

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA « VALEUR SÉLECTIVE » ASSOCIÉE A QUELQUES GÈNES CHEZ LA POULE DOMESTIQUE

III. — INTERACTIONS ENTRE LOCI DIFFÉRENTS POUR DES CARACTÈRES QUANTITATIFS

P. MÉRAT

*Station de Recherches avicoles,
Centre national de Recherches zootechniques, 78 - Jouy-en Josas
Institut national de la Recherche agronomique*

SOMMAIRE

Dans une population de volailles maintenue en ségrégation à plusieurs loci connus, nous avons recherché l'existence d'interactions de ces loci entre eux ou avec le reste du génome relativement à des caractères quantitatifs (poids à 8 semaines principalement).

Aucune interaction n'a été trouvée entre le génotype au locus C ou R et la famille, qui concrétise ici les variations du reste du génome, en ce qui concerne le poids à 8 semaines et le poids des œufs.

Pour la croissance pondérale, nous n'avons pas non plus trouvé d'interaction entre les loci C et R. Par contre, les deux gènes R et P de forme de la crête combinent leurs effets sur le poids à 8 semaines de façon non additive.

L'examen des familles présentant une ségrégation simultanée à ces loci montre que, dans les deux sexes, le double récessif (correspondant au type sauvage) et le double hétérozygote ont l'avantage sur les deux hétérozygotes simples. Le fait que chacun des deux « mutants » à l'état isolé, apporte un certain ralentissement de la croissance a déjà été signalé. Des résultats supplémentaires seront nécessaires pour savoir si la suppression de ce handicap caractérise le double hétérozygote ou l'état doublement « mutant ».

INTRODUCTION

Divers chercheurs ont examiné des effets quantitatifs associés à certains loci considérés pour eux-mêmes ; il est plus rare que l'on ait vérifié la possibilité d'interaction entre loci, au sens où la différence entre les deux génotypes *Aa* et *aa* par exemple, dépend de la constitution de l'animal pour d'autres gènes non allèles de *A* et *a*.

Chez les volailles, en particulier, il n'est possible de citer que très peu d'exemples de ce genre. JAAP et GRIMES (1956) trouvent une différence de poids à 8 semaines entre poulets à blanc dominant (Ii) et colorés (ii), mais l'effet dépressif associé à I n'existerait qu'en présence de l'allèle E d'extension du noir, et serait renforcé, peut-être, par la barrure liée au sexe, B. Selon HUTT (1951), un effet défavorable de E sur le taux d'éclosion est empêché par la présence du gène lié au sexe *k*, responsable de l'emplumement précoce. Pour SMITH et NORDSKOG (1963), il n'y a pas interaction, au sens statistique du terme, entre les loci I et R ou B pour la croissance en poids, mais ces auteurs en suggèrent une entre le génotype au locus I et la lignée considérée. L'allèle I diminuait significativement la croissance dans deux lignées où il se trouvait incomplètement dominant quant à la coloration, mais pas dans deux autres, où il était complètement dominant. SMITH (1961) compare dans divers croisements le poids à 9 semaines de poulets à crête simple (*pp*) ou hétérozygotes pour la crête en pois (*Pp*). Il trouve une supériorité des premiers dans l'ensemble, mais celle-ci est variable suivant les souches parentales utilisées, et ceci s'exprime par une interaction significative entre génotype au locus P et population. Enfin MORTON et *al.*, (1965) ont observé, pour le taux d'éclosion d'une souche de *Sussex*, des interactions entre gènes responsables de la structure des protéines de l'œuf.

Des interactions entre le génotype à un locus donné et l'environnement ont été parfois recherchées. SMYTH et FOX (1963) trouvent une interaction significative, non expliquée, du génotype au locus C (blanc récessif) avec la date d'éclosion pour la croissance. Il en est de même de BLACKWOOD et *al.*, (1962) pour le blanc dominant, mais ce n'est pas le cas pour SMITH et NORDSKOG (1963) relativement à ce même locus. COLLINS et *al.* (1963) suggèrent, dans un cas, une interaction possible entre génotype au locus P (crête en pois) et densité de peuplement des locaux.

On connaît une situation où l'interaction entre deux gènes, pour leurs effets quantitatifs, peut être interprétée comme le reflet de celle qui existe dans leur effet visible. Il s'agit du gène F (plumage « frisé »), responsable d'une anomalie dans laquelle les plumes sont recourbées, et, par suite, recouvrent mal le corps (HURT, 1949). Il s'ensuit divers troubles métaboliques, liés à la déficience de la thermorégulation (HUTT, 1930 ; LANDAUER et DUNN 1930). Or LANDAUER (1933) a découvert un gène inhibant ou atténuant l'effet visible de F : il supprime également les effets secondaires sur le métabolisme.

Il arrive, de même, que l'effet d'un létal ou d'un gène responsable d'une anomalie soit d'intensité variable suivant le reste du génome. Témoin, le gène « bec supérieur court » (LANDAUER, 1946) ou le gène « absence de croupion » (DUNN et LANDAUER, 1946).

Dans notre cas, nous considérons d'abord les interactions de chaque locus étudié avec la famille, c'est-à-dire avec le reste du génome ; et, en second lieu, les interactions mutuelles de loci connus pris deux à deux.

MATÉRIEL, ET MÉTHODES

La population étudiée ici a été décrite à plusieurs reprises (MÉRAT, 1962, 1966). Nous nous contentons de rappeler qu'elle est issue d'un croisement de plusieurs races fait en 1954, qu'elle est maintenue non fixée à divers loci, reproduite sans consanguinité systématique, les accouplements étant pedigree, avec un seul coq par poule et 8 à 10 poules par coq.

Les génotypes hétérozygotes et homozygotes récessifs sont comparés pour chaque locus dans les familles de frères et sœurs dont un parent est hétérozygote et l'autre homozygote récessif. L'étude présente concerne des familles comportant une ségrégation simultanée à deux loci, réalisée par exemple par le croisement mâle $Rr Cc \times$ femelle $rr cc$.

Les génotypes sont identifiés à l'éclosion puis contrôlés à 8 semaines.

Les caractères quantitatifs envisagés sont le poids à 8 semaines des jeunes élevés au sol et le poids moyen des œufs des poulettes à 10 mois.

RÉSULTATS

A — Interactions entre les facteurs contrôlés « génotype à un locus » et « famille »

Nous avons recherché ces interactions lorsqu'un caractère quantitatif différait significativement suivant le génotype à un locus connu. Nous avons donc choisi le cas du poids à 8 semaines des femelles et du poids des œufs pour le locus C/c , et celui du poids à 8 semaines des mâles et du poids des œufs pour R/r .

Notre analyse porte sur les familles de même père, et réunit toutes les années, sans qu'il soit tenu compte de celles-ci en tant que facteur contrôlé. De la sorte, les interactions, s'il y en avait eu, auraient revêtu une signification complexe, faisant intervenir l'environnement propre à chaque année ; mais, comme aucune ne s'est révélée significative, nous n'avons pas jugé nécessaire de pousser l'analyse plus loin.

Comme la comparaison des performances des animaux Cc et cc , ou Rr et rr , est faite par la méthode des couples, le test d'interaction entre génotype et famille se simplifie. L'« hypothèse nulle » implique que la différence d entre membres d'un couple ait même espérance mathématique, quelle que soit la famille. On peut donc la tester par une analyse de variance à un seul facteur, la famille, sur cette variable d . (1) Les résultats sont contenus dans le tableau qui suit (tabl. 1). Ils sont tous négatifs : nulle part, sur nos données, on ne peut déceler de variation significative des différences d suivant le contexte génétique résiduel.

B — Interactions de loci connus pris deux à deux

Nous avons choisi pour cette recherche, d'une part les loci C et R , de l'autre R et P .

Les gènes C et R , en ce qui concerne la croissance jusqu'à 8 semaines, agissent indépendamment l'un de l'autre, sans que leur action s'écarte de façon décelable de l'additivité. Le tableau 2 montre les poids moyens, par sexes, des animaux colorés ou blancs, à crête en rose ou à crête simple, issus des familles présentant une disjonction simultanée aux deux loci.

Une analyse de variance sur les moyennes de familles de même père, faite sur les mâles (tabl. 3) confirme l'absence d'interaction.

Quant à la mortalité avant 8 semaines, les mêmes années, elle est peu différente pour les quatre génotypes précédents : 8,39 p. 100, 8,03 p. 100, 6,61 p. 100 et 8,33 p. 100

(1) Le présent test est analogue à celui décrit par Lowry et Shultz (1959), les différences provenant de ce que nous travaillons ici sur des couples échantillonnés.

Les interactions recherchées pourraient refléter, soit des linkages, soit des combinaisons d'effets non additives entre les gènes étudiés et d'autres gènes non identifiés.

TABLEAU I

*Analyse de variance sur les différences d entre animaux d'un couple
(l'un Cc et l'autre cc, ou Rr et rr)*

Comparaison	Source de variation	Degrés de liberté	Variance	F	Probabilité
Cc et cc, poids à 8 semaines des poulettes	entre familles de père résiduelle	46	111,9	1,025	N. S.
		210	109,2	—	—
	entre familles résiduelle	25	126,4	< 1	N. S.
		135	173,2	—	—
entre familles résiduelle	62	77,3	< 1	N. S.	
	351	162,8	—	—	
Cc et cc, poids des œufs des poules de 11 mois	entre familles résiduelle	16	36,85	1,51	N. S.
		87	24,38	—	—
	entre familles résiduelle	16	33,79	1,076	N. S.
		91	31,40	—	—
entre familles résiduelle	20	21,58	1,094	N. S.	
	66	19,71	—	—	
Rr et rr, poids à 8 semaines des coquelets	entre familles résiduelle	79	290,6	1,310	N. S.
		825	221,6	—	—
	entre familles résiduelle	86	154,6	0,706	N. S.
509	218,5	—	—		
Rr et rr, poids des œufs des poules de 11 mois	entre familles résiduelle	20	20,21	0,874	N. S.
		108	23,11	—	—
	entre familles résiduelle	17	29,81	1,221	N. S.
93	24,41	—	—		

TABLEAU 2

*Poids moyens à 8 semaines suivant la coloration et le type de crête
(automne 1958 à printemps 1964)*

Sexe	Poids moyen (g)			
	Colorés à crête en rose (Cc Rr)	Colorés à crête simple (Cc rr)	Blancs à crête en rose (cc Rr)	Blancs à crête simple (cc rr)
Mâles.....	800	836	790	821
Femelles.....	686	694	692	675

TABLEAU 3
Analyse de variance sur les moyennes de pères

Source de variation	Degrés de liberté	Variance	F	Signification
Génotypes	3	9 170	1,565	N. S.
Années	10	20 250	3,460	P < 0,01
Interaction.....	30	3 600	0,618	N. S.
Résiduelle.....	48	5 850	—	—

TABLEAU 4
Poids moyens à 8 semaines d'âge suivant le génotype pour la crête

Sexe	Type de crête							
	Noix (Rr Pp)		Rose (Rr pp)		Pois (rr Pp)		Simple (rrpp)	
	Effectif	Poids moyen (g)	Effectif	Poids moyen (g)	Effectif	Poids moyen (g)	Effectif	Poids moyen (g)
Mâles.....	78	823,3	89	787,0	72	813,8	65	826,7
Femelles	96	729,1	85	695,8	90	701,0	104	724,6

TABLEAU 5
Analyse de variance sur les mâles

Source de variation	Degrés de liberté	s ²	F	Signification
Types de crête	3	8 958	1,64	N. S.
Pères (1).....	5	69 500	12,72	P < 0,001
Interaction	15	9 325	1,71	P ≈ 0,05
Résiduelle.....	280	5 465	—	—

(1) Le nombre de familles retenues pour l'analyse diffère pour les deux sexes, du fait de la suppression de familles manquant d'une catégorie.

TABLEAU 6
Analyse de variance sur les femelles

Source de variation	Degrés de liberté	s ²	F	Signification
Types de crête	3	11 458	4,57	P < 0,01
Pères	8	48 515	19,35	P < 0,001
Interaction.....	24	8 008	3,19	P < 0,001
Résiduelle.....	336	2 508	—	—

respectivement sur 572, 573, 590 et 576 poussins éclos ($\chi^2 = 1,602$ pour 3 degrés de liberté, non significatif).

Par contre, les deux gènes R et P de forme de la crête combinent leurs effets sur la croissance de façon non additive. De 1961 à 1965, certaines familles de notre cheptel étaient représentatives des croisements $Rr Pp \times rr pp$, $rr pp \times Rr Pp$ ou $Rr pp \times rr Pp$. Cela conduisait, dans la descendance, à une proportion d'environ 1/4 pour chacun des quatre types de crêtes possibles. Les effectifs (au total 304 enfants mâles et 375 femelles) et les poids moyens à 8 semaines par catégorie sont indiqués ci-après (tabl. 4).

Dans les deux sexes, le double récessif et le double hétérozygote ont l'avantage. L'analyse de variance sur les valeurs individuelles avec les facteurs contrôlés « type de crête » et « famille de même père », toutes les années étant groupées, est faite pour chaque sexe séparément, compte tenu des sous-classes inégales. Elle confirme cette constatation (tabl. 5 et 6).

Chez les femelles, les différences entre types de crête sont hautement significatives. Chez les mâles, la tendance est semblable, quoique l'on n'atteigne pas le seuil 5 p. 100 de probabilité. Comme en moyenne, il n'y a qu'une faible différence entre l'ensemble des animaux Pp (y compris ceux à crête en noix) et les pp , ainsi qu'entre les Rr et les rr , il est visible que le fait essentiel réside dans l'interaction entre les loci R et P.

Les descendants d'un même père étaient issus de 7 à 8 mères, et la répartition des divers génotypes n'était pas égale chez toutes. Ceci ne doit pas, pratiquement, mettre en cause la signification de la variance entre types de crête, vu le nombre total de mères, mais cela jette un doute sur l'interprétation exacte à donner à la variance « interaction » type de crête \times père, dont nous ne nous occuperons pas.

Le fait que chacun des deux « mutants », à l'état isolé, apporte un certain ralentissement de croissance a déjà été signalé (MÉRAT, 1966). Ce handicap est supprimé ici chez le double hétérozygote. Des résultats supplémentaires, incluant les génotypes homozygotes dominants, seront nécessaires pour savoir si ceci est dû à l'état « doublement hétérozygote » plutôt qu'à l'état « doublement mutant ». Si c'était le cas, la supériorité de l'hétérozygote n'existerait pas pour chaque locus considéré à part, mais bien pour une combinaison de loci agissant ensemble.

Il est également intéressant de noter l'existence d'une interaction du point de vue de la croissance, entre deux gènes qui, par ailleurs, interfèrent quant à leur effet visible.

CONCLUSIONS

Les interactions entre facteurs non allèles ne semblent pas très fréquentes, qu'il s'agisse de celles entre un locus et le reste du génome, ou entre deux loci identifiés (1). Une seule a été trouvée significative, entre les gènes R et P, pour le poids à 8 semaines. Elle est intéressante, en ce sens qu'elle nous montre une inversion du classement de deux génotypes à un locus, suivant le génotype à un autre locus. Peut-être, comme nous l'avons dit plus haut, traduit-elle un avantage du double hétérozygote, alors

(1) Dans le premier cas, ceci est confirmé sur nos données pour les gènes Bl et W ; dans le second, pour les couples de loci C et W, C et K, R et K, relativement au poids à 8 semaines. (données non publiées).

que les hétérozygotes simples sont défavorisés. Nous avons par ailleurs suggéré, pour la pigmentation, un parallélisme qui semble exister entre l'effet visible et les effets quantitatifs associés (MÉRAT, 1966).

Nous n'avons pas ici recherché les interactions possibles avec le milieu ambiant ; mais d'autres résultats indiquent qu'elles ne semblent pas non plus très importantes, du moins dans nos conditions. On peut en suggérer une possible pour les génotypes Cc et cc, dont la croissance en poids diffère en élevage au sol, avec un aliment « normal », cette différence semblant disparaître en cages ou avec un aliment enrichi, mais ceci appelle une plus ample confirmation (données non publiées).

Reçu pour publication en novembre 1966.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE « SELECTIVE VALUE »
ASSOCIATED WITH SOME GENES OF THE DOMESTIC FOWL
3. INTERACTIONS BETWEEN DIFFERENT LOCI
AND THEIR EFFECTS ON SOME QUANTITATIVE TRAITS

The interactions of several known loci between themselves or with the residual genotype were investigated on a population kept segregating at these loci. This investigation was carried out on quantitative traits, mainly eight week weight.

No interaction was found between genotype at locus C or R and family (the latter criterion represents the variations of the residual genotype), as far as eight week weight and egg weight are concerned.

No interaction was found either between C and R loci. On the contrary, the two comb-type genes R and P seem to combine their effects on 8-week weight in a non-additive way.

An observation of the families showing simultaneous segregations at these loci proved that, in both sexes, the double recessive (wild type) and double heterozygote get the better of the two single heterozygotes. It was previously shown that both isolated mutant alleles may slow down growth. Further results are required in order to know whether the suppression of this impediment is characteristic of the double heterozygote, or of the « double mutant » state.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLACKWOOD C. A., BOHREN B. B., MCKEAN H. E., 1962. A mutation at the I locus in an inbred line of *White Leghorns* and its effects on growth rate. *Poultry Sci.*, **41**, 488-493.
- COLLINS W. H., LANG B. J., STONE H. A., ZERVAS N. P., SAEDER H. K., 1963. Performance of single and heterozygous pea-combed broiler chickens in different brooding environments. *Poultry Sci.*, **42**, 1260 (Abst.).
- DUNN L. C., LANDAUER W., 1936. Further data on genetic modifiers of rumplessness in the fowl. *J. Genet.*, **33**, 401-405.
- HUTT F. B., 1930. The genetics of the fowl. I. The inheritance of frizzled plumage. *J. Genet.*, **22**, 109-127.
- HUTT F. B., 1949. *Genetics of the fowl*. McGraw Hill Book Co, New-York.
- HUTT F. B., 1951. Lethal action of the gene for extension of black pigment in the fowl. *Genetics*, **36**, 213-234.
- JAAP R. G., GRIMES F., 1956. Growth rate and plumage color in the fowl. *Poultry Sci.*, **35**, 1264-1269.
- LANDAUER W., 1933. A gene modifying frizzling in the fowl. *J. Hered.*, **24**, 152-156.
- LANDAUER W., 1946. The results of selection against expression of the « short upper beak » mutation in fowl. *Amer. Nat.*, **80**, 490-494.

- LANDAUER W., DUNN L. C., 1930. The «frizzle» character of fowls. Its expression and inheritance. *J. Hered.*, **21**, 290-305.
- LOWRY D. C., SHULTZ F. T. 1959. Testing association of metric traits and marker genes. *Ann. hum. genet.* **23**, 83-90.
- MÉRAT P., 1962. Quelques relations entre caractères extérieurs à hérédité simple et productivité. *C. R. XII^e Congr. mondial Aviculture*, Sydney, 71-76.
- MÉRAT P., 1967. Contribution à l'étude de la valeur sélective associée à quelques gènes chez la poule domestique : Différences quantitatives liées au génotype individuel. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.* (sous presse).
- MORTON J. R., GILMOUR D. G., McDERMID E. W., OGDEN A. L., 1965. Association of blood group and protein polymorphisms with embryonic mortality in the chicken. *Genetics*, **51**, 97-107.
- SMITH J. H., 1961. Relationship between comb type and growth rate in broilers. *Poultry, Sci.*, **40**, 1459 (Abstr.)
- SMITH L. T., NORDSKOG A. W., 1963. Studies on dominance and pleiotropy using segregating inbred lines of fowl. *Genetics*, **48**, 1141-1152.
- SMITH J. R., FOX T. X., 1963. The effect of CC, Cc and cc plumage color genotypes on body weight in the fowl. *Poultry, Sci.*, **42**, 1441-1445.
-