plus aptes à atteindre des poids vifs élevés. Les résultats à 19 semaines d'âge sont difficiles à expliquer, mais ceux à 23 semaines d'âge concordent avec les mécanismes potentiels développés ci-dessus pour le milieu tropical.

En milieu TEMP, les températures cutanées sont peu corrélées avec les températures rectales. En milieu tropical, les corrélations entre températures cutanées et rectales sont modérées à élevées et positives. Il a été montré dans la littérature que la température cutanée est fortement corrélée avec la capacité de survie des animaux lors d'un stress thermique (Yamamoto *et al.*, 1971).

Tableau 3 Corrélations génétiques entre températures cutanées, caractères de production et de température rectale

Phénotypes	TC19 TEMP	TC23 TEMP	TC19 TROP	TC23 TROP
PV11	$-0,19 \pm 0,04$	$0,40 \pm 0,04$	$-0,16 \pm 0,03$	$-0,04 \pm 0,02$
PV23	$0,50 \pm 0,05$	$0,64 \pm 0,06$	$-0,24 \pm 0,05$	$-0,23 \pm 0,05$
CMJ	$0,48 \pm 0,04$	$0,45 \pm 0,03$	$0,01 \pm 0,06^*$	$-0,18 \pm 0,04$
CMJR	$0,25 \pm 0,02$	$0,15 \pm 0,02$	$0,24 \pm 0,01$	$0,12 \pm 0,01$
IC	$-0,04 \pm 0,02$	$-0,24 \pm 0,02$	$0,18 \pm 0,10$	$0,12 \pm 0,04$
ELD 19	$0,10 \pm 0,02$	$0,04 \pm 0,02$	$-0,42 \pm 0,03$	$-0,19 \pm 0,03$
ELD 23	$0,05 \pm 0,01$	$0,09 \pm 0,01$	$-0,24 \pm 0,02$	$-0,32 \pm 0,02$
GELD	$0,08 \pm 0,01$	$0,08 \pm 0,01$	$0,35 \pm 0,02$	$0,14 \pm 0,01$
ELDMoy	$0,18 \pm 0,04$	$0,01 \pm 0,05^*$	$-0,24 \pm 0,05$	$-0,28 \pm 0,05$
GMQ	$0,56 \pm 0,05$	$0,77 \pm 0,05$	$-0,20 \pm 0,04$	$-0,20 \pm 0,05$
TR19	$-0,04 \pm 0,03$	$-0,04 \pm 0,04^*$	$0,36 \pm 0,08$	$0,20 \pm 0,04$
TR21	$0,28 \pm 0,06$	$-0,11 \pm 0,04$	$0,75 \pm 0,03$	$0,60 \pm 0,02$
TR23	$0,36 \pm 0,03$	$0,23 \pm 0,04$	$0,80 \pm 0,06$	$0,38 \pm 0,02$

*Héritabilité ou corrélation non significativement différente de zéro ($P < 0,05$). PV11 et PV23 : Poids vif à 11 et 23 semaines d'âge, CMJ : consommation moyenne journalière, CMJR : consommation moyenne journalière résiduelle, IC : indice de consommation, ELD 19 et ELD23 : épaisseur de lard dorsal à 19 et 23 semaines d'âge, GELD : gain relatif d'épaisseur de lard dorsal entre les semaines d'âge 19 et 23, ELDmoy : moyenne des ELD à 19 et 23 semaines d'âge, GMQ : gain moyen quotidien.

CONCLUSION

Ces premiers travaux d'estimation des paramètres génétiques liés à l'adaptation à la chaleur sur le porc en croissance mettent en évidence que la dissipation de chaleur est en partie sous contrôle génétique.

La température rectale est un caractère moins héritable que la température cutanée, même en environnement tropical où les animaux sont soumis à des conditions qui devraient accentuer la variabilité inter-individuelle.

Les techniques de mesures de la température interne pourraient être améliorées pour affiner le phénotype, notamment à l'aide de capteurs de température insérés en sous-cutané. Cela permettrait de déterminer si, en améliorant

la précision de la mesure, on améliorerait l'héritabilité du caractère. Cette technique est actuellement expérimentée par notre laboratoire et elle permet d'appréhender la cinétique de la température interne.

Les mesures de température cutanée semblent prometteuses d'un point de vue génétique, étant proches de la capacité des animaux à s'adapter à leur environnement, et héréditaires. Nous montrons aussi que les corrélations génétiques entre environnements tempérés et tropicals sont souvent différentes de 1 pour les caractères de production. Cela suggère qu'il est nécessaire d'inclure des stratégies de sélection dédiées à l'amélioration des performances en milieu tropical pour répondre à l'extension de la production porcine dans les régions tropicales et sub-tropicales.

Ces premières données permettront d'évaluer les perspectives d'inclusion des paramètres de thermorégulation dans les schémas de sélection pour l'élevage en zone tropicale et subtropicale.

Nos résultats pourraient suggérer des recrutements de mécanismes différents entre milieu tempéré et tropical pour dissiper la chaleur. De plus, en environnement tropical, la corrélation génétique négative entre la température cutanée et PV23 semble aller dans le sens de la théorie de l'allocation des nutriments (Rauw, 2008). Cette théorie suggère qu'il existe un équilibre entre les fonctions d'adaptation - ici estimées via les températures corporelles - de croissance et d'entretien.

REMERCIEMENTS

Les auteurs souhaitent remercier l'Agence Nationale de la Recherche dans le cadre du programme PigHeaT (ANR-12 ADAP-0015, 2012-2016), le fond social Européen et la Région Guadeloupe pour le financement de ce projet, dans le cadre du projet AgroEcoDiv.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bruinsma J., 2003. World agriculture: towards 2015/2030. An FAO perspective. Available at <http://www.fao.org/docrep/005/y4252e/y4252e00.htm>
- Dikmen S., Cole J.B., Null D.J., Hansen P.J., 2012. Heritability of rectal temperature and genetic correlations with production and reproduction traits in dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, 95, 3401-3405.
- Gourdine J-L., Mandonnet N., Giorgi M., Renaudeau D., 2016. Genetic parameters for thermoregulation and production traits in lactating sows reared in tropical climate. *Anim.*, 5, 1-10.
- Groeneveld E., Kovac M., Mielenz M., 2010. VCE user's guide and reference manual version 6.0. Available at <ftp://ftp.tzv.fal.de/pub/vce6/doc/vce6-manual-3.1-A4.pdf>
- Loyau T., Berri C., Bedrani L., Métayer-Coustard S., Praud C., Duclos M.J., Tesseraud S., Rideau N., Everaert N., Yahav S., Mignon-Grasteau S., Collin A., 2013. Thermal manipulation of the embryo modifies the physiology and body composition of broiler chickens reared in floor pens without affecting breast meat processing quality. *J. Anim. Sci.*, 91, 3674-3685.
- Loyau T., Zerja T., Rodenburg T.B., Fablet J., Tixier-Boichard M., Pinard-Van-Der-Laan M.H., Mignon-Grasteau S., 2016. Heritability of body surface temperature in hens estimated by infrared thermography at normal or hot temperatures and genetic correlations with egg and feather quality. *Anim.*, 10, 1594-1601.
- Mandonnet N., Tillard E., Faye B., Collin A., Gourdine J-L., Naves M., Bastianelli D., Tixier-Boichard M., Renaudeau D., 2011. Adaptation des animaux d'élevage aux multiples contraintes des régions chaudes. *INRA Prod. Anim.*, 24, 41-64.
- Neumaier A., Groeneveld E., 1998. Restricted maximum likelihood estimation of covariances in sparse linear models. *Genet. Sel. Evol.*, 1, 3-26.
- Rauw W.M., 2009. Part I. Resource Allocation - Introduction, *in* Resource Allocation Theory Applied to Farm Animal Production, ed. W. M. Rauw (Wallingford, UK: CABI Publishing), 1-21.
- Rosé R., Gilbert H., Renaudeau D., Giorgi M., Billon Y., Ferchaud S., Riquet J., Gourdine J-L., 2016. Interactions génotype x environnement (tempéré vs. tropical) sur les caractères de production et de thermorégulation chez le porc en croissance. *Journées Rech. Porcine*, 48, 257-262.
- Saintilan R., Mérour I., Brossard L., Tribout T., Dourmad J-Y., Sellier P., Bidanel J-P., Van Milgen J., Gilbert H., 2013. Genetics of residual feed intake in growing pigs: relationships with production traits, and nitrogen and phosphorus excretion traits. *J. Anim. Sci.*, 91, 2542-2554.
- Tixier-Boichard M., Boichard D., Groeneveld E., Bordas A., 1995. Restricted maximum likelihood estimates of genetic parameters of adult male and female Rhode Island Red chickens divergently selected for residual feed consumption. *Poultry Sci.*, 74, 1245-1252.
- Yamamoto S., Tokoro K., Tomishima N., Ito T., Mimura K., 1971. Studies on the effective temperature for farm animals. II Effective temperature for pigs, with special reference to the influence of dry and wet bulb temperatures on the physiological reactions in rearing pigs. *Japanese J. Zootech. Sci.*, 42, 609-616.

4. Gilbert, H., Renaudeau, D., Labrune, Y., Fève, K., **Rose, R.**, Billon, Y., Giorgi, M., Loyau, T., Riquet, J. & Gourdine, J.-L. (2017). Dissecting G x E interactions for responses to tropical heat stress in pig breeding (Poster). In Quantitative Genetics & Genomics" Gordon Research Conference (GRC) Texas (USA).

DISSECTING G X E INTERACTIONS FOR RESPONSES TO TROPICAL HEAT STRESS IN PIG BREEDING

H. GILBERT¹ ‡, D. RENAudeau², Y. LABRUNE¹, K. FÈVE¹, R. ROSE³, Y. BILLON⁴, M. GIORGI⁵, T. LOYAU³, J. RIQUET¹, J.L. GOURDINE³

¹INRA, GenPhySE, 31326 Castanet Tolosan, France; ²INRA, PEGASE, 35590 St Gilles, France; ³INRA, URZ, 97170 Petit-Bourg, France; ⁴INRA, GenESI, 17700 Surgères, France; ⁵INRA, PTEA, 97170 Petit-Bourg, France

‡ Presenting author: helenegilbert@inra.fr

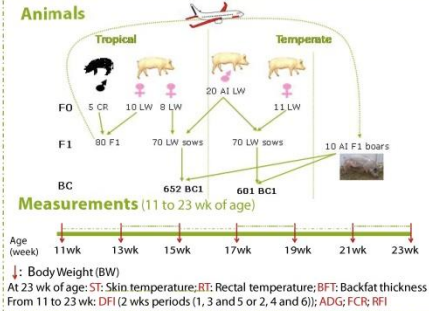
Introduction

Heat stress has a major impact on pig production in tropical and sub-tropical areas, but also during summer heat waves in temperate regions of the world.

Objectives

- Use a crossbred population between Créole (CR, adapted to heat) and Large White (LW)
- To evaluate GxE on production and thermoregulation traits
 - To detect genomic regions associated to resistance to tropical stress

Material and methods

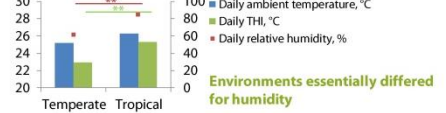


A Thermal Humidity Index (THI, NOAA (1976)) was calculated (THI = T - [0.55 - 0.0055 x HR] x [T - 14.5]), T and RH are the average daily ambient temperature and relative humidity

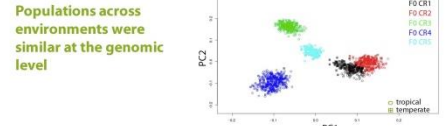
- ### Statistical analyses
- Linear models (SAS) were used to test:
 - Effects of environment, batch (intra environment), sire family, sex, period (DFI, FCR, RFI), and their interactions
 - Covariate of weight at 11 wk
 - Animal mixed models were used to estimate genetic parameters in bivariate analyses (VCE6.0)
 - Animal mixed models including effect of single SNP markers (GenABEL) were used to detect genomic regions within environment and jointly on the two environments
 - Considering a dose effect of the minor SNP allele (0, 1, 2)
 - Considering a breed effect of the SNP (CR vs LW)

Results

Ambient conditions in temperate and tropical environments



Genomic structure of the population (60K SNP genotypes)



Least square means of the environment and sex on production and thermoregulatory traits

Trait	Temperate		Tropical		Significant effects	Temperate vs Tropical
	Female	Castrated male	Female	Castrated male		
BW ₁₁ , kg	30.9 ^a	31.6 ^a	20.7 ^b	21.2 ^b	E**, F**, S**, FxE**	>
BW ₂₃ , kg	101.3 ^a	105.6 ^b	82.5 ^c	87.2 ^d	E**, F**, S**, FxE**	>
ADG, g/d	813 ^a	854 ^b	729 ^c	778 ^d	E**, F**, S**, FxE**	>
DFI, kg/d	2.11 ^a	2.30 ^b	1.70 ^c	1.84 ^d	E**, F**, S**, P**, FxE**	<
RFI, g/d	2	37	-15	-25	E*, F**, P**	>
FCR	2.61 ^a	2.70 ^b	2.45 ^c	2.47 ^c	E**, F**, S**, P**, FxE*	>
BFT, mm	19.4 ^a	21.8 ^b	14.7 ^c	16.5 ^d	E**, F**, S**, FxE**	>
Skin temp., °C	34.5 ^a	34.5 ^a	35.7 ^b	35.7 ^b	E**, F**, S**	<
Rectal temp., °C	39.2 ^a	39.3 ^b	39.4 ^b	39.5 ^c	E**, F**, S**	<

E= environment, F= sire family, S= sex, P=period for DFI records; * P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001, a,b,c,d indicate significant differences (P<0.05) within rows

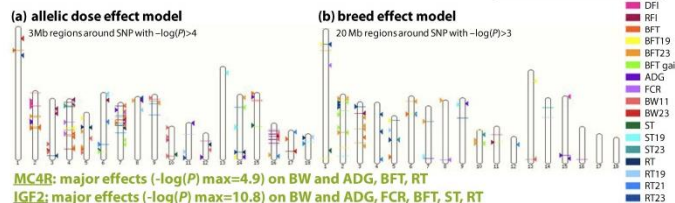
Genetic parameters (±SE) within and across environments (E)

Trait	h ²		Genetic correlation			
	Temperate	Tropical	with skin temp.			
	Temperate	Tropical	between E	Temperate	Tropical	Tropical
BW ₁₁	0.88 ± 0.18	0.87 ± 0.14	0.80 ± 0.16	0.40 ± 0.04	-0.04 ± 0.02	
BW ₂₃	0.63 ± 0.16	0.65 ± 0.10	0.63 ± 0.13	0.64 ± 0.06	-0.23 ± 0.05	
ADG	0.50 ± 0.11	0.55 ± 0.13	0.60 ± 0.07	0.77 ± 0.05	-0.20 ± 0.05	
DFI	0.19 ± 0.07	0.27 ± 0.08	0.29 ± 0.08	0.45 ± 0.03	-0.18 ± 0.04	
RFI	0.08 ± 0.05	0.11 ± 0.05	0.94 ± 0.06	0.15 ± 0.02	0.12 ± 0.01	
FCR	0.13 ± 0.05	0.15 ± 0.02	0.82 ± 0.02	-0.24 ± 0.02	0.12 ± 0.04	
BFT	0.53 ± 0.06	0.49 ± 0.06	0.31 ± 0.04	0.09 ± 0.01	-0.32 ± 0.02	
Rectal temp.	0.07 ± 0.04	0.09 ± 0.04	0.04 ± 0.01	0.23 ± 0.04	0.38 ± 0.02	
Skin temp.	0.08 ± 0.03	0.38 ± 0.12	-0.72 ± 0.08			

h²: moderate/high for production traits except feed efficiency, low for body temperatures but skin temperature in tropical conditions
 Genetic correlations between E: mainly different from 1
 Skin temperature: genetic correlations with production traits depend on the environment. Generally negative in tropical conditions: do pigs in tropical conditions with high production → use other mechanisms, as respiratory rate, to dissipate heat? → have naturally lower temperature to dissipate?

Major response to tropical stress on production and thermoregulatory traits

- correspond to regions detected in the tropical environment,
- correspond to regions detected in the temperate environment,
- correspond to regions detected in joint analyses of the environments



MC4R: major effects (-log(P) max=4.9) on BW and ADG, BFT, RT
 IGF2: major effects (-log(P) max=10.8) on BW and ADG, FCR, BFT, ST, RT
 Other genomic regions: mainly detected in one or the other E, confirming high GxE for these traits different regions detected with the allelic dose and the breed effect model, suggest breed effects that are not captured by LD available on the 60KSNP chip few regions affect both production and thermoregulatory traits (xxxx)

Conclusion

- Tropical conditions affected significantly production and thermoregulatory traits
- Multiple evidences were found for GxE on production and thermoregulatory traits
- Genomic approaches suggested both allelic and breed effects segregating in the population

Perspectives

Use metabolic and transcriptomic approaches to describe the underlying biology of resistance to heat stress

5. Riquet, J., Gilbert, H., Fève, K., Labrune, Y., **Rose, R.**, Billon, Y., Giorgi, M., Loyau, T., Gourdière, J.-L., & Renaudeau, D. (2017). Genetic dissection of mechanism underlying heat adaptation in pigs (Poster). In 36th International Society for Animal Genetics Conference, Dublin (Ireland).



The image displays the logo for the 36th International Society for Animal Genetics Conference (ISAG 2017) and the cover of the 'Genomes to Phenomes' abstract book. The logo features a green Celtic knot on the left and the text 'ISAG 2017' in a stylized green font. Below the logo, it states '36th International Society for Animal Genetics Conference', '16th - 21st July 2017', and 'University College Dublin | Ireland'. The abstract book cover is a collage with a green and black background. It includes a list of topics such as 'Bioinformatics', 'Comparative Genomics', 'Computational Biology', 'Epigenetics', 'Functional Genomics', 'Genome Diversity', 'Gene', 'Genome Sequencing', 'Immunogenetics', 'Integrative Genomics', 'Microbiomics', 'Population Genomics', 'Systems Biology', 'Genetic Markers and Selection', 'Genetics and Disease', 'Gene Editing', and 'Bioinformatics'. The title 'Genomes to Phenomes' is written in large green letters across a white diagonal band. Below the title, there are images of a rooster and two cows. The text 'ABSTRACT BOOK' is written in white on a green diagonal band. At the bottom right, it provides the website 'www.isag.us/2017', social media handles '@isagofficial' and '#ISAG2017', and the location 'O'Brien Centre for Science and O'Reilly Hall, University College Dublin, Dublin, Ireland'.

Bioinformatics · Comparative Genomics · Computational Biology
Epigenetics · Functional Genomics · Genome Diversity · Gene
Genome Sequencing · Immunogenetics · Integrative Genomics
Microbiomics · Population Genomics · Systems Biology
Genetic Markers and Selection · Genetics and Disease
Gene Editing · Bioinformatics · Comparative
Computational Biology · Epigenetics · Functional Genomics
Genome Diversity · Genome Sequencing · Integrative Genomics
Integrative Genomics · Microbiomics · Population Genomics · Systems
Population Genomics · Systems Biology
Genetic Markers and Selection · Genetics and Disease
Gene Editing · Bioinformatics · Comparative
Bioinformatics

Genomes to Phenomes

O'Brien Centre for Science
and O'Reilly Hall,
University College Dublin,
Dublin, Ireland

ABSTRACT BOOK

www.isag.us/2017
@isagofficial #ISAG2017



Genetic dissection of mechanisms underlying heat adaptation in pigs

J Riquet¹, H Gilbert¹, K Fève¹, Y Labrune¹, R Rose², Y Billon³, M Giorgi⁴, T Loyau², JL Gourdine², D Renaudeau⁵

¹GenPhySE, INRA, Castanet Tolosan, France; ²URZ, INRA, Petit-Bourg, France; ³GenESI, INRA, Surgères, France; ⁴PTEA, INRA, Petit-Bourg, France; ⁵PEGASE, INRA, St Gilles, France

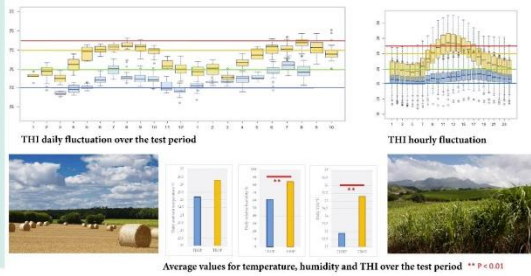


Heat stress has a major impact on pig production in tropical and sub-tropical areas, but also during summer heat waves in temperate regions of the world. The aim of this study was to evaluate the effect of three climatic environments (temperate, TEMP vs. tropical humid, TROP vs. heat wave, HS) on production and thermoregulation traits in growing pigs and to describe the underlying biology of resistance to heat stress.

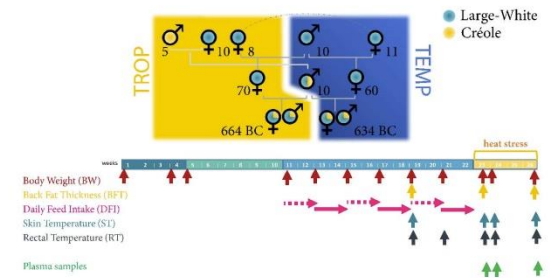
An original experimental backcross population based on Large White and Créole pigs has been set up at INRA to test 2 x 560 backcross progeny from the same 10 F1 families in a tropical and in a temperate environments. In addition, a heat stress (a 3 week period, in a climatic room heated to 30°C) has been provoked in the temperate environment at the end of the 150 day period in order to mimic a heat wave.

Climatic variation in the pig building facilities according to the environment

$$\text{Thermal Humidity Index : THI} = T \cdot [0.55 - 0.0055 \times \text{HR}] \times [T - 14.5]$$

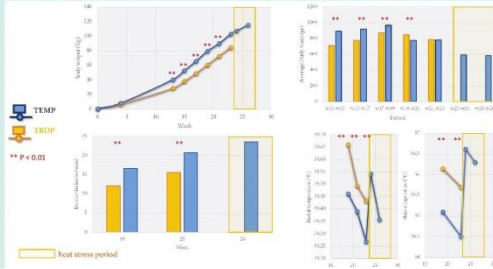


Design and mesures

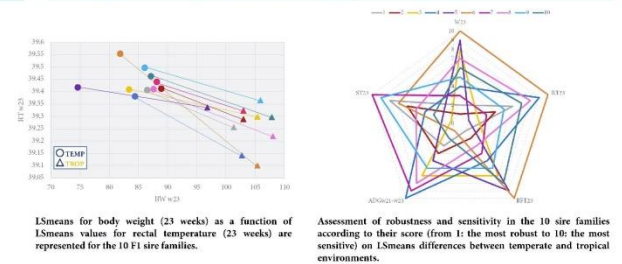


Data on production and thermoregulation traits were analyzed using linear models (GLM procedure, SAS version 9.4) with the fixed effects of the environment, sex, batch within environment, and their interactions as main effects. The LSmeans were used to define the robustness of each sire family for a given trait: the most robust sire family was the family whom LSmeans difference between TEMP and TROP was the lowest. On the opposite, the most sensitive sire family was defined as the family for which this difference was the highest.

Effect of production environment (Temperate vs. Tropical) on production traits

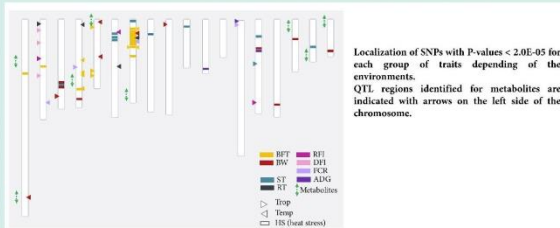


Effect of the interaction between sire family and production environment

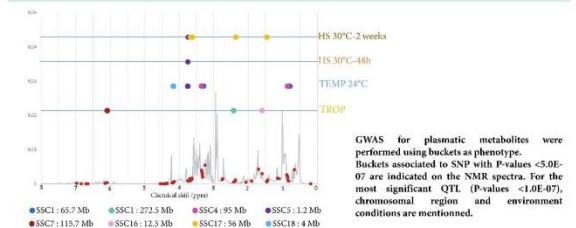


The Illumina PorcineSNP60 BeadChip (San Diego, CA, USA) was used for genotyping all the animals. The SNP positions were based on the Pig Sscrofa11 assembly. The genome wide association studies (GWAS) were performed for each environment (TROP, TEMP, and HS) using the GenABEL R package. For each trait, SNP effects were tested based on a mixed animal model that included the genomic kinship matrix to account for relatedness, and usual fixed effects and co-variables depending on the phenotype. For some phenotypes IGF2 and MC4R causal mutations were added.

Genomic regions detected after correction for IGF2 and MC4R mutation effects



Metabolites QTL detection



Tropical conditions significantly affected production and thermoregulatory traits ; Variability of sire family performances depending on the environment were identified ; QTL regions were mainly detected in one or the other environment, confirming high GxE for the recorded traits.



Centre Toulouse Midi Pyrénées
Chemin de Borde Rouge
CS 52627 - 31326 Castanet-Tolosan cedex
Tél. : +33(0) 05 62 28 30 20



LISTES DES FORMATIONS

<u><i>Titre de la formation</i></u>	<u><i>Durée</i></u>	<u><i>Lieu</i></u>	<u><i>État</i></u>
Régression et analyse de variance avec R-initiation	10h	UA	réalisé
Analyse et compréhension des modalités de publication en sciences de la vie et sciences expérimentales	4h	UA	réalisé
1 ^{er} Séminaire résidentiel EIR-Agreenium	5jours	NANCY	En attente de validation par l'UA
Anglais de spécialité : approfondissement	20h	UA	réalisé
Cours de Génétique quantitative	-	INRA	réalisé
Formation à l'information scientifique et technique	18h	UA	réalisé
19 ^{ème} Séminaire des thésards du département de Génétique Animale	2jours	INRA	En attente de validation par l'UA
Projet doctoral : parcours et perspective	15h	UA	réalisé
Formation à la détection de QTL-Toulouse	3mois	INRA	En attente de validation par l'UA
Préparation au TOEIC	20h	UA	réalisé
Préparation à la qualification aux fonctions de Maître de conférences	4h	UA	réalisé
Encadrement des Apprentis-chercheurs dans un projet Science et Société organisé par l'INRA et l'association « L'arbre des connaissances »	24h	INRA	En attente de validation par l'UA
Initiation aux pratiques de la médiation scientifique organisé par l'INRA et l'association « L'arbre des connaissances »	8h	INRA	En attente de validation par l'UA
Logiciel R-Orienté analyse statistiques	21h	INRA	En attente de validation par l'UA
Writing Presenting Scientific Papers Workshop	10h	EAAP	En attente de validation par l'UA
Méthodologie de la recherche en laboratoire d'accueil	36h	UA	En cours

RÉSUMÉ DE LA THESE

L'objectif de la thèse est de caractériser la variabilité génétique de la tolérance à la chaleur chez le porc en croissance.

Dans un premier temps, l'effet de deux environnements climatiques (tempéré, TEMP vs. tropical humide, TROP) sur les performances de production et les réponses thermorégulatrices des porcs en croissance a été évalué. Pour ce faire, un dispositif familial a été produit entre des porcs Large White (LW), sensibles à la chaleur, et des porcs Créole (CR) plus thermotolérants. Dix verrats F1 LW x CR ont été croisés avec 65 truies LW apparentées dans chaque environnement afin d'obtenir 1 298 animaux backcross (TEMP : n=634 porcs issus de 11 bandes; TROP : n=652 animaux issus de 12 bandes). Des pesées ont été réalisées tous les 15 jours de la 11^{ème} à la 23^{ème} semaine d'âge, et des épaisseurs de lard dorsal (ELD) ont été mesurées aux semaines 19 et 23. L'ingéré a été enregistré de 11 à 23 semaines d'âge. Le GMQ, la consommation journalière (CMJ) et l'indice de consommation (IC) ont été estimés. La thermotolérance a été évaluée via des mesures de température cutanée (TC, semaines 19 et 23) et rectale (TR, semaines 19, 21 et 23). Le calcul de l'index THI, combinant les effets de la température et de l'hygrométrie, montre une différence de 2.4°C entre TEMP et TROP. Le GMQ et la CMJ en TEMP sont plus élevés qu'en TROP (830 vs. 754 g/j et 2,20 vs. 1,80 kg/j, respectivement ; $P < 0,001$). Les températures corporelles en TROP sont plus élevées qu'en TEMP (respectivement 35,9 vs. 34,8°C pour la TC et 39,5 vs. 39,4°C pour la TR, $P < 0,001$). La majorité des caractères (GMQ, CMJ, IC, TR, ELD) montrent une interaction famille x environnement ($P < 0,05$) avec des familles « robustes » et « sensibles ». Nos résultats montrent une dépendance familiale de la tolérance à la chaleur, suggérant qu'il est possible de trouver des génotypes ayant un fort potentiel de production et une faible sensibilité à la chaleur.

Dans un deuxième temps, nous avons caractérisé le déterminisme génétique de l'adaptation à la chaleur chez le porc en croissance. L'héritabilité de la TR est faible (TEMP $h^2 = 0,16 \pm 0,06$, TROP $h^2 = 0,10 \pm 0,04$). L'héritabilité de la TC est différente entre les deux environnements (TEMP $h^2 = 0,12 \pm 0,03$; TROP $h^2 = 0,36 \pm 0,14$) avec une corrélation génétique entre les deux environnements fortement négative ($-0,64 \pm 0,03$). Concernant les caractères de production, l'héritabilité du gain d'épaisseur de lard est plus élevée en TROP ($h^2 = 0,21 \pm 0,04$) qu'en TEMP ($h^2 = 0,11 \pm 0,03$). Les corrélations génétiques de la TC avec le poids vif à 23 semaines d'âge et l'épaisseur de lard dorsal sont positives en TEMP alors

qu'elles sont négatives en TROP. Les mécanismes engagés pour dissiper la chaleur ou pour la croissance, en partie sous contrôle génétique, seraient différents entre environnements.

Puis, une détection de QTL de l'adaptation à la chaleur a été menée sur les caractères de production et de réponses de thermorégulation (températures cutanée et rectale) grâce à deux analyses : une analyse d'association (GWAS) et une analyse de liaison (LA).

L'analyse GWAS a permis de détecter des régions qui influencent très significativement ($P < 0,01$) les caractères de production étudiés en TEMP sur SSC 2, 4, 5, 7 et 16 ; en TROP sur SSC 2, 5, 7, 10 et 15 et en analyse conjointe sur SSC 1, 2 et 16. Ainsi que des régions très significative ($P < 0,01$) pour les températures corporelles en TEMP sur SSC5 et en analyse conjointe sur SSC 4, 7 et 14.

L'analyse LA a permis de détecter des régions, contenant des SNP associés aux caractères de production et de températures corporelles, où il y a un contraste d'expression du caractère expliqué par l'origine raciale de l'allèle transmis par le père LW ou CR. Pour les caractères de production les régions très significative ($P < 0,01$) sont détectées en TEMP sur SSC 2 et 8, en TROP sur SSC 2, 5 et 8, en analyse conjointe sur SSC 2, 6 et 15 et pour les températures corporelles les régions sont détectées en TEMP sur SSC1, en TROP sur SSC 2, 5 et 7 et en analyse conjointe sur SSC2.

Les 2 analyses ont permis de proposer des régions qui affectent significativement : les caractères de croissance, l'ingestion, l'efficacité alimentaire, l'épaisseur de lard et les caractères de réponse de thermorégulation sur le chromosome sur SSC 2, 5, 8, 10, 11 et 15. Les mutations des gènes *MC4R* et *IGF2* semblent avoir un effet sur les températures corporelles. Des interactions entre ces mutations et des régions sur le génome ont été détectées.