

## SÉGRÉGATIONS ANORMALES POUR LES ALLÈLES « CRÊTE SIMPLE » ET « CRÊTE EN ROSE » CHEZ LA POULE

III. — CROISEMENT ♂  $Rr$  × ♀  $Rr$

Ph. MÉRAT

*Station de Recherches avicoles,  
Centre national de Recherches zootechniques, Jouy-en-Josas (Seine-et-Oise)*

---

### SOMMAIRE

Des accouplements pedigree du type ♂  $Rr$  (crête en rose) × ♀  $Rr$ , ayant donné au total environ 8 000 poussins éclos, comportent, dans l'ensemble, un excès hautement significatif de crêtes simples parmi les femelles, par rapport à la proportion prévue de 1/4 ; chez les mâles, un écart vis-à-vis de cette proportion se manifeste également, mais en sens inverse. Il y a probablement des différences entre pères pour le rapport de ségrégation dans leur descendance. Par contre, en groupant les deux sexes, la proportion des crêtes en rose aux crêtes simples est normale, voisine de 3/1.

Du point de vue de la proportion des sexes, celle-ci comporte à la fois un excès de ♂ parmi les descendants à crête en rose, et un défaut de ceux-ci parmi les enfants à crête simple, tous deux hautement significatifs.

Le pourcentage d'éclosion (poussins nés/œufs incubés) apparaît normal, et du même ordre que celui du reste du cheptel éclos en même temps.

La comparaison avec les proportions observées dans la descendance des croisements des types ♂  $Rr$  × ♀  $rr$  et ♂  $rr$  × ♀  $Rr$ , l'examen de la proportion des sexes dans les accouplements ♂  $RR$  × ♀  $RR$ , et, secondairement, la « sex-ratio » et les résultats d'éclosion du croisement étudié ici, ne s'accordent pas avec l'hypothèse d'une mortalité embryonnaire différentielle des diverses catégories de zygotes ou d'une infertilité différente des divers types d'ovules possibles, ni avec celle de gènes modificateurs de l'effet phénotypique des allèles  $R$  et  $r$ , ou d'anomalies dans la détermination du sexe, et conduisent à conclure à une déviation « primaire » par rapport aux proportions 3/1 prévisibles, c'est-à-dire se situant lors de la méiose, ou à la fertilisation (fertilisation préférentielle).

---

### INTRODUCTION

Après les résultats des croisements ♂  $Rr$  × ♀  $rr$  (MÉRAT, 1959 et 1962) et ♂  $rr$  × ♀  $Rr$  (sous presse), les données présentes se rapportent aux accouplements du type ♂  $Rr$  × ♀  $Rr$ , où les deux parents sont hétérozygotes pour l'allèle  $R$  produisant la crête « en rose ». (cf. HUTT, 1949, pour la transmission génétique du type de crête chez les volailles).

Ici, encore, des anomalies du rapport de ségrégation apparaissent, différentes de celles observées dans les deux cas précédents, et provenant, selon toute vraisemblance, de phénomènes précédant ou accompagnant la formation des zygotes, mais non postérieurs à celle-ci.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données réunies ici proviennent pour partie du troupeau S. A. R. G. A. S., transféré ensuite au domaine du Magneraud, et nous ont été communiquées par le docteur L. P. COCHEZ.

Une autre partie provient du cheptel de la Station à Jouy. L'allèle R provenait de Wyandottes de la souche « M II ».

Les accouplements, du type  $Rr \times Rr$ , étaient tous pedigree, et chaque poule n'était accouplée qu'à un seul coq.

Le type de crête, simple ou en rose, était déterminé sans erreur possible, à l'éclosion. Le sexe était identifié à l'âge de 8 semaines, vérifié entre 10 et 12 semaines, et également, par autopsie, sur les poussins morts avant 8 semaines (1).

## RÉSULTATS

Nous donnerons essentiellement les résultats portant sur le total des différents cheptels étudiés.

### 1<sup>o</sup>) Rapport de ségrégation sur l'ensemble des données

Les nombres d'enfants obtenus sur le total des données, et classés d'après leur sexe et leur type de crête, sont indiqués dans le tableau 1. Les nombres calculés à partir de la proportion théorique 3/1, chez les ♂ d'une part, les ♀ de l'autre, sont écrits entre parenthèses au-dessous des nombres observés.

TABIEAU I  
*Proportions dans la descendance des accouplements ♂  $Rr \times$  ♀  $Rr$*

	♂		♀		Sexes groupés	
	Crêtes en rose	Crêtes simples	Crêtes en rose	Crêtes simples	Crêtes en rose	Crêtes simples
Nombres observés .....	3 173	941	2 883	1 131	6 056	2 072
Nombres calculés .....	(3 085,5)	(1 028,5)	(3 010,5)	(1 003,5)	(6 096,0)	(2 032,0)

On remarque un excès de mâles à crête en rose par rapport au nombre prévu ; chez les femelles, il y a, par contre, un défaut important de crêtes en rose et un excès de crêtes simples, par rapport aux prévisions.

L'analyse du  $\chi^2$  sur ce tableau précise ces constatations. Les 4 catégories d'animaux permettent de calculer, par rapport aux proportions théoriques du total des

(1) Sur une fraction des données présentes, quelques rares familles  $Rr \times Rr$  n'ayant eu que des enfants à crête en rose auraient pu être écartées de notre analyse. Mais, vu les nombres d'enfants par mère (minimum 10, moyenne 28 environ) on peut négliger cette cause possible de distorsion, tant pour le rapport de ségrégation global que pour l'hétérogénéité entre familles.

animaux des deux sexes ( $3/8, 1/8, 3/8, 1/8$ ) un  $\chi^2$  à 3 degrés de liberté, qui peut être lui-même décomposé en trois  $\chi^2$  indépendants à 1 D. L. chacun, comme l'indique le tableau 2.

TABLEAU 2

*Analyse des proportions sur le total général*

Source de variation	Degrés de liberté	$\chi^2$	Probabilité
Sexes : Écart à la proportion 1/1 .....	1	1,230	0,2-0,3
Crêtes : Écart à la proportion 3/1 chez les ♂ seuls .....	1	9,925	$\neq 0,0016$
Crêtes : Écart à la proportion 3/1 chez les ♀ seules .....	1	21,599	$\neq 4 \cdot 10^{-6}$
Total .....	3	32,754	$< 0,001$

Négligeant la proportion des sexes qui ne nous concerne pas ici, nous constatons que l'écart entre proportions observées et théoriques pour le type de crête chez les ♀ est significatif bien au-delà du seuil 1 p. 1 000, alors que chez les ♂, l'écart en sens contraire, quoique moins important, dépasse cependant le seuil 1 p. 100 de signification (1).

Par contre, la proportion des crêtes en rose par rapport aux crêtes simples, sexes groupés, est voisine de 3/1 ( $\chi^2 = 1,050$  pour 1 D. L. ;  $P = 0,3-0,5$ ).

Par différence entre la somme des  $\chi^2$  relatifs aux ♂ seuls et aux ♀ seules, et le  $\chi^2$

TABLEAU 3

*Analyse de l'hétérogénéité*

Comparaisons	Hétérogénéité								
	Entre générations			Entre pères intra-génération			Entre mères intra-pères		
	D. L.	$\chi^2$	P	D. L.	$\chi^2$	P	D. L.	$\chi^2$	P
Sur les ♂ seuls .....	18	2,587	$> 0,99$	36	42,275	0,2-0,3	211	219,632	0,4-0,5
Sur les ♀ seules .....	18	4,033	$> 0,99$	36	55,141	0,02-0,05	208	205,453	0,4-0,5
Sur les sexes groupés .	18	11,867	0,8-0,9	72	57,120	0,2-0,3	224	249,860	0,2-0,3

portant sur les sexes groupés, on obtient, en outre, un  $\chi^2$  « interaction » correspondant à la différence du rapport de ségrégation suivant le sexe, et égal à 30,474 pour 1 D. L., ce qui correspond à une probabilité extrêmement petite ( $P < 10^{-7}$ ).

(1) Il est plus précis de tester le rapport F du  $\chi^2$  observé sur les ♀ au  $\chi^2$  correspondant d'hétérogénéité entre familles de pères divisé par son nombre de degrés de liberté, ce dernier  $\chi^2$  étant significatif au seuil 5 p. 100 (cf. plus loin). On obtient  $F = 14,099$  pour 1 et 36 D. L., d'où  $P < 0,001$ , et les conclusions sont inchangées. Inversement, les proportions globales différant de 1/1, des  $\chi^2$  de contingence seraient théoriquement préférables aux  $\chi^2$  d'hétérogénéité, mais leurs valeurs sont très voisines.

2<sup>o</sup>) *Hétérogénéité des données*

Il est intéressant de préciser, par la méthode de l'analyse du  $\chi^2$ , si l'anomalie observée dans les proportions des types de crêtes est présente également ou non dans les différentes générations et les différentes familles.

Le tableau 3 donne l'analyse de l'hétérogénéité entre générations, entre familles de même père intra-génération, et entre familles de même mère intra-pères.

On ne constate pas d'hétérogénéité significative entre générations, ni entre mères intra-pères, mais les données suggèrent une hétérogénéité entre pères (significative au seuil 5 p. 100) pour le rapport de ségrégation chez les ♀.

3<sup>o</sup>) *Examen des sex-ratio*

Le nombre de ♂ et de ♀ éclos peut être comparé à la proportion 1/1, d'une part en groupant les deux types de crêtes, d'autre part chez les crêtes simples seules, et chez les crêtes en rose seules (tableau 4).

TABLEAU 4

« Sex-ratio » suivant le type de crête

	Nombre de ♂	Nombre de ♀	% de ♂	$\chi^2$	P
Les deux types de crête groupés .....	4 114	4 014	50,62	1,230	0,2-0,3
Crêtes en rose seules .....	3 173	2 883	52,39	13,887	< 0,001
Crêtes simples seules .....	941	1 131	45,42	17,423	< 0,001

TABLEAU 5

*Sex-ratio des familles à ségrégation « anormale » ou non, dans les mêmes années*

	Nombre de ♂	Nombre de ♀	Analyse de l'hétérogénéité
1) Animaux à crête en rose des familles « anormales » .....	188	129	Différence de proportion des sexes entre (1) et (3) : $\chi^2 = 11,841$ pour 1 D. L. (P < 0,001)
2) Animaux à crête simple des familles « anormales » .....	31	88	Différence de proportion des sexes entre (2) et (3) : $\chi^2 = 19,894$ pour 1 D. L. (P < 0,0001)
3) Familles « normales » .....	393	427	

(1) Après nous être assuré que la sex-ratio chez les crêtes simples ne différait pas sensiblement de celle des animaux à crête en rose, dans ces dernières familles.

D'autre part, la sex-ratio ne présentait pas d'hétérogénéité significative entre années, ce qui permettait de cumuler simplement les diverses années.

L'écart par rapport à la proportion de 50 p. 100 de ♂/50 p. 100 de ♀ est hautement significatif, à la fois chez les crêtes en rose et chez les crêtes simples, alors qu'il ne l'est pas sur l'ensemble des animaux nés.

Il semble donc difficile de penser qu'une seule de ces deux déviations puisse être liée à la ségrégation étudiée ici, l'autre reflétant des causes non contrôlées.

D'autre part, vu l'hétérogénéité probable du rapport de ségrégation entre pères, nous avons comparé la *sex-ratio* des animaux à crête simple d'une part, à crête en rose de l'autre, membres des familles de même père à ségrégation « anormale », à la *sex-ratio* dans les familles à ségrégation paraissant « normale » à l'intérieur de la même génération (1) : une ségrégation « anormale » était définie conventionnellement ici par une hétérogénéité significative, au seuil 5 p. 100, entre la proportion de crêtes chez les ♂ et celle chez les ♀. Le tableau 5 montre le résultat de cette analyse, limitée obligatoirement aux années contenant des familles répondant au critère ci-dessus. Seul, le total des années est indiqué ici.

Il y a visiblement, ici encore, un excès de ♂ chez les animaux à crête en rose des familles « anormales » ; le défaut de ♂ des animaux à crête simple des mêmes familles par rapport aux familles « normales » est également hautement significatif, malgré le nombre des données considérablement réduit ici.

Il est donc logique de conclure qu'il y a perturbation de la proportion des catégories zygotiques à la fois chez les deux types de crêtes et non chez un seul.

#### 4<sup>o</sup>) Résultats d'éclosion

Le pourcentage d'éclosion, dans le croisement étudié, est de 72,7 p. 100 (pousins nés/œufs incubés) sur le total des données, et se montre du même ordre que celui de l'ensemble du troupeau pedigree incubé en même temps.

L'éclosion se trouve d'ailleurs être meilleure que celle des familles de même origine ne présentant pas la ségrégation en question, c'est-à-dire des familles où tous les descendants étaient à crête en rose.

Ces faits ne suggèrent pas, en tout état de cause, l'hypothèse d'une éclosion moindre de certaines catégories zygotiques ou d'une fertilité moindre de certains ovules pour expliquer les perturbations rencontrées dans la ségrégation du gène R.

### INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS ET CONCLUSION

On peut chercher la cause des faits observés dans une anomalie « réelle » de ségrégation, comme celle de nos croisements ♂  $Rr \times \text{♀ } rr$  (MERAT, 1962), ou essayer de faire appel à une fertilité différente des types d'ovules, à une mortalité embryonnaire différente pour les diverses catégories de zygotes, ou à la présence de gènes modificateurs de la crête ou éventuellement du sexe. Il est, bien entendu, prudent de n'accepter la première hypothèse que si nous sommes raisonnablement contraints à rejeter les autres.

Ce rejet nous est dicté par la comparaison des résultats du croisement  $Rr \times Rr$  avec ceux des deux autres,  $Rr \times rr$  et  $rr \times Rr$ .

En effet l'anomalie de ségrégation du premier croisement, défaut de  $\delta$  à crête simple et excès de  $\varphi$  du même type, ne se retrouve évidemment pas dans les deux autres (MÉRAT, 1962 ; MÉRAT, sous presse). Le croisement  $Rr \times rr$  donne une ségrégation normale chez les  $\varphi$ , et un excès de  $\delta$  à crête simple ; le croisement réciproque fournit des proportions d'ensemble conformes, dans chaque sexe, à la proportion prévue de 1/1.

Supposons, dans ces conditions, une différence de fertilité entre les types d'ovules possibles, ou une différence d'éclosion entre zygotes. Si elle portait sur la formation ou l'éclosion des génotypes  $Rr$  et  $rr$  dans l'un ou l'autre sexe, on devrait la retrouver dans le croisement  $rr \times Rr$ , ainsi que dans le croisement réciproque (à moins, pour ce dernier, d'un problématique effet du génotype de la mère pour le locus R, sur la différence d'éclosion envisagée). Cela devrait entraîner des proportions déviées dans le même sens que dans le croisement étudié ici ; or, il n'en est rien.

Si, par contre, c'est le génotype RR qui diffère des deux autres (mortalité embryonnaire des  $\delta$  RR inférieure à celle des autres  $\delta$ , et l'inverse chez les  $\varphi$ , chose à priori peu plausible d'ailleurs), cela ne pourrait être testé par la comparaison des trois types de croisement envisagés plus haut. Mais, dans cette hypothèse, les souches homozygotes pour la crête en rose devraient logiquement avoir une « sex-ratio » supérieure à celle des souches à crête simple. Or, les nombres de  $\delta$  et de  $\varphi$  éclos en pedigree dans la souche Wyandotte pure M 11, sur plusieurs générations, contemporaines des croisements étudiés ici, sont respectivement de 9091 et 9061 ; la proportion de  $\delta$  éclos n'est pas supérieure à celle des souches à crête simple les mêmes années (5 052  $\delta$ /4 841  $\varphi$ ) ni à celle des croisements  $Rr \times rr$  (2 570  $\delta$ /2 431  $\varphi$ ) et  $rr \times Rr$  (2 691/2 603).

Toute ceci ne s'accorde donc pas avec l'hypothèse testée. On peut aussi rappeler que la fertilité et l'éclosion des familles analysées était normale et du même ordre que celle du reste du troupeau.

De même, l'hypothèse de gènes modificateurs est contredite par nos résultats, car elle impliquerait, ici, à la fois des gènes inhibant la manifestation de l'allèle R chez les  $\varphi$ , et d'autres, distincts de R, produisant des  $\delta$  supplémentaires à crête en rose. Par elle-même, cette double hypothèse, avec des effets limités au sexe et dans deux sens inverses, est remarquablement improbable. Quoi qu'il en soit, la considération du croisement  $Rr \times rr$  et des croisements de première génération obtenus en grande quantité au Magneraud (COCHEZ, communications personnelles) élimine l'hypothèse de gènes inhibiteurs de R, spécialement chez les  $\varphi$ , pour lesquelles la ségrégation est toujours normale dans le croisement  $Rr \times rr$ .

Quant à l'hypothèse de gènes autres que R produisant la crête en rose chez des  $\delta$ , elle n'expliquerait pas, notamment, les proportions du croisement  $Rr \times rr$ , où, sur des nombres importants, l'on n'observe nulle part d'excès de  $\delta$  à crête en rose. Plus généralement, ni dans la littérature, ni sur nos Wyandottes pures ou leurs croisements de 1<sup>re</sup> génération, aucune observation ne suggère cette hypothèse.

Comme en outre il faudrait faire appel à la fois aux deux catégories de gènes modificateurs mentionnées, on voit que cette explication peut être rejetée.

Des anomalies dans la détermination du sexe n'apparaissent pas non plus, et l'on ne comprendrait pas, de toutes façons, que de telles anomalies se manifestent dans un type de croisement et pas dans un autre à partir d'animaux d'origines voisines (1).

(1) Notamment, l'hypothèse de gènes modificateurs du sexe conditionnés dans leur effet par l'un des allèles R ou r, ou liés à l'un d'eux, n'expliquerait pas la « sex ratio » déviée en même temps et en sens contraire chez les deux types de crête, mais normale en les groupant (cf. tableau 5).

En conclusion, l'anomalie de ségrégation observée sur l'ensemble des croisements  $\delta Rr \times \varphi Rr$  ne trouve pas d'explication valable dans une mortalité différentielle de certains zygotes ou une infertilité différentielle des ovules, ni dans des gènes modificateurs. Cette anomalie doit se situer avant la fertilisation ou consister en une fertilisation préférentielle.

*Reçu pour publication en octobre 1962.*

### SUMMARY

ABNORMAL SEGREGATION FOR THE ALLELES « SINGLE COMB » AND « ROSE COMB » IN THE FOWL. III

Pedigree matings of the type  $\delta Rr$  (rose comb)  $\times \varphi Rr$ , giving about 8 000 progeny hatched, were made between 1951 and 1961. The pooled data show that single-comb female progeny are in excess over the expected proportion of one quarter; this excess is highly significant ( $P < 0.001$ ) on the total. In the male progeny, there is also, on the whole, a deviation from the expected proportion (3/1), but in the opposite sense, and also highly significant ( $P < 0.001$ ) (cf. tables 1, 2).

There are probably differences between sires intra-flocks (table 3) for the segregation ratio among the females.

There are together an excess of males (over the 1/1 proportion) among the rose comb progeny, and an excess of females among single comb progeny, these two deviations being highly significant ( $P < 0.001$ ) (cf. tables 4 and 5).

Hatching percentages (hatched chicks/incubated eggs) are normal and of the same order as the remaining of the flock, incubated at the same time.

A comparison with the observed segregation ratios in the progeny of matings of the type  $\delta Rr \times \varphi rr$  and  $\delta Rr \times \varphi Rr$ , the sex-ratio observed in matings  $\delta RR \times \varphi RR$ , and, accessorially, the hatching results, do not support the hypotheses, either of an embryonic mortality differing with the various types of zygotes, or of a different fertility for the possible types of ova, or of genes modifying the phenotypic effect of the alleles R and r, or of sex-determination abnormalities.

We are thus conducted to conclude in favour of a deviation of the segregation ratio occurring at meiosis, or of a preferential fertilisation. A fuller discussion will be given separately.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- COCHEZ L. P. Communications personnelles.  
 HUTT F. B., 1949. *Genetics of the fowl*. Mc. Graw Hill Book Co, New York, 590 pp.  
 MERAT P., 1959. Ségrégation anormale pour les allèles « crête simple » et « crête en rose ». *Ann. Zootech.*, **8**, 178.  
 MERAT P., 1962. Ségrégation anormale pour les allèles « crête simple » et « crête en rose ». I. — Croisement  $\delta Rr \times \varphi rr$ . *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **2**, 109-117.  
 MERAT P., Ségrégation anormale pour les allèles « crêtes simple » et « crête en rose ». II. — Croisement  $\delta rr \times \varphi Rr$ . *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.* (sous presse).