

IRRÉGULARITÉS DES PROPORTIONS MENDÉLIENNES AU LOCUS W/w CHEZ LA POULE DOMESTIQUE

P. MÉRAT

avec la collaboration technique de G. COQUERELLE

*Station de Recherches avicoles,
Centre national de Recherches zootechniques, 78 - Jouy-en-Josas*

SOMMAIRE

Dans notre population, des croisements ont été faits, avec un parent hétérozygote et l'autre récessif au locus W/w (absence/présence de pigment jaune épidermique). Parmi les descendants mâles à 8 semaines d'âge, il y a excès de tarsi blancs ; il n'en est pas de même chez les filles. D'autre part, le croisement $ww \times Ww$ comporte une hétérogénéité entre mères, hautement significative, du rapport de ségrégation pour les deux sexes groupés.

Ces résultats ne sont pas attribuables à une pénétrance incomplète de l'un ou l'autre allèle. Les données actuelles s'accordent mal avec l'hypothèse de différences dans la mortalité zygotique, et pourraient donc suggérer une perturbation des proportions au niveau des gamètes.

INTRODUCTION

La coloration jaune de la peau, et particulièrement des tarsi, par des xanthophylles, est sous la dépendance du locus W/w chez la poule domestique (HURT, 1949). L'allèle récessif w permet cette coloration, l'allèle dominant W l'inhibe. Dans des conditions alimentaires normales, avec une ration non privée de xanthophylles, les animaux ww ont des tarsi jaunes, et se différencient nettement, à partir de 2 à 3 mois d'âge, des génotypes WW ou Ww . Il était donc intéressant de chercher les raisons d'un excès de mâles à pattes blanches, qui nous est apparu dans la descendance des croisements comportant une disjonction au locus W .

MATÉRIEL, ET MÉTHODES

Dans notre population, issue d'un croisement initial, puis maintenue sans apport de reproducteurs extérieurs (MÉRAT, 1962), des accouplements d'un parent hétérozygote avec un récessif étaient répétés à chaque génération. Il y avait deux générations par an, le troupeau étant divisé en deux parties, reproduites séparément depuis l'origine, l'une au printemps, l'autre à l'automne. Le sexe des animaux et la coloration des tarsi étaient observés à l'âge de 8 semaines, et revus deux semaines plus tard.

RÉSULTATS

Nous diviserons nos résultats en deux parties : les proportions d'ensemble par type de croisement, d'une part ; l'hétérogénéité entre familles, de l'autre.

I. Proportions d'ensemble par type de croisement

Sur l'ensemble des années, de 1955 à 1965, les proportions dans la descendance, par type d'accouplement, sont les suivantes :

TABLEAU I
Proportions de descendants à tarsi blancs et à tarsi jaunes

Type d'accouplement	Mâles			Femelles			Total		
	Tarsi blancs	Tarsi jaunes	Tarsi blancs (%)	Tarsi blancs	Tarsi jaunes	Tarsi blancs (%)	Tarsi blancs	Tarsi jaunes	Tarsi blancs (%)
$Ww \times ww$..	1 512	1 357	52,7	1 512	1 456	49,2	2 924	2 813	51,0
$ww \times Ww$..	1 462	1 334	52,3	1 332	1 374	49,2	2 794	2 708	50,8
Total	2 974	2 691	52,5	2 744	2 830	49,2	5 718	5 521	50,9

On remarque un excès de pattes blanches chez les mâles, et non chez les femelles. L'écart vis-à-vis de la proportion 1/1 chez les premiers est hautement significatif, que ce soit dans le premier type d'accouplement ($\chi^2 = 8,374$, $P < 0,01$) ou dans le deuxième ($\chi^2 = 5,860$, $P < 0,02$). En groupant les deux croisements réciproques, le χ^2 atteint 14,137 (probabilité inférieure à 0,001). D'autre part, l'interaction entre sexes pour le rapport de ségrégation, sur le total, est hautement significative ($\chi^2 = 12,011$, $P < 0,01$) (1).

Dans notre cheptel et nos conditions, la distinction à 8-10 semaines d'âge entre tarsi blancs et jaunes était bien tranchée, sauf peut-être pour quelques animaux à tarsi noirs, qui avaient été écartés de la présente étude. Cependant, nous avons voulu vérifier si l'on pouvait rencontrer des coquelets de génotype certain ww , qui aient des tarsi décolorés les faisant classer « Ww ». Cette vérification était possible car la même population contenait, dans la plupart des années, des accouplements où les deux parents étaient à pattes jaunes, de même provenance qu'au tableau I. Si un descendant de ces familles apparaissait à pattes « blanches », il était noté tel quel, sans que l'on ait connaissance de son origine au moment de l'observation. Au total, le croisement $ww \times ww$ a donné 1 194 descendants des deux sexes à pattes jaunes et 16 à tarsi notés « blancs », soit un pourcentage d'« erreurs » de 1,32 p. 100. Celles-ci portaient sur 5 descendants mâles et 11 femelles.

Ce pourcentage est trop faible pour expliquer le résultat du tableau I. En effet, dans l'hypothèse d'une pénétrance incomplète de l'allèle w à l'état homozygote,

(1) Le léger excès de tarsi jaunes chez les femelles n'est pas significatif ($\chi^2 = 1,327$ sur l'ensemble des données du tableau I).

les 2,5 p. 100 de mâles à tarses blancs en excès représentent environ 5 p. 100 des mâles génétiquement $w w$, à supposer que les deux génotypes $W w$ et $w w$ se trouvent à peu près en égale proportion.

Sur une souche différente (souche *L 22*), on constate d'ailleurs une proportion encore plus faible d'enfants à pattes « blanches » issus de deux parents à pattes jaunes : 26 (9 mâles et 17 femelles) contre 3 753 à pattes jaunes, soit 0,69 p. 100. Il est vraisemblable que ces cas sont le fait, en partie d'erreurs matérielles, et en partie d'animaux en mauvaise santé au moment de l'observation. Notons que, dans les deux populations étudiées, le nombre d'« erreurs » de phénotype est le plus faible chez les mâles, alors qu'il faudrait le contraire pour expliquer les proportions du tableau 1.

On doit donc faire appel à une autre explication. La plus normale, *a priori*, est une mortalité embryonnaire ou post-embryonnaire un peu plus grande pour les mâles $w w$ que pour les $W w$, dans nos conditions, sans qu'une différence semblable existe chez les femelles.

On peut tester cette hypothèse de plusieurs façons. La comparaison du taux d'éclosion des croisements $w w \times w w$ avec ceux ne donnant que des enfants à tarses blancs ne révèle pas de différence nette, dans les années où elle était possible, mais c'est un test peu sensible, vu la variabilité du taux d'éclosion entre familles.

On peut également comparer la proportion des sexes dans le croisement $w w \times w w$ et dans les autres : si les mâles $w w$ ont un taux d'éclosion ou de survie inférieur, leur proportion dans le premier cas devrait être diminuée. Or, elle est, au total, de 495 ♂♂ pour 501 ♀♀, dans ce premier cas et, dans le second, de 10 500 ♂♂ pour 10 136 ♀♀ ; la différence est faible et non significative.

En dernier lieu, dans les deux croisements $W w \times w w$ et $w w \times W w$, on observe bien un certain défaut de mâles parmi les descendants à pattes jaunes (1 357 ♂♂ pour 1 456 ♀♀ dans le premier cas ; 1 334 ♂♂ pour 1 374 ♀♀ dans le second), mais il y a, encore plus, un excès du même sexe chez les enfants à tarses blancs : 1 512 ♂♂/1 412 ♀♀ dans le premier croisement, 1 462 ♂/1 332 ♀ dans le second, soit, au total, 2 974 ♂♂/2 744 ♀♀, c'est-à-dire 52,01 p. 100 de mâles, d'où un χ^2 égal à 9,251 vis-à-vis de la proportion 1/1 ($P < 0,01$), et le χ^2 de contingence par rapport au reste du troupeau (8 021 ♂♂/7 895 ♀♀) est de 4,356, significatif au seuil 5 p. 100.

Enfin, le croisement $W w \times W w$, réalisé également dans la plupart des générations, donne des proportions très proches de celles prévues (tabl. 2).

TABLEAU 2

Proportions observées lors du croisement $W w \times W w$

	Mâles		Femelles		Total	
	Pattes blanches	Pattes jaunes	Pattes blanches	Pattes jaunes	Pattes blanches	Pattes jaunes
Nombres observés . . .	3 171	1 089	3 199	1 080	6 370	2 169
Nombres prévus (à l'intérieur de chaque sexe et au total) . .	(3 195)	(1 065)	(3 209)	(1 070)	(6 404)	(2 135)

TABLEAU 3
Analyse de l'hétérogénéité des proportions

	Entre générations		Entre pères intra-génération		Entre mères intra-pères	
	Degrés de liberté	χ^2	Signification	Degrés de liberté	χ^2	Signification
Croisement $Ww \times ww$ ♂ ♀ Sexes groupés	23	60,714	$P < 0,02$	47	63,164	N.S.
	23	28,580	N.S.	45	50,493	N.S.
	23	31,261	N.S.	55	74,711	$P \approx 0,05$
Croisement $wv \times Ww$ ♂ ♀ Sexes groupés	18	43,634	N.S.	56	68,746	N.S.
	18	40,952	$P < 0,01$	53	57,169	N.S.
	18	35,396	$P < 0,01$	57	70,784	N.S.
Croisement $Ww \times Ww$ Sexes groupés	22	36,988	$P < 0,05$	114	100,527	N.S.
				186	246,647	$P < 0,005$
				181	158,771	N.S.
				247	239,369	N.S.
				189	213,000	N.S.
				259	315,770	$P < 0,01$
				378	326,750	N.S.

On ne retrouve donc pas ici l'excès de pattes blanches parmi les mâles qui caractérise les deux croisements du tableau 1.

L'hypothèse d'une différence de survie embryonnaire chez les mâles ne paraît donc pas satisfaisante. La seule explication restante serait une perturbation des proportions au niveau des gamètes. Cependant, cette interprétation est rendue plus difficile par le fait que l'excès de mâles Ww se retrouve dans les deux croisements réciproques, et qu'il faudrait donc faire appel à deux mécanismes distincts. Il est donc prudent de ne rejeter l'interprétation précédente que si des données complémentaires nous contraignent absolument à le faire.

2. Hétérogénéité entre familles

Le tableau 3 donne, par type de croisement, pour chaque sexe et pour les sexes groupés, les χ^2 d'hétérogénéité entre générations, entre pères intra-génération et entre mères intra-pères et intra-génération.

Pour le croisement $Ww \times ww$, on ne voit pas bien la signification de l'hétérogénéité entre générations chez les mâles. Quant à l'hétérogénéité entre pères pour les deux sexes réunis, elle atteint tout juste le seuil 5 p. 100 de signification. On peut donc s'interroger sur sa réalité.

Plus significative est l'hétérogénéité entre mères, pour la proportion chez les deux sexes réunis, dans le croisement $ww \times Ww$: Il y a des mères qui ont un excès systématique d'enfants à pattes blanches, et aussi l'inverse. Il ne s'agit pas de désaccords entre le phénotype et le génotype. Nous avons vu la rareté des cas où un animal ww est noté « à pattes blanches » ; ces cas n'étaient d'ailleurs pas groupés par familles. En sens inverse, le cas d'un animal génétiquement WW ou Ww , et noté « pattes jaunes », est encore plus rare : Dans notre population, nous en avons noté 20 sur 4592 animaux, soit 0,4 p. 100, et ces cas n'étaient pas non plus groupés par familles.

D'autre part, une comparaison du pourcentage de poussins éclos, pour les mères à excès ou à défaut d'enfants à pattes blanches significatif au seuil 5 p. 100, et pour les autres mères accouplées aux mêmes pères, montre l'absence de différence de ce point de vue (tabl. 4) : ni l'une ni l'autre n'est significative au seuil 5 p. 100 (1).

TABLEAU 4

Taux d'éclosion des mères Ww ayant une proportion anormale d'enfants à pattes blanches, par excès ou par défaut

	Comparaison I		Comparaison II	
	Mères à excès d'enfants Ww	Autres mères	Mères à défaut d'enfants Ww	Autres mères
Nombre d'œufs	356	1 469	250	1 277
Éclosion (%)	73,55	75,96	78,37	77,82

(1) Quant à la proportion des sexes, elle ne diffère pas de 1/1 pour les poussins des deux phénotypes et globalement, qu'il s'agisse des mères ayant eu un excès d'enfants à pattes blanches, ou de celles présentant une proportion par défaut d'enfants du même type.

La mortalité jusqu'à 8 semaines d'âge était faible, et ne pouvait modifier de façon appréciable le résultat de ces comparaisons.

Il paraît donc difficile d'interpréter l'hétérogénéité observée par des variations, entre mères, du rapport des taux de survie des zygotes Ww et ww . Nous sommes donc amené, les autres possibilités n'étant pas étayées par nos résultats, à supposer l'existence de différences systématiques entre mères pour la proportion d'ovules W et w qu'elles produisent, ou encore de crossing-over somatiques.

CONCLUSIONS

Ainsi, les deux faits saillants que nous avons rencontrés, excès d'enfants mâles à pattes blanches dans les croisements $Ww \times ww$ et $ww \times Ww$, et hétérogénéité entre mères de la proportion sur les sexes groupés dans le croisement $ww \times Ww$, suggèrent la possibilité de perturbations des proportions se situant au niveau des gamètes plutôt que des zygotes. Telle est l'hypothèse la plus plausible dans le second cas. Dans le premier, quoiqu'on ne puisse sans doute pas la rejeter avec une totale certitude, l'explication par une survie moins bonne des zygotes mâles ww soulève des difficultés.

Si l'interprétation suggérée se confirme, elle présenterait une analogie avec les phénomènes que nous avons décrits antérieurement au locus R (MÉRAT, 1964), interprétés comme une fertilisation sélective dans le croisement $Rr \times rr$, et comme une hétérogénéité dans la proportion des ovules R et r pour le croisement $rr \times Rr$.

Si, malgré les apparences actuelles, il s'agissait d'une question de mortalité embryonnaire, il serait intéressant de comprendre pourquoi une différence de survie des zygotes Ww et ww existe dans un sexe seulement.

Reçu pour publication en mars 1966.

SUMMARY

ABNORMALITIES OF MENDELIAN PROPORTIONS AT LOCUS W/w IN THE DOMESTIC FOWL

Matings of one parent heterozygous and the other recessive to locus W/w (absence or presence of epidermal yellow pigmentation) were carried out in our population.

White shanks were preponderant among eight weeks old male progeny, but not among female progeny. On the other hand, in $ww \times Ww$ matings, there was a highly significant heterogeneity between dams in the segregation ratio for both sexes pooled.

These results cannot be attributed to an incomplete penetrance of either of the two alleles. Our present data do not fit in with the hypothesis of differences in zygotic mortality, and may suggest that the proportions were disturbed at the gametic level.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- HUTT F. B., 1949. *Genetics of the fowl*. McGraw Hill Book, New-York.
- MÉRAT P., 1962. Quelques relations entre caractères extérieurs à hérédité simple et productivité. *C. R. 12^e Congr. mond. avic.*, 71-76.
- MÉRAT P., 1963. Ségrégations anormales pour les allèles « crête simple » et « crête en rose » chez la poule. IV. Discussion d'ensemble relative aux trois types de croisement $Rr \times rr$, $rr \times Rr$ et $Rr \times Rr$. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 2, 133-141.