



HAL
open science

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA "VALEUR
SÉLECTIVE " ASSOCIÉE A QUELQUES GÈNES
CHEZ LA POULE DOMESTIQUE. I. –
DIFFÉRENCES QUANTITATIVES LIÉES AU
GÉNOTYPE INDIVIDUEL**

P. Mérat

► **To cite this version:**

P. Mérat. CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA "VALEUR SÉLECTIVE " ASSOCIÉE A QUELQUES GÈNES CHEZ LA POULE DOMESTIQUE. I. – DIFFÉRENCES QUANTITATIVES LIÉES AU GÉNOTYPE INDIVIDUEL. *Annales de biologie animale, biochimie, biophysique*, 1967, 7 (1), pp.79-104. hal-00896364

HAL Id: hal-00896364

<https://hal.science/hal-00896364>

Submitted on 11 May 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.

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

I. — DIFFÉRENCES QUANTITATIVES LIÉES AU GÉNOTYPE INDIVIDUEL

P. MÉRAT

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

SOMMAIRE

Nous avons recherché les différences quantitatives pouvant être associées à trois loci de la poule domestique : R/r (crête en rose-crête simple) ; C/c (présence-absence de mélanines dans le plumage) ; K/k (emplacement tardif ou précoce des poussins). L'allèle cité en premier est dominant et le dernier locus est lié au sexe.

La population principale analysée était maintenue en ségrégation à ces loci. Pour chacun, nous avons formé des couples de frères ou sœurs des deux génotypes à comparer (par exemple, l'un Cc , l'autre cc), nés le même jour et élevés ensemble, et comparé les moyennes par la « méthode des couples ».

Les observations enregistrées concernent la croissance, le nombre d'œufs pondus, les caractéristiques des œufs, le taux d'éclosion et de mortalité, les poids de certains organes.

Les génotypes Rr (crête en rose) et rr (crête simple) diffèrent, dans notre population et probablement aussi dans deux autres, pour les poids des coquelets à 8 semaines et le poids des œufs des jeunes poules : les poulets à crête simple ont un poids moyen un peu plus élevé (de 10 g environ, soit 1,4 p. 100) que leurs frères à crête en rose, et les poulettes du premier type pondent des œufs un peu plus lourds (1 g, soit environ 2 p. 100) que celles à crête en rose. Par contre, la ponte, le taux d'éclosion, la mortalité sont semblables.

Il existe une différence de « valeur sélective » entre les femelles RR et Rr , se traduisant par un défaut des premières parmi les reproductrices. Parmi les poules à crête en rose issues du croisement $Rr \times Rr$ et ayant eu des descendants à la génération suivante, il y a beaucoup moins d'homozygotes que la proportion prévue de 1/3. Nous n'avons pu analyser encore les causes de l'inégalité entre ces deux génotypes, mais elle ne semble résider ni dans le taux de ponte, ni dans la vitesse de croissance.

Au locus C , la mortalité embryonnaire après 18 jours d'incubation est un peu plus grande pour les zygotes colorés (Cc) que pour les blancs (cc). Peut-être y a-t-il une différence de sens inverse dans la période précédente, car la proportion des deux phénotypes à l'éclosion est très voisine de l'égalité.

Cette différence du taux de mortalité se prolonge pendant le début de la vie du poussin, mais n'existe plus chez les poules adultes, où elle pourrait même être légèrement inversée.

Les poulets colorés sont plus lourds à 8 semaines que leurs frères ou sœurs à plumage blanc (de 13 g environ, soit 1,5 p. 100). Ceci est particulièrement significatif chez les poulettes (probabilité inférieure à 1 p. 1 000). Ce résultat est en accord avec ceux d'autres chercheurs.

Les poules Cc adultes, ont, dans l'ensemble, un poids corporel un peu supérieur (de 40 g) à celui de leurs sœurs non pigmentées. Elles pondent des œufs d'un gramme (soit 2 p. 100) plus lourds en moyenne.

Par contre, le rythme de la ponte n'est pas différent.

Le poids des thyroïdes chez les jeunes semble plus élevé lorsque le plumage est coloré.

Enfin, le rendement alimentaire des pondeuses *cc* paraît meilleur que celui de leurs sœurs non blanches. A ponte, poids corporel et gain de poids égaux, un échantillon des premières a consommé 4 p. 100 de moins que les secondes.

Quant aux génotypes *CC* et *Cc*, nous n'avons trouvé entre eux aucune différence, qu'il s'agisse de la comparaison directe de leurs performances, lorsqu'elle était possible, ou de la proportion des reproductrices issues du croisement *Cc* × *Cc*.

Au locus *K*, nous n'avons pas trouvé d'écart entre les représentants des divers génotypes, pour les critères envisagés, à l'exception d'une hétérogénéité plus grande des mâles hétérozygotes *Kk*, comparés aux homozygotes *kk*, pour la croissance pondérale.

La signification des résultats est discutée, du point de vue de la possibilité d'effets pléiotropiques de ces gènes, des divers aspects de la « valeur sélective » qui leur est associée en sélection artificielle, et des applications pratiques éventuelles.

INTRODUCTION

Plusieurs dizaines de gènes létaux ou responsables d'anomalies morphologiques sont connus chez la poule. Ils fournissent l'exemple le plus évident de gènes identifiés par un effet visible, mais influant sur tout le comportement physiologique de leur possesseur. On a précisé, pour certains, l'incidence sur des critères quantitatifs. Ainsi, le gène « absence de croupion » diminue la fertilité des accouplements, l'action du gène « frisé » (*F*) sur la régulation thermique se répercute sur la vitalité des animaux (HUTT, 1949).

En dehors de ces cas où les effets « secondaires » du gène sont plus ou moins prévisibles, ce sont les loci de groupe sanguin dont on a le plus largement recherché les associations possibles avec la vitalité ou les performances. BRILES, ALLEN et GILMOUR ont été les pionniers dans ce domaine. Plusieurs articles de synthèse (GILMOUR, 1960 ; BRILES, 1963) montrent, dans l'ensemble, la supériorité des hétérozygotes à certains loci pour divers aspects de la capacité d'adaptation (*fitness*), ou du rendement ; de plus, ces loci restent souvent non fixés même après une consanguinité intense. Des recherches parallèles débutent à propos d'autres polymorphismes biochimiques à déterminisme mendélien (par exemple MORTON et *al.*, 1965).

Pour les gènes à effet visible, coloration ou morphologie, PUNNETT (1930) cherchait déjà à en utiliser comme « marqueurs » de régions chromosomiques influençant la ponte. Cependant, la majorité des résultats actuels concerne les relations de ces loci avec la croissance pondérale, soit par effet pléiotropique, soit par suite de linkages. Parfois, des lignées consanguines en ségrégation sont employées (SMITH et NORDSKOG, 1959), mais ce n'est pas le cas général.

Dans l'ensemble, les résultats publiés paraissent offrir une certaine concordance pour plusieurs loci, compte tenu des données parfois peu nombreuses, avec lesquelles des différences relativement faibles peuvent passer inaperçues.

Deux groupes de chercheurs trouvent, pour le poids à 8 ou 9 semaines, un avantage à l'allèle *C* par rapport au « blanc récessif » *c* (JEROME et HUNTSMAN, 1959 ; SMYTH et FOX, 1961, 1963). Plusieurs autres notent une supériorité des animaux colorés *ii* vis-à-vis des porteurs du « blanc dominant » *I*. C'est le cas de JAAP et GRIMES (1956) ; JEROME et *al.*, (1956) ; COLLINS et HUBBARD, (1958). SMITH et NORDSKOG (1963), BOHREN et JONES (1964), observent un résultat significatif ou non suivant les souches

alors que BLACKWOOD et *al.* (1962), LOWE et *al.* (1965), HUTT (1964) ne mettent pas de différences en évidence. Pour le locus K, WARREN et PAYNE (1945), PLUMART et MUELLER (1954) concluent à une croissance un peu meilleure des poulets à emplumement rapide, alors que d'autres n'aboutissent pas un résultat positif (HAYS et SPEAR, 1951 ; GODFREY et FARNSWORTH, 1952 ; HURRY et NORDSKOG, 1953 ; HALE, 1954 ; SAEKI et KATSURAGI, 1961 ; WESSELS, 1963).

Pour le gène P (crête en poids/crête simple), les auteurs notent, dans l'ensemble, un poids plus élevé des animaux à crête simple, cette supériorité semblant variable suivant la population considérée (KAN et *al.*, 1959 ; COLLINS et *al.*, 1961, 1963 ; SMITH, 1961). SIEGEL et DUDLEY (1963) notent, parallèlement, des variations dans la dominance sociale relative des deux types d'animaux suivant les conditions ambiantes.

Quelques chercheurs suggèrent des différences liées aux loci B (SMITH et NORDSKOG, 1963) et S (GRIESBACH, 1961 ; JAAP et GRIMES, 1956 ; WESSELS, 1963). Un résultat négatif, relatif au locus R, est indiqué par SMITH et NORDSKOG (1963). Une investigation a été faite par BUSS (1960) sur des gènes de coloration du dindon.

Mais c'est pour la fertilité que la différence la plus importante est observée. Il s'agit de la mauvaise aptitude à féconder des coqs RR homozygotes pour la crête en rose, découverte par COCHEZ (1951) et confirmée par CRAWFORD et MERRITT (1963). En même temps, la fréquence des accouplements est moindre (FOX et *al.*, 1964 ; CRAWFORD et SMITH, 1965), la persistance de la fertilité après une insémination est plus faible pour les mâles RR (CRAWFORD et SMITH, 1964) ; enfin, la motilité de leurs spermatozoïdes après conservation est très nettement inférieure (PETITJEAN et COCHEZ, 1966).

Un autre effet, sur l'éclosion cette fois, dépend du gène E d'extension du noir. HUTT (1951) a remarqué que les poussins entièrement noirs éclosent moins bien que les autres. Ceci serait lié à leur duvet plus court, qui rendrait difficiles leurs mouvements de retournement. BERNIER et COONEY (1954) ont, d'autre part, montré que les besoins de ces embryons en riboflavine sont accrus.

Il est possible qu'une différence d'éclosion existe suivant la rapidité d'emplumement des zygotes (GREDINA, citée par LANDAUER, 1961), mais cela resterait à confirmer. McDONALD (1958) indique des besoins différents en cystine pour les pondeuses à emplumement lent et pour celles à emplumement rapide. Il est possible, quoique non prouvé, qu'il s'agisse d'un effet pléiotropique.

COCK (1956) a noté le maintien en ségrégation de plusieurs gènes de coloration dans certaines lignées ayant subi une consanguinité prolongée. Ceci suggère des différences de valeur sélective liées aux allèles correspondants.

Nous réserverons une discussion plus complète de ces résultats après l'exposé de nos propres données.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La population principalement étudiée, issue d'un croisement de plusieurs races fait en 1954 (MÉRAT, 1958, 1962) est maintenue non fixée à divers loci, parmi lesquels R, C et K, avec en ségrégation, respectivement, les allèles R et *r* (crête en rose, crête simple), C et *c* (présence-absence de mélanines dans le plumage), K et *k* (emplumement lent ou rapide des poussins, gène lié au sexe). Rappelons qu'à ces trois loci, il y a dominance complète, respectivement, des allèles R, C et K.

Cette population est reproduite avec un minimum de sélection pour les critères de production, et en évitant toute consanguinité systématique. Elle est subdivisée en deux troupeaux reproduits l'un au printemps, l'autre à l'automne. Le nombre de reproducteurs, à chaque génération, est voisin de 20 mâles et 160 femelles. L'augmentation du taux de consanguinité par année est donc faible. Tous les accouplements réalisés sont pédigree, avec un seul coq accouplé à une poule déterminée, et 8 à 10 poules par coq.

Pour chaque locus, nous avons étudié les différences quantitatives dans les familles de frères et sœurs dont un parent était hétérozygote et l'autre homozygote récessif.

La comparaison des moyennes des deux génotypes est faite sur des couples de frères ou sœurs nés le même jour et élevés ensemble.

Ceci vaut pour les critères à variation pratiquement continue. Pour les critères « tout ou rien » (taux d'éclosion ou de mortalité), tous les animaux des familles présentant la ségrégation étudiée sont pris en considération, et une analyse du χ^2 est faite, les facteurs contrôlés étant le génotype au locus en cause, et la génération.

Les caractères extérieurs étudiés (forme de la crête, pigmentation, emplumement) sont observés à l'éclosion, puis à l'âge de 8 semaines. Les deux premiers ne présentent jamais d'ambiguïté, le dernier en comporte dans un faible pourcentage des cas. Le sexe est identifié à 8 semaines, vérifié à 10, ainsi que sur les poussins morts avant cet âge et dont l'autopsie a pu être faite, ceci depuis 1959 inclusivement.

Les ségrégations à ces trois loci sont suivies en partie sur les mêmes familles : cela ne gêne pas l'identification des phénotypes, et permet l'étude des interactions entre gènes non allèles, dont nous parlerons dans un autre article (MÉRAT, 1967 *a*).

Les jeunes sont élevés au sol, avec une densité de l'ordre de 10 par mètre carré, jusqu'à 10 semaines d'âge. Les poulettes sont alors transférées en poulaillers de ponte, leur production d'œufs est contrôlée au nid-trappe jusqu'à l'âge de 10 mois. Les animaux hétérozygotes et les récessifs sont, nous l'avons dit, élevés dans les mêmes locaux.

Les critères quantitatifs considérés ici sont le poids à 8 semaines, comme indice de croissance ; le nombre d'œufs pondus par les poulettes vivantes à 10 mois ; le poids moyen des œufs et le poids des poules à cet âge. Nous y ajouterons, pour les dernières années, le poids du poussin à l'éclosion rapporté au poids de l'œuf dont il est issu, des mensurations corporelles, certaines caractéristiques des œufs (épaisseur de coquille, hauteur du « blanc épais », perte de poids au cours de l'incubation), le poids d'organes internes ou tissus (foie, rate, thyroïde, bourse de Fabricius, graisse abdominale), ainsi que des observations relatives à la consommation alimentaire (PROD'HOMME et MÉRAT, 1965).

Quant aux critères « tout ou rien », ce sont les taux de fertilité, d'éclosion, de mortalité avant et après l'âge de 8 semaines.

Pour les deux premiers envisagés en tant que caractéristiques des reproducteurs, nous discuterons les résultats par ailleurs (MÉRAT, 1967 *b*) sous l'angle des effets « maternels ».

Nous ne mentionnerons que les résultats globaux, sur l'ensemble des générations étudiées (de 1955 à 1964), pour chaque couple d'allèles.

Certaines parties de nos résultats ont fait l'objet de publications ou notes (MÉRAT, 1962, 1965 *a*, *b* et *c*). Nous les reprendrons ici avec l'ensemble des données.

RÉSULTATS

I. — LOCUS R :

COMPARAISON DES GÉNOTYPES Rr ET rr

Nous donnerons successivement ces résultats pour chacun des critères quantitatifs envisagés.

1. *Éclosion et mortalité*

Le taux d'éclosion comparé d'embryons de génotypes Rr et rr (à crête en rose et à crête simple respectivement) ne peut être connu directement qu'aux derniers stades du développement : nous ne l'avons déterminé qu'après le 18^e jour d'incubation. Les résultats correspondants seront mentionnés dans un autre article (MÉRAT, sous

presse). Aucune différence d'éclosion n'a pu être mise en évidence ⁽¹⁾ : Les anomalies observées dans le rapport de ségrégation, analysées en détail dans cet article, ne sont pas dûes, selon toute vraisemblance, à des différences de mortalité embryonnaire.

Il n'y a pas non plus de différence décelable dans la mortalité post-embryonnaire, qu'il s'agisse des poussins (avant 8 semaines) ou de la mortalité juvénile et adulte.

Pour la mortalité avant 8 semaines d'âge, en réunissant les résultats relatifs à la descendance des deux croisements réciproques $Rr \times rr$ et $rr \times Rr$, sur les poussins dont le sexe a pu être déterminé (de 1958 à 1964), on obtient ce qui suit (tabl. 1).

TABLEAU I

Mortalité avant 8 semaines des poussins Rr et rr de sexe connu

Génotype	Poussins mâles			Poussins femelles			Total		
	éclos	morts	P. 100 de morts	éclos	morts	P. 100 de morts	éclos	morts	P. 100 de morts
Rr	2 338	155	6,63	2 341	114	4,87	4 679	269	5,75
rr	2 396	129	5,38	2 315	129	5,57	4 714	258	5,78

Les différences, par sexe ou sur le total, ne sont pas significatives. Quant à la mortalité des poulettes après 8 semaines, au total, sur 876 poulettes Rr vivantes au départ, 183 sont mortes avant 10 mois d'âge pour des causes diverses (non accidentelles), soit 20,89 p. 100 ; sur 833 poulettes rr , 151 sont mortes dans les mêmes conditions et pendant le même temps, soit 18,12 p. 100. Le χ^2 de contingence est égal à 2,072 ($P < 0,10$). La légère tendance à une mortalité plus faible chez les poulettes à crête simple n'est donc pas significative au seuil 5 p. 100. Suivant les années, la différence est d'ailleurs tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre.

2. Critères à variation « continue »

a) Poids à 8 semaines.

Comme nous l'avons indiqué antérieurement (MÉRAT, 1965 c), le poids à 8 semaines des coquelets hétérozygotes pour la crête en rose (Rr) est légèrement (de 10 g), mais significativement, inférieur à celui des mâles à crête simple.

Par contre, chez les femelles, la faible différence qui existe dans le même sens n'est pas significative (tabl. 2).

⁽¹⁾ Sur deux souches étudiées : *Jouy* et *L 22*.

Les taux d'éclosion de la descendance des coqs Rr et des coqs rr ne différaient d'ailleurs pas de façon appréciable, ce qui s'accorde avec l'hypothèse d'une viabilité identique pour les embryons de ces mêmes génotypes et concorde aussi avec les données de CRAWFORD et MERRITT (1963).

Les variances intra-années ne diffèrent pas sensiblement pour les deux types de crête ($F = 1,06$ pour 1 146 et 1 146 degrés de liberté chez les mâles ; $F = 1,03$ pour 1 114 et 1 114 degrés de liberté chez les femelles ; non significatif).

TABLEAU 2
Comparaison des poids à 8 semaines d'animaux Rr et rr

Croisement	Mâles					Femelles				
	Nombre de couples	Poids moyen (g)		<i>t</i>	Signification	Nombre de couples	Poids moyen (g)		<i>t</i>	Sign.
		Rr	rr				Rr	rr		
Rr × rr ..	688	746,5	755,0	-1,523	P = 0,05-0,10	671	633,2	639,1	-1,299	N. S.
rr × Rr ..	486	726,1	738,2	-2,087	P < 0,05	471	621,4	621,6	-0,050	N. S.
Total	1 174	738,0	748,0	-2,538	P < 0,02	1 142	628,3	631,9	-1,126	N. S.

Il n'y a pas, nous l'avons dit, de différence visible dans la mortalité embryonnaire des zygotes Rr et rr, au moins aux derniers stades de l'incubation, ni dans la mortalité des jeunes. Il n'est donc pas vraisemblable que la différence de poids constatée provienne d'une élimination préférentielle des mâles qui auraient eu la plus mauvaise croissance, parmi ceux à crête simple.

Sur deux autres souches comportant une ségrégation au locus R (l'une issue d'un croisement de *Leghorns* et de *Wyandottes*, désignée par L 22, l'autre étant une *Wyandotte* non fixée pour la crête en rose), une différence de poids existait aussi à 8 semaines entre mâles à crête en rose (Rr ou RR) et à crête simple, à l'avantage de ces derniers (tabl. 3).

TABLEAU 3
Comparaison des poids de coqs à 8 semaines, souches L 22 et Wyandotte D

Souche	Nombre de couples	Poids moyens		<i>t</i>	Signification
		crête en rose	crête simple		
L 22	59	637,3	662,7	-0,335	N. S.
Wyandotte D.....	32	904,0	934,0	-1,060	N. S.

b) Nombre d'œufs et âge au premier œuf.

Il n'y a pas de différence entre poulettes à crête simple ou hétérozygotes à crête en rose, concernant le nombre d'œufs produits pendant les premiers mois de ponte ou l'âge à la ponte du premier œuf : Les nombres moyens d'œufs sont respectivement de 44,2 et 42,5 œufs sur 635 couples, et les âges au premier œuf de 166,6 et 167,6 jours sur 728 couples.

Un échantillon limité de la souche L 22 suggère la même conclusion.

des 3 années 1962, 1963 et 1964, le nombre des femelles reproductrices des deux catégories ayant eu au moins 10 enfants était respectivement de 20 et 118, alors que les nombres calculés sont 46 et 92. Le χ^2 de conformité entre ces proportions observées et théoriques est égal à 22,041 pour 1 degré de liberté ($P < 0,0001$). Il y a donc un défaut systématique important d'homozygotes parmi les animaux retenus comme géniteurs. La raison n'en est pas évidente, car, sur de petits effectifs, où une comparaison était possible entre animaux RR et Rr issus des mêmes familles, il n'apparaît pas de différence sensible pour les performances enregistrées : Poids à 8 semaines, nombre d'œufs, poids des œufs. On ne peut, naturellement, tester directement le taux de mortalité, mais il n'apparaît pas particulièrement élevé dans les familles ou les souches où tous les individus sont à crête en rose. On peut se demander si l'explication ne réside pas dans les proportions anormales décelées au stade gamétique (MÉRAT, 1963).

Sur une autre souche (J 55), élevée au domaine du Magneraud, des croisements Rr \times Rr étaient également réalisés en 1963 et 1964. Les nombres de filles révélées homozygotes RR ou hétérozygotes Rr d'après leur descendance, sont, au total, de 4 et 31 respectivement. Nous retrouvons un défaut d'homozygotes par rapport à la prévision ($\chi^2 = 7,612$, $P < 0,01$). Le phénomène paraît donc général.

RÉSULTATS

II. — LOCUS C :

COMPARAISON ENTRE LES GÉNOTYPES Cc ET cc

I. *Éclosion et mortalité*

a) *Éclosion.*

Il est possible de reconnaître, à partir du 18^e jour d'incubation, les embryons à blanc récessif (cc) des colorés (Cc), mais ceci n'est suffisamment sûr qu'en présence du gène s permettant la pigmentation rouge, car notre population ne possède pas le gène E (noir étendu), et la pigmentation noire des poussins Cc y est assez restreinte.

Les nombres d'embryons morts observés à ce stade dans chaque catégorie sont les suivants (tabl. 5).

TABLEAU 5

Nombres d'embryons colorés ou blancs morts après 18 jours

Type de croisement	Nombre de colorés	Nombre de blancs
Cc \times cc.....	89	79
cc \times Cc.....	104	67
Cc \times Cc.....	51	16

Les nombres de survivants, comme nous l'indiquons plus loin, sont à peu près égaux pour les blancs et les colorés dans les deux premiers types de croisement. Il

c) *Caractère des poules adultes et des œufs.*

Les poids moyens d'œufs des poules âgées de 10 mois ont été comparés pour des couples de pondeuses constitués comme il est indiqué précédemment. Les résultats de la comparaison sur l'ensemble des couples des diverses années sont les suivants (tabl. 4).

TABLEAU 4
Poids moyens des œufs pondus par des poules Rr et rr

Croisement	Nombre de couples	Poids moyen des œufs (g)		<i>t</i>	Probabilité
		Poules Rr	Poules rr		
Rr × rr.....	130	51,4	52,0	— 1,354	0,1 — 0,2
rr × Rr.....	112	49,3	50,0	— 1,402	0,1 — 0,2
Total	242	50,4	51,1	— 1,950	≈ 0,05

Dans la souche *L 22*, un échantillon de 27 couples de poulettes de 10 mois indique également une légère supériorité du génotype *rr* par rapport à *Rr*, pour le poids des œufs à cet âge (52,6 g, contre 51,4 g). Cette différence dans le poids des œufs ne reflète pas une différence parallèle du poids du corps. Dans 284 couples de poules à crête en rose et à crête simple ayant 10 mois, les poids moyens à cet âge sont respectivement de 1 941 g et 1 943 g.

Les variances, tant du poids des œufs que du poids corporel adulte, ne sont pas significativement différentes pour les deux catégories.

La conformation des poules adultes ne présente pas de divergences sensibles ; en particulier, l'angle de poitrine (angle que font entre elles les surfaces externes des muscles pectoraux, apprécié avec un appareil spécial : RICARD, 1961) ne diffère pas significativement pour les poules *Rr* (60,6 grades en moyenne) et pour les *rr* (61,1 grades) sur 397 couples mesurés à 10 mois.

d) *Conclusion.*

L'interprétation de ces résultats sera reportée à la fin de cette première partie. On peut remarquer, dès maintenant, que les différences quantitatives observées ne doivent pas s'expliquer par des éliminations naturelles, différentes chez les individus *Rr* et *rr*, puisque nous avons trouvé à tous les stades un taux de mortalité équivalent.

Comparaison des génotypes RR et Rr.

Il est plus difficile de comparer, sur des effectifs suffisants, les deux génotypes *RR* et *Rr*, puisqu'ils ne peuvent être distingués que par un test de descendance.

Nous n'avons pas de données, à ce sujet, sur la population principale étudiée ici, mais la souche *L 22*, déjà citée, contenait des croisements du type *Rr* × *Rr*. Parmi les enfants à crête en rose des familles correspondantes, des reproducteurs étaient choisis, sans test de descendance préalable. En l'absence de toute pression de sélection favorisant l'un ou l'autre génotype, ils avaient une probabilité 1/3 d'être homozygotes *RR*, et une probabilité 2/3 d'être hétérozygotes *Rr*. Or, sur l'ensemble

apparaît donc une mortalité plus grande des embryons colorés en fin d'incubation : Des erreurs de classification expliqueraient difficilement la différence de proportion observée.

L'examen des proportions des poussins blancs et colorés à l'éclosion constitue une indication indirecte : en l'absence de sélection sur les gamètes et d'une différence dans la mortalité embryonnaire globale, les proportions fournies par les croisements $Cc \times cc$ et $cc \times Cc$ ne doivent pas s'écarter sensiblement de 50 p. 100. Or, les effectifs observés sur l'ensemble des années par croisement sont les suivants (tabl. 6).

Les deux premiers types de croisement ne présentent nulle part d'écart significatif vis-à-vis des proportions prévues. Par contre, le troisième montre un certain excès de poussins blancs ($\chi^2 = 7,081$, $P < 0,01$) sur le total des deux sexes.

Cet excès n'est pas attribuable au fait que quelques mères Cc n'ayant eu que des enfants colorés auraient pu être écartées de nos résultats. En effet, pour éviter ce risque d'erreur, nous avons éliminé des données précédentes 132 enfants colorés et 52 blancs provenant de familles de frères-sœurs d'effectif inférieur ou égal à 11, la probabilité très faible d'erreur sur le génotype de la mère ne pouvant causer de perturbation sérieuse pour des effectifs supérieurs. Il reste 6 470 enfants colorés pour 2 294 blancs, sexes groupés, d'où un χ^2 égal à 6,456 ($P \simeq 0,01$).

Comme les proportions des deux autres croisements sont normales, nous sommes conduits à supposer que la mortalité plus grande des zygotes Cc dans les derniers stades de l'incubation doit être compensée, vraisemblablement, par une survie meilleure pendant la période antérieure. Ceci semble confirmé par l'absence de différence nette du taux d'éclosion entre pères de génotypes différents au locus C , accouplés à des mères de même génotype.

TABLEAU 6

Proportion de descendants colorés et blancs à l'éclosion

(Les nombres calculés sont indiqués entre parenthèses, à l'intérieur de chaque sexe et pour le total)

Croisement	♂		♀		Total		Pourcentage de blancs observé sur le total
	Colorés	Blancs	Colorés	Blancs	Colorés	Blancs	
$Cc \times cc$	1 656 (1 678,5)	1 701 (1 678,5)	1 622 (1 640,0)	1 658 (1 640,0)	3 278 (3 318,5)	3 359 (3 318,5)	50,61
$cc \times Cc$	1 318 (1 303,0)	1 288 (1 303,0)	1 256 (1 246,0)	1 236 (1 246,0)	2 574 (2 549,0)	2 524 (2 549,0)	49,50
Total	2 974 (2 981,5)	2 989 (2 981,5)	2 878 (2 886,0)	2 894 (2 886,0)	5 852 (5 867,5)	5 883 (5 867,5)	50,13
$Cc \times Cc$	3 336 (3 378,0)	1 168 (1 126,0)	3 266 (3 333,0)	1 178 (1 111,0)	6 602 (6 711,0)	2 346 (2 237,0)	26,22

Si, d'autre part, la proportion anormale observée dans le dernier croisement correspond à une survie embryonnaire différentielle, il faudrait peut-être supposer une éclosion un peu moins bonne des zygotes CC .

BERNIER et COONEY (1954) ont montré que les besoins en riboflavine des embryons fortement pigmentés (à noir étendu) sont plus importants que ceux des

embryons à pigmentation mélanique plus restreinte ; ceci entraîne une éclosion moins bonne des poussins noirs en présence d'une quantité limitée de cette vitamine. On peut se demander si ces phénomènes n'interviennent pas ici aussi sous forme atténuée.

b) *Mortalité.*

La mortalité en poussinière, de 0 à 8 semaines, pour les poussins colorés et blancs, ne présente pas de fluctuations très importantes suivant l'année. Le tableau 7 contient les résultats sur l'ensemble des générations.

TABLEAU 7
Mortalité de 0 à 8 semaines comparées pour les poussins blancs et colorés
(Total des générations, de 1954 à 1964)

Type de croisement	Colorés			Blancs		
	Nombre de poussins éclos	Nombre de morts	P. 100 de mortalité	Nombre de poussins	Nombre de morts	P. 100 de mortalité
<i>Cc</i> × <i>cc</i>	3 638	360	9,90	3 687	328	8,90
<i>cc</i> × <i>Cc</i>	2 802	305	10,89	2 661	244	9,17
<i>Cc</i> × <i>Cc</i>	7 426	824	11,10	2 631	285	10,83

La différence du taux de mortalité entre blancs et colorés est sensiblement la même dans les deux croisements réciproques *Cc* × *cc* et *cc* × *Cc*. En les groupant, le χ^2 de contingence entre les deux génotypes pour ce taux est égal à 6,315 pour 1 degré de liberté ($P \simeq 0,01$). L'avantage des poussins blancs est donc significatif.

Quant à la mortalité juvénile et adulte (de 8 semaines à 11 mois d'âge), nos données se limitent, comme pour le locus R, au sexe femelle. Nous avons déjà signalé (MÉRAT, 1962) que les poulettes à blanc récessif avaient, dans l'ensemble, un taux de mortalité légèrement plus élevé, quoique ceci n'atteigne pas le seuil 5 p. 100 de signification.

2. *Critères à variation continue*

a) *Poids à 8 semaines.*

Dans les deux sexes, on constate au total un poids supérieur pour les animaux colorés, mais ceci est plus net chez les poulettes où la différence est hautement significative (MÉRAT, 1962, 1965 a).

Le tableau 8 précise cette constatation.

Les variances intra-années ne diffèrent pas significativement pour les deux types de plumage : $F = 1,06$ chez les mâles pour 763 et 763 degrés de liberté ; $F = 1,04$ chez les femelles pour 739 et 739 degrés de liberté, pour l'ensemble des croisements *Cc* × *cc* et *cc* × *Cc*.

Les résultats présents apparaissent en accord avec ceux de JEROME et HUNTS-MAN (1959), de SMYTH et FOX (1961, 1963).

On peut se demander si la différence de poids moyen observée pourrait s'expliquer par une mortalité embryonnaire ou post-embryonnaire frappant plus spécialement

TABEAU 8
Comparaison des poids à 8 semaines : animaux colorés et blancs

	Mâles				Femelles				Probabilité	
	Nombre de couples	Poids moyen (g)		t	Probabilité	Nombre de couples	Poids moyen (g)			t
		Colorés	Blancs				Colorés	Blancs		
Cc × cc	473	795,2	781,4	+ 2,000	< 0,05	497	675,4	660,6	+ 2,873	< 0,01
cc × Cc	319	833,9	824,7	+ 4,463	0,2 — 0,3	271	698,5	688,0	+ 1,448	0,1 — 0,2
Total des deux	792	810,8	798,8	+ 1,695	0,05 — 0,10	768	683,5	670,3	+ 3,662	< 0,001
Cc × Cc	515	751,6	750,6	+ 0,040	N. S.	541	624,4	614,4	+ 2,050	< 0,05

les poussins possédant des gènes de « petite taille », parmi les colorés, puisque la mortalité des poussins se révèle légèrement plus élevée chez ces derniers. Il est difficile, pour l'instant, de répondre avec certitude à cette question.

b) *Age au 1^{er} œuf et nombre d'œufs.*

La maturité sexuelle, évaluée par l'âge à la ponte du premier œuf, et le nombre d'œufs produits pendant les premiers mois de ponte, en diffèrent pas significativement pour les poulettes blanches (cc) ou colorées (Cc). Les valeurs moyennes sont indiquées par le tableau 9.

TABLEAU 9
Comparaison de l'âge au premier œuf et de la ponte des premiers mois,
poules colorées et blanches
Total des années

Croisement	Age au premier œuf contrôlé			Nombre d'œufs pondus		
	Nombre de couples	Valeur moyenne		Nombre de couples	Valeur moyenne	
		Colorées	Blanches		Colorées	Blanches
Cc × cc	162	159,4	159,9	152	48,0	48,1
cc × Cc	168	158,0	160,1	146	41,2	40,6
Cc × Cc	217	181,7	179,2	207	41,2	43,3

c) *Poids des poules adultes, poids moyen des œufs et autres caractéristiques des œufs.*

Les poules colorées ont, dans l'ensemble, un poids corporel un peu supérieur à celui de leurs sœurs non pigmentées. Le tableau 10 montre que la différence est, dans l'ensemble, significative au seuil 5 p. 100. Les variances intra-années sont, elles, du même ordre.

TABLEAU 10
Poids corporel des poules colorées (Cc) et blanches (cc) à 10-11 mois

Type de croisement	Nombre de couples	Poids moyen (g)		t	Signification
		Colorées	Blanches		
Cc × cc	145	2 132	2 120	+ 0,120	N. S.
cc × Cc	139	2 102	2 014	+ 2,994	P < 0,01
Total des deux	284	2 113	2 068	+ 2,199	P < 0,05
Cc × Cc	119	2 306	2 281	+ 0,823	N. S.
Total des trois	403	2 170	2 130	+ 2,312	P < 0,05

Ceci explique sans doute que les poids moyens des œufs pondus au même âge, sur une période de 2 semaines, soient eux aussi supérieurs d'un peu moins d'un gramme, pour les poules colorées, les variances intra-années, très voisines, n'étant pas mentionnées ici (tabl. 11).

Quant à la hauteur du blanc épais de l'œuf cassé et étalé sur une plaque horizontale, elle est significativement supérieure pour les œufs de 21 poules colorées comparées par la méthode des couples à 21 poules blanches sœurs des premières : le résultat est explicité dans le tableau 12.

TABLEAU 11

Poids moyen des œufs des poules colorées (Cc) et blanches (cc) à 10 mois

Type de croisement	Nombre de couples	Poids moyens des œufs (g.)		t	Signification
		Colorées	Blanches		
Cc × cc	104	51,27	50,82	+ 0,896	N. S.
cc × Cc	108	50,88	49,90	+ 1,789	P = 0,05 — 0,10
Total des deux	212	51,07	50,35	+ 1,951	P ≈ 0,05
Cc × Cc	87	53,92	53,13	+ 1,642	P = 0,05 — 0,10
Total des trois	299	51,90	51,16	+ 2,491	P < 0,02

Les épaisseurs de coquilles, mesurées sur les mêmes œufs des mêmes poules, ne présentent pas de différence appréciable.

TABLEAU 12

Hauteur du blanc épais en mm, comparée pour des œufs de poules Cc et cc (issues de croisements Cc × cc ou cc × Cc)

Nombre de couples	Moyennes		t	Probabilité
	Colorées	Blanches		
21	6,59	5,93	+ 2,792	≈ 0,01

d) *Poids d'organes.*

En 1964, sur 19 couples de coquelets ou de poulettes de poids voisin, l'un coloré, l'autre blanc, à 8 semaines d'âge, les thyroïdes ont été pesées. Leurs poids moyens sont, respectivement, de 96,4 et 80,4 mg chez les mâles colorés et chez les blancs ($t = 1,58$) ; les poids correspondants chez les femelles, sont 73,4 et 66,0 mg ($t = 0,67$).

Deux autres séries observées à l'automne 1964, portaient respectivement sur 21 et 13 couples de frères à 8 semaines, dont le poids corporel, cette fois, n'était pas homogène. Le poids des thyroïdes et celui des surrénales, exprimés en p. 100, sont les suivants (tabl. 13).

La série 2 recevait un aliment enrichi en protéines, ce qui ne semble pas avoir influé sur les poids considérés.

Dans l'ensemble, un fait paraît digne d'attention ; le poids des thyroïdes est constamment plus élevé pour les animaux colorés. La différence n'est pas significative dans chaque comparaison prise isolément, mais sa répétition ne paraît pas être un hasard. La différence du poids des surrénales est dans le même sens dans les séries 2 et 3 et s'approche de la signification dans la série 2.

TABLEAU 13

*Comparaison de poids d'organes d'animaux colorés ou blancs
en p. 100 du poids corporel
(Séries « 2 » et « 3 »)*

	Thyroïdes	Surrénales
Série « 2 » : colorés	0,008 4	0,010 0
blancs	0,006 5	0,011 2
<i>t</i>	1,32	1,74
Signification	N. S.	N. S.
Série « 3 » : colorés	0,007 5	0,010 5
blancs	0,006 8	0,011 3
<i>t</i>	0,64	0,69
Signification	N. S.	N. S.

e) *Consommation et rendement alimentaire.*

Aux indications qui précèdent, on peut ajouter un résultat concernant le rendement alimentaire de poules pondeuses colorées (Cc) et à blanc récessif (cc) (PRODHOMME et MÉRAT, 1965).

Comparaison des génotypes CC et Cc.

De même que pour le locus R, nous avons cherché le nombre de reproductrices, issues du croisement Cc × Cc, dont le génotype s'était révélé homozygote CC ou hétérozygote, sur l'ensemble des années étudiées.

Ces nombres sont, respectivement, de 51 CC et 73 Cc, alors que les nombres théoriques (avec la proportion 1 CC/2 Cc) seraient 41,3 et 82,7. Le χ^2 corrigé correspondant est égal à 3,073 et l'écart n'est pas significatif (P > 0,05).

Pour les croisements Cc × CC ou CC × Cc, nous n'avons pas fait un calcul analogue, car ces croisements étaient identifiés, spécialement les seconds, uniquement d'après la présence de descendants révélés hétérozygotes par l'apparition d'une ségrégation chez leurs enfants : Les cas où l'on ne décelait pas de descendants hétérozygotes étaient omis, et ils devaient être assez fréquents du fait des petits nombres de reproducteurs testés par famille, de sorte qu'en fin de compte, la proportion apparente des hétérozygotes Cc par rapport aux homozygotes CC devait, de cette façon, être surestimée.

En résumé, les données que nous avons pu utiliser ne donnent pas l'indice d'une différence dans la valeur sélective globale des animaux CC et Cc dans nos conditions.

Quant à la comparaison directe des performances de ces deux catégories d'animaux, elle ne pouvait porter que sur de faibles effectifs. On peut seulement noter que, sur ces petits nombres, aucune différence n'est manifeste. SMYTH et FOX (1963) n'ont remarqué, de même, aucun écart entre les poids à 8 semaines d'animaux CC et Cc.

III. — LOCUS K :

COMPARAISON DES GÉNOTYPES Kk ET kk (MALES)

OU K⁻ ET k⁻ (FEMELLES)

1. Éclosion et mortalité

Le taux d'éclosion ne pouvait être comparé directement chez les embryons.

Parmi les poussins éclos, il y a, dans la souche *Jouy*, un excès important du phénotype « emplumement rapide ». Les nombres de descendants par catégories dans le croisement ♂ Kk × ♀ k⁻ sont les suivants (tabl. 14).

On pouvait penser à une meilleure survie embryonnaire de la catégorie en excès, ou à une correspondance imparfaite entre le phénotype et le génotype des animaux, en ce sens qu'une certaine proportion d'individus de génotype Kk ou K⁻ auraient à un jour, l'apparence des kk ou des k⁻ : La classification en « emplumement rapide » ou « lent » se fait par comparaison de la longueur des régimes « primaires » et des « couvertures ». En général la distinction entre les deux est bien tranchée, mais il existe des cas marginaux.

Une vérification était possible de deux façons. D'une part, un certain nombre des filles issues des croisements étudiés étaient reproductrices l'année suivante, et leur génotype pouvait être établi avec certitude. Sur 216 notées « à emplumement rapide », 3 ont été reconnues de génotype K⁻, soit environ 1,5 p. 100, alors que, pour 80 reproductrices notées à 1 jour « emplumement lent », le génotype a été confirmé par la descendance.

TABLEAU 14

Proportion des descendants à emplumement rapide ou lent, issus du croisement ♂ Kk × ♀ k⁻

	Mâles		Femelles		Total	
	Emplumement lent	Emplumement rapide	Emplumement lent	Emplumement rapide	Emplumement lent	Emplumement rapide
Nombre	1 952	2 330	2 048	2237	4 000	4 567
P. 100	45,6	54,4	47,8	52,2	46,7	53,3

Une deuxième vérification consistait à déterminer le pourcentage d'individus « à emplumement rapide » apparus dans la descendance de coqs génétiquement KK, ou parmi les enfants mâles du croisement ♂ Kk ou kk × ♀ K⁻. Au total, on en

compte 42 sur un total de 847, soit environ 5 p. 100, et les « erreurs » portent plus souvent sur le sexe mâle. Ceci peut expliquer notre excès de poussins à emblument rapide dans le croisement ♂ $Kk \times \text{♀ } k^-$, sans qu'il soit nécessaire de supposer une différence de mortalité embryonnaire.

Cependant, la comparaison du taux d'éclosion suivant le génotype du père suggère la possibilité d'une éclosion légèrement supérieure pour les embryons à emblument rapide. Ceci s'accorderait avec le résultat de GREDINA, citée par LANDAUER (1961).

Pour la mortalité des jeunes, elle ne diffère pas significativement, atteignant jusqu'à 10 semaines d'âge 8,38 p. 100 sur 4 643 animaux à « emblument lent » des deux sexes et 7,7 p. 100 sur 4 710 à « emblument rapide ». Celle des poulettes K^- entre 10 semaines et 1 an d'âge est de 19,6 p. 100 sur 1 453 mises en poulailler, contre 21,7 p. 100 pour 1 467 poulettes k^- ($\chi^2 = 1,881$, $P > 0,10$).

2. Poids à 8 semaines

Il n'y a pas de différence significative, dans l'ensemble, pour les poids à 8 semaines, soit des mâles Kk comparés aux kk , soit des femelles K^- comparées aux k^- . Les résultats (tabl. 15) portent sur la souche *Jouy*, et sur la souche 303, plus lourde.

Une comparaison des variances intra-années de chaque génotype dans la souche *Jouy* montre qu'il n'y a pas de différence chez les femelles ($F = 1,151$ avec 836 degrés de liberté pour chacune des variances). Par contre, les mâles à emblument lent sont significativement plus hétérogènes que ceux à emblument rapide. Leurs variances respectives sont en effet 46 750 et 17 470, avec 793 degrés de liberté pour chacune, d'où un rapport égal à 2,676 ($P < 0,001$). Ce résultat est en accord avec celui de HURRY et NORDSKOG (1953) et ceux de GLAZENER et JULL (1946), de GODFREY et FARNSWORTH (1952) réanalysés par les premiers auteurs, et de GOODMAN et MUIR (1965).

Cette différence de variance n'est donc pas un phénomène isolé.

TABLEAU 15

Poids à 8 semaines des animaux à emblument rapide et lent

Souche et type de croisement	Mâles					femelles				
	Nbre de couples	Poids moyen (g)		<i>t</i>	Signification	Nbre de couples	Poids moyen (g)		<i>t</i>	Signification
		Kk	kk				K^-	k^-		
<i>Jouy</i>										
$Kk \times k^-$	807	759,3	757,3	+ 0,133	N. S.	851	645,5	650,2	- 1,243	N. S.
$Kk \times K^-$	—	—	—	—	—	170	628,5	625,8	+ 0,329	N. S.
<i>303</i>										
$Kk \times k^-$	117	1113,7	1113,7	0,00	N. S.	103	965,6	950,8	+ 1,264	N. S.
$Kk \times K^-$	—	—	—	—	—	78	1 068,2	1 037,0	+ 0,963	N. S.

3. *Autres caractères*

Il n'y a de différence visible pour aucun des autres caractères enregistrés : âge au premier œuf, nombre d'œufs pondus jusqu'à 10 mois d'âge, poids des œufs, poids des poules à 10 mois (tabl. 16). Ces données se rapportent seulement à la souche *Jouy*.

TABLEAU 16

Age au 1^{er} œuf, nombre d'œufs, poids des œufs et poids corporel de poules K⁻ et k⁻
(Croisements $Kk \times k^-$ et $Kk \times K^-$ réunis)

Caractère	Nombre de couples	Valeur moyenne		<i>t</i>	Signification
		K ⁻	k ⁻		
Age au 1 ^{er} œuf (jours)...	901	170,6	170,1	- 0,330	N. S.
Nombre d'œuf.....	840	45,05	46,15	- 1,180	N. S.
Poids moyen des œufs (g)	285	50,97	51,20	- 0,671	N. S.
Poids corporel à 10 mois (g)	520	1 887,0	1 885,0	+ 0,222	N. S.

On peut seulement noter une légère supériorité des poules *k⁻* pour le nombre d'œufs pondus. Sa vérification nécessiterait des données complémentaires.

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

I — *Le problème de la pléiotropie*

Le premier enseignement à dégager de ce qui précède est l'existence de variations quantitatives, associées à tous les loci étudiés.

La généralité de ces « associations » est manifeste, mais le terme employé ne préjuge en rien de leur nature génétique. S'agit-il d'effets pléiotropiques des gènes étudiés, ou bien de linkages relativement étroits entre les loci correspondant et d'autres, affectant les critères quantitatifs?

Sur notre matériel animal, il est impossible de donner une réponse absolument certaine à cette question. La méthode la plus sûre serait le maintien de familles consanguines en ségrégation au locus envisagé. FISHER (1949), dans sa « théorie de l'inbreeding » et des « jonctions », prévoit la longueur d'un segment chromosomique entourant le locus en question, susceptible de persister à l'état « hétérogène » dans une lignée soumise, pendant un nombre donné de générations, à une consanguinité systématique. Ce nombre doit être considérable pour que le segment resté non fixé soit suffisamment réduit. Ceci, ajouté aux difficultés d'élevage inhérentes à la consanguinité et au maintien de lignées de faible effectif sur un laps de temps aussi long, rend la méthode impraticable pour les volailles.

Cependant, la pléiotropie est hautement vraisemblable dans certains cas, et d'abord pour la différence de fertilité au locus R, trouvée par COCHEZ (1961), puis CRAWFORD et MERRITT (1963), vu l'importance de la différence trouvée pour ce caractère depuis de nombreuses générations, et l'existence de la même association dans plusieurs souches indépendantes les unes des autres quant à leur origine.

De même, les différences dont nous avons fait état n'ont apparemment pas diminué en une dizaine de générations. Pour le « blanc récessif », nous avons déjà cité des observations d'autres auteurs, dans le même sens que les nôtres, relativement au poids à 8 semaines. Dans nos propres données, la différence de croissance entre les mâles à crête en rose et ceux à crête simple se retrouve également dans des échantillons de plusieurs souches. Dans ces cas, s'il y avait linkage, il faudrait qu'il se retrouve toujours dans le même sens chez diverses populations, ce qui est peu vraisemblable. On peut dire la même chose de la différence de variance pour la croissance en poids liée au locus K.

Concernant plus particulièrement les correspondances entre la croissance et des gènes inhibant ou réduisant la pigmentation, il est intéressant de mettre en regard tous les résultats connus chez les oiseaux domestiques. Chez le dindon, il existe un « blanc récessif », qui a été trouvé, lui aussi, associé à une réduction de la vitesse de croissance (BUSS, 1960). Chez la poule, les deux gènes « blanc dominant » (I) et « blanc récessif » (c) réduisent légèrement la vitesse de croissance pondérale. Lorsqu'il y a interaction avec d'autres loci, il semble que l'importance des différences pour la croissance aille de pair avec celle des différences de pigmentation. SMITH et NORDSKOG (1963) trouvent un écart de poids entre animaux *Ii* et *ii* dans deux lignées à noir étendu (E) et absence de barrure (b), mais pas dans deux autres lignées possédant la barrure (B) ou le gène de dilution du noir (Bl) : or, c'est précisément dans les deux premières que le contraste de pigmentation entre animaux avec et sans blanc dominant est le plus grand. De même, JAAP et GRIMES (1956) trouvent que la plus grande « dépression » de croissance s'observe sur les individus réunissant les gènes I et E : Ce sont aussi les oiseaux chez lesquels la suppression du noir est la plus complète. Il semble qu'on puisse aussi interpréter de cette façon les résultats de WILLIAMS et al. (1959). Concernant le « blanc récessif », JEROME et HUNTSMAN (1959) et SMYTH et FOX (1961) obtiennent une différence de croissance avec des animaux colorés qui, précisément, sont à noir étendu (E ou *e*⁺). Enfin, pour la barrure liée au sexe, SMITH et NORDSKOG (1963) notent une différence de poids entre poulettes barrées et non barrées, et ceci en présence du noir étendu E, c'est-à-dire dans le cas où la réduction de pigmentation par B est maximum, alors que, sur nos données (MÉRAT, 1962) où la différence de croissance est plus faible, celle de pigmentation l'est aussi, nos animaux possédant le noir restreint (*e*), ou au plus l'extension intermédiaire de type « sauvage » (*e*⁺).

Ces remarques sont encore trop partielles pour apporter une certitude, mais nous avons voulu souligner que, jusqu'ici, leur ensemble concorde avec notre interprétation.

La question reste de toutes façons posée au locus C, d'une « présélection » possible des zygotes destinés à devenir ultérieurement de plus ou moins grande taille, différente pour les Cc et les cc, étant données les divergences entre ces deux groupes pour le stade de mortalité embryonnaire maximum.

Une confirmation ultime de la pléiotropie serait à trouver dans la compréhension

des effets physiologiques des gènes. Pour l'instant les points de repère dont nous disposons ne permettent guère que des spéculations. L'effet caractérisant le gène « crête en rose » est morphologique, y compris une action sur la largeur du crâne (FISHER, 1938). La liaison avec la fertilité, la motilité des spermatozoïdes, la légère différence d'action sur la croissance suivant le sexe, le comportement sexuel, pourraient suggérer, d'autre part, le déplacement d'un équilibre hormonal.

Pour la pigmentation, l'observation peut-être la plus proche de l'effet « primaire » concerne le gène « blanc dominant » : C'est celle d'un décalage dans le moment d'apparition des mélanocytes chez l'embryon (NIETHAMMER, 1965).

On sait les besoins plus grands en riboflavine des embryons à duvet coloré (BERNIER et COONEY, 1954). Il est connu, d'autre part, que les duvets très mélanisés sont plus courts que les autres (KABYSTINA et PETROV, 1935, cités par HUTT, 1949).

La question d'un aspect hormonal est posée, par ailleurs, avec la différence que nous trouvons dans les poids des thyroïdes et peut-être des surrenales, entre animaux à blanc récessif et colorés. On peut remarquer que des *minorques noires* sont apparues à LANDAUER (1954) plus sensibles aux injections d'insuline que des *Leghorns blanches*. Une différence parallèle était obtenue par ACTON et BOSE, cités par MILLOT (1952) entre des lapins himalayens noirs et albinos. Selon les mêmes auteurs, les lapins albinos sont plus sensibles que les pigmentés à une hyperglycémie. Quelques observations, sur de petits nombres d'animaux, suggéreraient une différence de métabolisme basal liée à la coloration chez le cobaye et chez le rat (ROBINSON, 1965), et peut-être certaines différences de comportement et d'activité (KEELER et KING, 1941, 1942). Ces observations sur d'autres espèces sont très fragmentaires, et leur rapprochement n'est fait ici qu'à titre de suggestion. D'autres éléments devraient d'ailleurs être intégrés dans une interprétation complète : origine métabolique des mélanines, sensibilité de la coloration du plumage vis-à-vis de la thyroxine (JUHN, 1945), parenté des mélanophores, de par leur provenance, avec des cellules nerveuses (HUTT, 1949).

II — La « valeur sélective » et sa complexité

L'existence de variations quantitatives multiples associées à divers loci ou fragments chromosomiques d'étendue restreinte rend vraisemblable, *a priori*, une certaine complexité de la « valeur sélective » attachée à chacun. Nous prenons ici, ce terme non du point de vue de la seule « sélection naturelle », mais par rapport à l'effet combiné d'une élimination spontanée toujours présente, et du choix exercé par l'éleveur.

1. Quant aux relations de dominance, plusieurs effets franchement défavorables associés aux loci étudiés par nous se révèlent récessifs. Il en est ainsi du gène R dans son influence défavorable à la fertilité des mâles (COCHEZ, 1951 ; CRAWFORD et MERRITT, 1963), alors qu'il est dominant en ce qui concerne la forme de la crête. La « valeur sélective » globale, dans nos conditions, est d'ailleurs nettement inférieure pour le génotype RR comparé à Rr, comme l'atteste leur proportion parmi les reproductrices. Au locus C, la moins bonne éclosion des mères cc ne se retrouve pas dans les autres génotypes. Pour la croissance pondérale, SMYTH et FOX (1963) ne constatent pas de différence entre animaux CC et Cc : Les uns et les autres sont supérieurs aux homozygotes cc. Ici encore, la croissance moins bonne liée à c, que l'on peut supposer défavorable, est récessive.

FISHER (1938) a fait remarquer l'anomalie apparente constituée par la dominance d'un bon nombre de gènes que, chez la poule, on peut considérer comme mutants par rapport au « type sauvage ». Il interprète ceci par une sélection des éleveurs en faveur de modificateurs de cette dominance du point de vue de l'effet visible. Nos résultats indiquent que cette modification ne s'est pas nécessairement étendue aux effets quantitatifs associés.

La récessivité d'effets défavorables est un phénomène fréquent, dont on connaît de nombreux exemples, sans parler des létaux. On peut penser, à son sujet, à une évolution de la dominance (FISHER, 1929) qui a été souvent suggérée pour des populations naturelles.

2. Nos données ne montrent pas de situation où l'hétérozygote soit supérieur aux deux homozygotes. Pour les trois loci spécialement étudiés, cela est clair si l'on détaille les effets quantitatifs caractère par caractère ; et il en serait de même si l'on voulait synthétiser les divers critères enregistrés en une sorte de « valeur quantitative d'ensemble ». Ce qui apparaît bien plutôt est une supériorité globale de l'allèle r sur l'allèle R , de C sur c , et peut être de h sur K , dans les conditions d'élevage qui sont les nôtres. Il en est de même des autres loci à effet visible que nous avons étudiés.

De cette façon, les gènes à effet « visible » envisagés diffèrent de certains systèmes de groupe sanguin, notamment du locus B , qui comporte un grand nombre d'allèles, et pour lequel une supériorité fréquente des hétérozygotes sur les homozygotes a été démontrée pour diverses caractéristiques (SCHULTZ et BRILES, 1953 ; BRILES, 1956 ; GILMOUR, 1960). Pour ces loci, chaque allèle doit déterminer la formation d'un produit différent. Les hétérozygotes ont alors une « diversité biochimique » plus grande, d'où peut-être une capacité d'adaptation plus large (HALDANE, 1954). Avec des gènes de coloration, on peut comprendre que le cas soit différent lorsque les divers allèles correspondent, plutôt, à des dosages différents d'un enzyme ; or cela a été montré, au moins, pour la série albinos chez des mammifères (GRUNEBERG, 1952).

3. Quant aux interactions entre facteurs non allèles, nous les étudions dans un article séparé.

4. Une référence à un « type sauvage », pour la poule domestique, n'est peut-être pas à l'abri de toute critique. En effet, on peut bien considérer la poule de Jungle actuelle (*Gallus Gallus Bankiva*) comme l'ancêtre prépondérant de nos volailles domestiques, mais la question a été soulevée de savoir si des apports d'espèces fossiles, aujourd'hui disparues, n'auraient pu se produire aussi (HUTT, 1949 ; VAN GINK, 1954). Ce n'est pas notre propos de discuter ici cette question. Nous retiendrons seulement que *Gallus Bankiva* peut être tenu, au minimum, pour la principale origine de nos volailles.

Relativement à ce type sauvage actuel, qui est interfertile avec nos races domestiques, il est possible, pour certains loci, spécialement parmi ceux à deux allèles connus, de définir quel est le « mutant » et quel est l'allèle « sauvage » : la poule de Jungle possède normalement les allèles C , i , e^+ , b (plumage « noir-rouge »), r , p (crête simple).

D'autre part, il n'est pas toujours aisé ou possible d'attribuer sans ambiguïté à un allèle ou à un génotype donné un « avantage » caractérisé dans nos conditions, car cet « avantage » peut dépendre de l'orientation particulière de la sélection de l'éleveur, et ne pas revêtir avec évidence une signification permanente.

Ces restrictions étant faites, il est tout de même permis de remarquer que, lorsqu'on peut désigner un allèle « sauvage » compte tenu de nos observations précédentes, et que, d'autre part, on peut attribuer à un génotype donné un « avantage » assez évident, c'est précisément à l'allèle « sauvage » qu'il revient. Tel est le cas de la meilleure fertilité associée à l'allèle *r* (crête simple), de la meilleure éclosion des mères colorées (CC ou Cc) ⁽¹⁾ ; pour plusieurs loci étudiées par nous (*C*, *i*, *b*, *r*), la mortalité des poulettes homozygotes pour l'allèle sauvage est légèrement inférieure à celle des autres génotypes. Enfin, nos résultats relatifs à la croissance peuvent s'inscrire dans ce cadre, si l'on admet qu'une croissance un peu plus rapide est sans doute avantageuse, non seulement pour l'éleveur, mais vis-à-vis de la sélection naturelle, ne serait-ce que du fait des phénomènes « sociaux » par lesquels les animaux à moins bonne croissance sont en bas de la « hiérarchie » et risquent de voir, par suite, leur maturité sexuelle retardée et leur activité reproductrice gênée (GUHL, 1953 ; WOOD-GUSH, 1955). Quant au poids des œufs, il peut être favorable du même point de vue, en ce qu'il conditionne en partie la croissance des jeunes.

L'avantage sélectif du type sauvage sur des mutants est une notion familière aux généticiens travaillant sur des espèces de laboratoire comme la drosophile ; mais il est intéressant d'en entrevoir une certaine persistance même chez une espèce domestiquée depuis longtemps, et dans des conditions assez éloignées du milieu « naturel ». Sans doute, on peut prévoir que, dans un environnement de plus en

TABLEAU I7

Différences associées aux loci r, c et k, pour divers caractères quantitatifs, en pour cent de la valeur moyenne.

Génotypes comparés	Caractère	Souche	Différences en p. 100 de la valeur moyenne
<i>Rr</i> et <i>rr</i>	Poids à 8 semaines des ♂♂	<i>Jouy</i>	1,3
	Poids à 8 semaines des ♀♀	<i>L 22</i>	3,8
	Poids des œufs	<i>Jouy</i>	1,4
	Effet maternel sur le poids à 8 sem. ♂♂ ⁽²⁾ ..	<i>Jouy</i>	6,8
	Effet maternel sur le poids à 8 sem. ♀♀	<i>Jouy</i>	4,4
	Effet maternel sur le poids des œufs	<i>Jouy</i>	3,9
<i>Cc</i> et <i>cc</i>	Poids à 8 semaines des ♀♀	<i>Jouy</i>	2,0
	Poids adulte des ♀♀	<i>Jouy</i>	2,2
	Poids des œufs	<i>Jouy</i>	1,4
	Consommation alimentaire « corrigée » des pondeuses	<i>Jouy</i>	4,0
	Effet maternel sur le taux d'éclosion ⁽²⁾	<i>Jouy</i>	5,0
<i>Kk</i> et <i>kk</i> ou <i>K-</i> et <i>k-</i>	Effet maternel sur le poids à 8 sem. ♂♂ ⁽²⁾ ..	<i>Jouy</i>	6,0
	Effet maternel sur le poids à 8 sem. ♂♂	<i>303</i>	2,2
	Effet maternel sur le poids à 8 sem. ♀♀	<i>Jouy</i>	4,6
	Effet maternel sur le poids à 8 sem. ♀♀	<i>303</i>	3,7

⁽¹⁾ Pour le taux d'éclosion des embryons, nous avons vu qu'il ne paraît pas différer globalement, quoique les stades de mortalité soient peut-être différents pour les zygotes colorés et blancs.

⁽²⁾ Cf. MÉRAT, 1967 b.

plus « artificiel », vis-à-vis des critères assez particuliers de l'éleveur, la situation pourrait parfois s'inverser : nous avons cité nos résultats sur la consommation alimentaire moindre des poules à blanc récessif comparées aux colorées.

Nous tendons à rejoindre ici les considérations précédentes sur la pléiotropie. Si le « type sauvage » semble avantagé en règle générale, on peut penser que c'est par suite d'effets pléiotropiques défavorables liés à l'allèle « mutant ». Cependant, on pourrait à la rigueur concevoir aussi une sélection naturelle favorisant non pas un allèle, mais une association de gènes étroitement liés (1).

Dans ce qui précède, nous avons voulu décrire en détail les divers aspects de la valeur sélective associée à certains loci. Leur complexité augmente en prenant en considération les effets maternels. Ceux-ci font l'objet d'une étude séparée.

5. D'un point de vue pratique, nos résultats montrent la portée économique possible de certains gènes à effet « extérieur » responsables de caractères raciaux. Le tableau 17 indique l'importance des différences observées, en pourcentage de la valeur moyenne.

L'ordre de grandeur de ces différences ne justifierait pas, en général, d'introduire un allèle nouveau dans une souche hautement sélectionnée, mais ce qui précède peut être un guide pour déterminer le « standard » extérieur de nouvelles souches à créer, ou pour orienter la fixation de caractères visibles variables dans une population, comme il y en a presque toujours. Cela peut pratiquement être fait sans diminuer la pression de sélection directe sur les caractères économiques, en limitant le choix aux coqs ; et, de toute façon, il n'y a qu'à y gagner lorsque les performances d'un troupeau « plafonnent » malgré la sélection, ce qui n'est pas exceptionnel.

Il pourra naturellement y avoir, pour un locus donné, à peser le « pour » et le « contre ». Ainsi, l'allèle *c* s'est révélé, dans notre population, désavantageux, au moins pour la croissance des poulettes, le poids des œufs et le taux d'éclosion des mères. Cependant, on pourrait envisager d'utiliser des pondeuses à blanc récessif s'il se confirme que leur consommation alimentaire est sensiblement diminuée, à poids et ponte équivalents. Ceci nécessiterait évidemment une étude aussi détaillée que possible des autres aspects de la production et de la vitalité.

D'autres considérations que les performances meilleures associées à un allèle peuvent d'ailleurs intervenir et s'opposer pratiquement à sa fixation : ainsi, actuellement, malgré leur léger désavantage pour la croissance en poids, on recherche plutôt sur le marché des poulets blancs, dont la présentation extérieure est appréciée. De même, l'effet néfaste du gène *R* sur la fertilité des mâles conduirait logiquement à le remplacer par son allèle *r*, mais la crête en rose est un caractère des souches *Wyandotte*, que des sélectionneurs veulent conserver. Il est bon, de toute façon, de savoir aussi complètement que possible quels avantages ou inconvénients vont de pair avec tel ou tel gène, ne serait-ce que pour essayer d'y remédier par les conditions d'élevage. D'autre part, les préférences du marché, comme celle sur les poulets blancs, peuvent varier avec le temps.

Des considérations comme celles qui précèdent sont d'abord, *a priori*, applicables à une population bien déterminée. Cependant, nous avons vu qu'une plus grande généralité apparaît, au moins dans certains cas. D'autre part, le choix entre deux allèles pourra, bien entendu, dépendre des conditions d'élevage et du but poursuivi. Pour reprendre l'exemple du blanc récessif, si la consommation alimen-

(1) HASKELL (1961) note, en plus, la possibilité de linkage entre des gènes à effet analogue.

taire moindre que nous avons notée est un fait général, cela peut représenter un gain, non peut-être en élevage au sol, où des phénomènes « sociaux » et la vitalité des animaux ont plus d'importance, mais dans un milieu plus « conditionné » et plus « protégé ».

Reçu pour publication en novembre 1966.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE « SELECTIVE VALUE »
ASSOCIATED WITH SOME GENES OF THE DOMESTIC FOWL :

I. QUANTITATIVE DIFFERENCES RELATED TO THE INDIVIDUAL GENOTYPE

We have investigated the quantitative differences which might be associated with three loci of the domestic fowl : R/r (rose comb/single comb) ; C/c (presence/absence of melanin in the plumage) ; K/k (late/early feathering).

The main population thus analyzed was kept segregating at these loci. For each locus were coupled kindred males and females of the two compared genotypes (e. g. Cc and cc). They were hatched out and bred together.

The means were compared by the « pair method ».

The observations recorded are growth rate, number of eggs laid, egg traits, hatching and mortality rates, weights of some organs.

As for Rr (rose comb) and rr (single comb) genotypes, 8 week weights of cockerels and egg weights were different in the main population and probably in two other ones : single-comb male chicks weighed about 10 g more (1,4 p. 100) than their rose-comb kindred, and rr pullets laid heavier eggs (1 g more) than Rr ones. There was no difference in egg number, hatching and mortality rates.

There is a deficiency in « selective value » of RR females : among the rose-comb hens issued from the cross $Rr \times Rr$ and progeny-tested, there are much less RR offspring than expected (1/3). We cannot yet determine what this is due to, but the cause seems not to be a difference in laying rate or growth rate.

As for the C locus, embryonic mortality after the 18th incubation day was somewhat higher in coloured zygotes (Cc) than in cc ones. There might be a reverse difference before the 18th day, for the proportion of the two phenotypes at hatching was very close to balance. Cc mortality remained higher at the beginning of the chicks' lives, but this difference could not be noticed any more in adult hens — or was slightly reversed. The eight-week weights of coloured chickens were higher than their white kindred's (13 g, i. e. 1.5 p. 100). This was more significant in females (probability = less than 0.001) which seems in accordance with other authors.

Cc adult hens weighed in average 40 g more than cc hens. The eggs laid by the former weighed about 1 g more. However, there was no noticeable difference in laying rate.

Thyroid weights of coloured birds were higher.

Feed consumption of cc layers seemed lower than Cc 's : a sample of cc hens, corrected for weights of birds and eggs and weight gain, ingested 4 p. 100 less food than their Cc sisters.

No difference was found between CC and Cc genotypes, either in direct performance or in the proportion of CC and Cc progeny of $Cc \times Cc$ crossed fowl.

As for K locus, no difference was found between the genotypes, with the exception of a greater heterogeneity in eight week weights of Kk males.

Our results are discussed from the following view-points : the possibility of pleiotropic effects of these genes ; the various aspects of the « selective value » associated with each gene in artificial selection ; and their possible practical consequences.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERNIER P. E., COONEY T., 1954. Black down color and riboflavin deficiency in embryos of the domestic fowl. *Xth. World's Poultry Congr.*, Edinburgh 1954, Section Papers, 66-71.
- BOHREN B. B., JONES D. R., 1964. A test for linkage of the loci for dominant white and barring with loci controlling growth rate in the fowl. *Brit. Poultry Sci.*, 5, 299-306.

- 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.
- BRILES W. E., 1956. Superiority of birds heterozygous for blood group genes. *5th Poultry Breeders Roundtable*, 32-53. De Kalb agric. assoc. Inc., Sycamore, Ill.
- BRILES W. E., 1963. Current status of blood groups in domestic birds. *Z. Tierzücht. Zücht. biol.*, **79**, 371-391.
- BUSS E. G., 1960. The influence of six genes affecting feather color on the 24-week body weight of turkeys. *Poultry Sci.*, **39**, 1238-1239. (abstr.).
- COCHEZ L. P., 1951. Un facteur d'infertilité, équilibré par la sélection, chez la *Wyandotte blanche*. IX^e Congrès d'Aviculture, Paris 1951, Rapports Officiels, vol. 1, 81-88, Discussion des rapports, 90-91.
- COCK A. G., 1956. Segregation of hypostatic colour genes within inbred lines of chicken. *Poultry Sci.*, **35**, 504-515.
- COLLINS W. H., HUBBARD W., 1958. Influence of plumage color on hatching ratio and growth rate in chickens. *Poultry Sci.*, **37**, 69-77.
- COLLINS W. H., HUBBARD W., LANG B. J., ZERVAS N. P., 1961. Comb type and body weight of chickens. *Poultry Sci.*, **40**, 824-826.
- COLLINS W. H., LANG B. J., STONE H. A., ZERVAS N. P., SAEDEH H. K., 1963. Performance of single and heterozygous pea-combed broiler chickens in different brooding environments. *Poultry Sci.*, **42**, 1260 (abstr.).
- CRAWFORD R. D., MERRITT E. S., 1963. The relationship between rose comb and reproduction in the domestic fowl. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **5**, 89-95.
- CRAWFORD R. D., SMYTH J. R., 1964. Studies of the relationship between fertility and the gene for rose comb in the domestic fowl. 2. The relation between comb genotype and duration of fertility. *Poultry Sci.*, **43**, 1018-1026.
- CRAWFORD R. D., SMITH J. R., 1965. The influence of comb genotype on mating behavior in the domestic fowl. *Poultry Sci.*, **44**, 115-121.
- FISHER R. A., 1929. *The genetical theory of natural selection*. Dover Publications, London.
- FISHER R. A., 1938. Dominance in poultry: Feathered feet, rose comb, internal pigment and pile. *Proc. r. Soc. Ser. B*, **125**, 25-48.
- FISHER R. A., 1949. *The theory of inbreeding*. Oliver and Boyd, London.
- FOX T. W., CRAWFORD R. D., SMYTH J. R. Jr., 1964. Rose comb, an example of operational overdominance in the domestic fowl. *Genet. Res., Cambr.*, **5**, 379-383.
- GILMOUR D. G., 1960. Blood groups in chickens. *Brit. Poultry Sci.*, **1**, 75-100.
- GLAZENER E. W., JULL M. A., 1946. Rate of feathering and 10 week body weight observations in strains differing in shank length. *Poultry Sci.*, **25**, 433-439.
- GODFREY G. F., FARNSWORTH G. M. Jr., 1952. Relation of the sex-linked rapid feathering gene to chick growth and mortality. *Poultry Sci.*, **31**, 65-68.
- GOODMAN B. L., MUIR F. V., 1965. The influence of comb and feathering phenotypes on body weight and dressing percentage. *Poultry Sci.*, **44**, 644-648.
- GRIESBACH L., 1961. Body weights of gold and silver segregates in chicken broilers. *Poultry Sci.*, **40**, 1763-1764.
- GRUNEBERG H., 1952. *The genetics of the mouse*. 2^e éd. Martinus Nijhoff, La Haye.
- GUHL A. M., 1953. Social behavior of the domestic fowl. *Tech. Bull. Kansas agric. exper. Stn.*, **73**.
- HALDANE J. B. S., 1954. *The biochemistry of genetics*. Allen & Unwin, London.
- HALE R. W., 1952. Rapid early feathering of chickens. *The research and experiment record of the Ministry of Agriculture, Northern Ireland*, 1952, p. 38-46.
- HASKELL G., 1961. Further evidence against pleiotropic gene action in correlated responses to selection. *Genetica*, **30**, 140-151.
- HAYS F. A., SPEAR E. V., 1951. Relation of the sex-linked gene S₁ for rapid chick feathering and age at sexual maturity in *Rhode Island Red* pullets. *Poultry Sci.*, **30**, 625.
- HURRY H. F., NORDSKOG A. W., 1953. A genetic analysis of chick feathering and its influence on growth rate. *Poultry Sci.*, **32**, 18-25.
- 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.
- HUTT F. B., 1964. A quest for linkage and pleiotropic effects of 8 loci that determine breed characteristics in the fowl. *Poultry Sci.*, **43**, 1 332. (abstr.).
- JAAP R. G., GRIMES J. F., 1956. Growth rate and plumage color in the fowl. *Poultry Sci.*, **35**, 1264-1269.
- JEROME F. N., SLINGER S. J., HUNTSMAN C. M., PEPPER W. F., 1956. The relationship between dominant white and growth of chicks. *Poultry Sci.*, **35**, 488-489.
- JEROME F. N., HUNTSMAN C. M., 1959. A comparison of the growth rate of colored and recessive white chicks. *Poultry Sci.*, **38**, 238-239.
- JUHN M., 1945. Pattern reversal in the plumage of thiouracil-treated hybrid fowl. *J. Hered.*, **36**, 355-356.

- KAN J., MANASCO B. D., GYLES N. R., SMITH R. M., 1959. The effect of comb type genotypes on six metric traits in a population of meat-type chickens. *Poultry Sci.*, **38**, 826-827.
- KEELER C. E., KING H. D., 1941. Multiple effects of coat colour genes in the *Norway* rat, with special reference to the marks of domestication. *Anat. Rec.*, **81**, 48-49.
- KEELER C. E., KING H. D., 1942. The taming effect of coat colour genes in the *Norway* rat. *Genetics*, **27**, 151.
- LANDAUER W., 1954. On the chemical production of developmental abnormalities and of phenocopies in chicken embryos. *J. cell. comp. Physiol.*, **43**, 261-305.
- LANDAUER W., 1961. The hatchability of chicken eggs as influenced by environment and heredity. *Monogr. University of Connecticut agric. exper. Sta.*
- LOWE R. C., WILSON S. P., HARRINGTON R. B., 1965. Association of some qualitative and quantitative traits in chicken. *Poultry Sci.*, **44**, 106-112.
- MCDONALD M. W., 1958. Methionine supplements in chicken diets. III. The biochemical differences in sulphur amino-acid metabolism between *White Leghorns* and *Australorps*. *Austral. J. agric. Res.*, **9**, 161-169.
- MÉRAT P., 1958. Génétique factorielle et production chez les volailles. 1. Plumage « herminé » ou « sauvage » : relation avec la croissance en poids. *Ann. Zootech.*, **7**, 123-142.
- MÉRAT P., 1962. Quelques relations entre caractères extérieurs à hérédité simple et productivité. *Proc. XIIth World's Poultry Congr. Sydney.*, Section papers, 71-76.
- MÉRAT P., 1965 a. Effet lié au gène C de coloration du plumage de la poule domestique sur la croissance en poids. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **5**, 317-319.
- MÉRAT P., 1965 b. « Effet maternel » lié au gène R de forme de la crête sur la croissance des jeunes chez la poule domestique. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **5**, 321-322.
- MÉRAT P., 1965 c. Différence de croissance liée au gène R chez les coqs. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **5**, 399-401.
- MÉRAT P., 1967 a. Contribution à l'étude de la « valeur sélective » associée à quelques gènes chez la poule domestique : Interactions entre loci différents pour des caractères quantitatifs. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.* (sous presse).
- MÉRAT P., 1967 b. Contribution à l'étude de la « valeur sélective » associée à quelques gènes chez la poule domestique : Effets maternels. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.* (sous presse).
- MÉRAT P. Contribution à l'étude de la « valeur sélective » associée à quelques gènes chez la poule domestique : Locus R. phénomènes sélectifs au niveau des gamètes. (à publier).
- MILLOT J., 1952. *Biologie des races humaines*. A. Colin, Paris.
- 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.
- NIETHAMMER J., 1965. Zur Wirkung der Farb inhibitors beim *Weissen Leghorn* (*Gallus domesticus* L.). *Zool. Jb. Physiol.*, **71**, 257-260.
- PETITJEAN M. J., COCHEZ L. P., 1966. A propos de la subfertilité de coqs homozygotes pour le gène « R ». *C. R. XIII^e Congrès Mondial d'Aviculture*, Kiev, 125-130.
- PLUMART P. E., MUELLER C. D., 1954. Effect of sex-linked early feathering on plumage from 6 to 12 weeks of age. *Poultry Sci.*, **33**, 715-721.
- PROD'HOMME J., MÉRAT P., 1965. Consommation alimentaire chez des pondeuses de génotype Cc et cc issues de plusieurs familles. *Ann. Zootech.*, **14**, 341-350.
- PUNNETT R. C., 1930. Some experiments concerning fecundity. *Rep. of Proc. IVth World's Poultry Congr.* London, 34-37.
- RICARD F. H., 1961. Note sur les méthodes d'estimation de l'angle de poitrine des poulets de chair. *Ann. Zootech.*, **10**, 69-72.
- ROBINSON R., 1965. *Genetics of the Norway rat*. Pergamon Press, Oxford.
- SAEKI Y., KATSURAGI T., 1961. Effect of early and late feathering gene on growth in *New Hampshires*, *Leghorns* and their crossbreds. *Poultry Sci.*, **40**, 1612-1616.
- SCHULTZ P. T., BRILES W. E., 1953. The adaptive value of blood group genes in chickens. *Genetics*, **38**, 34-50.
- SHERIDAN A. K., Mc DONALD M. W., 1963. The relationship between feathering and body weight in broiler chickens. *Poultry Sci.*, **42**, 1468-1471.
- SIEGEL P. B., DUDLEY D. S., 1963. Comb type, behavior and body weight in chickens. *Poultry Sci.*, **42**, 516-522.
- SMITH J. H., 1961. Relationship between comb type and growth rate in broilers. *Poultry Sci.*, **40**, 1459 (abstr.).
- SMITH L. T., NORDSKOG A. W., 1959. The development of inbred lines segregating for visible single gene effects. *Poultry Sci.*, **38**, 1247. (abstr.).
- SMITH L. T., NORDSKOG A. W., 1963. Studies on dominance and pleiotropy using segregating inbred lines of fowl. *Genetics*, **48**, 1141-1152.
- SMYTH J. R., FOX T. W., 1961. The effect of recessive white on growth rate in the fowl. *Poultry Sci.*, **40**, 810-811.

- SMYTH J. R., FOX T. W., 1963. The effect of CC, Cc and cc plumage color genotypes on body weight in the fowl. *Poultry Sci.*, **42**, 1441-1445.
- VAN GINK C. S. Th., 1954. The importance of further investigation into the origin of the domestic fowl. *Xth. World's Poultry Congr.* Edinburgh, Section papers, 1-2.
- WARREN D. C., PAYNE L. F., 1945. Influence of the early feathering gene upon a chick's growth rate. *Poultry Sci.*, **24**, 191-192.
- WILLIAMS J. D., KRUEGER W. F., QUISENBERRY J. H., 1959. The effect of plumage color genes on growth in broilers. *Poultry Sci.*, **38**, 1260 (Abstr.).
- WESSELS J. P. H., 1963. Relationship between known genetic factors and certain economically important characters of fowls. *S. Afr. J. agric. Sci.*, **6**, 233-237.
- WOOD-GUSH D. G. M., 1955. The behaviour of the domestic chicken. A review of the literature. *Brit. J. anim. Behav.*, **11**, 81.
-