

GÉNÉTIQUE DE LA COULEUR DE LA TOISON DES RACES OVINES FRANÇAISES SOLOGNOTE, BIZET ET BERRICHONNE

J.-J. LAUVERGNE

avec la collaboration technique de P. RAFFIER*

Département de Génétique animale,
Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A.,
78350 Jouy en Josas (France)

* Professeur technique adjoint,
Lycée agricole de Clermont-Ferrand-Marmilhat,
63370 Lempdes (France)

RÉSUMÉ

L'analyse de croisements réalisés entre les trois races ovines françaises *Berrichonne* (blanche), *Bizet* (toute noire à la naissance avec une liste blanche en tête) et *Solognote* (toute rouge à la naissance) a tout d'abord montré que les dessins blancs observés, bien que parfois assez différents, étaient dus à l'action d'un seul gène. Ce mutant donne sur fond noir le dessin dit points blancs (liste blanche en tête, extrémités des pattes et de la queue blanches) alors que, sur fond rouge, il donne une panachure irrégulière avec assez de blanc. Ce gène est, en outre, dominant à pénétrance incomplète (50 p. 100) chez l'hétérozygote sur fond noir alors que, sur fond rouge, il donne à l'état hétérozygote la panachure irrégulière (avec une pénétrance totale ou subtotale) et une coloration presque toujours totalement blanche chez l'homozygote. Ce comportement particulier du mutant que nous avons appelé S^b (b pour *Bizet*) n'avait, à notre connaissance, pas encore été mis en évidence explicitement. Ce mutant existe avec le même comportement dans d'autres races comme l'*Islandais*.

Avec l'utilisation en croisements sur le *Bizet* et le *Solognot* d'un bélier *Finnois* présentant le phénotype mouflon noir (noir à ventre blanc) on a pu montrer chez le Mouton l'existence probable de deux séries alléliques capables de contrôler la coloration proprement dite (c'est-à-dire la répartition des deux pigments mélaniques : noir ou rouge).

— La série d'*Extension*, qui comporte deux allèles dont l'un E^d est dominant sur l'allèle normal E^+ et entraîne épistatiquement la généralisation du noir sur tout le corps. Le *Bizet* est homozygote pour cet allèle.

— La série *Agouti*, dont l'action n'est décelable qu'en présence de l'allèle récessif de la série d'*Extension* à l'état homozygote (E^+E^+). On y distingue trois termes : A^{wh} : rouge ; A^w : mouflon noir ; a : noir.

La série d'*Extension* avait déjà été pressentie par certains auteurs mais des preuves définitives de son existence manquaient encore. La série *Agouti* avait été déjà, quant à elle, bien caractérisée, chez le mouton *Islandais* en particulier.

Les formules des trois races françaises étudiées pourraient alors s'écrire :

$E^+E^+A^{wh}A^{wh}S^bS^b$ pour le *Berrichon*

$E^+E^+A^{wh}A^{wh}S^+S^+$ pour le *Solognot*

$E^dE^dA^{wh}A^{wh}S^bS^b$ pour le *Bizet*

La formule du bélier *Finnois* étant $E^+E^+A^w a S^b S^b$.

En admettant qu'un certain nombre de races blanches de moutons sont de formule $E^+E^+A^{wh}A^{wh}S^bS^b$ (comme le *Berrichon*) on explique facilement que le noir ait pu être considéré comme récessif, non pas d'un autre mutant de pigmentation, mais du blanc. Il suffit, en effet (A^{wh} étant dominant sur tous les autres termes de la série *Agouti*) que quelques gènes récessifs a existent dans la race blanche en question. Dès qu'ils se rencontrent pour donner un homozygote aa le gène de panachure change de comportement et révèle le noir avec, au plus, une liste blanche. Au contraire, dans des croisements avec des races noires à points blancs portant le noir dominant ($E^aE^a, A^?A^?S^bS^b$) le blanc se comportera apparemment comme un récessif par rapport au noir par le jeu de l'épistasie de E^a sur tous les termes de la série *Agouti*, y compris le rouge A^{wh} .

INTRODUCTION

Après avoir abordé l'étude de la couleur noire dans la race *Bleu du Main* (LAUVERGNE, 1961, 62), nous nous sommes intéressé aux différences pour les gènes de coloration entre les 2 races ovines *Berrichonne* et *Solognote* (LAUVERGNE, 1969).

Nous proposons maintenant une interprétation génétique plus complète des colorations de la toison des deux dernières races citées et de la race *Bizet*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les trois races françaises étudiées ont des génotypes colorés bien connus et bien fixés : le *Solognot* naît entièrement rouge, le *Bizet* naît tout noir avec une liste en tête, le bout de la queue et des pattes blanc, le *Berrichon* naît tout blanc et reste blanc. Chez le *Solognot* et le *Bizet* on observe, en outre, avec l'âge une canitie progressive de la toison laineuse cependant que les extrémités couvertes de poils gardent leur couleur originale et que quelques poils colorés se maintiennent dans la toison (cf. QUITTET, 1965). Les aires de dominance de ces races en France sont indiquées sur la figure 1.

Les croisements ont été, pour l'essentiel, réalisés sur la troupe expérimentale du Lycée agricole de Marmilhat à Lempdes, près de Clermont-Ferrand (P.-de-D.), à laquelle on a adjoint quelques animaux acquis par le Département de Génétique animale de l'I. N. R. A. (2 béliers et une dizaine de brebis).

Au départ, en 1965, le plan de croisement ne comprenait que les deux races *Berrichonne* et *Bizet*. Ce plan de croisement s'est élargi après qu'en 1968 on ait acquis un bélier *Finnois* de phénotype noir à ventre blanc (dit mouflon noir), déterminé, selon toute vraisemblance, par un allèle de la série *Agouti* (RENDEL, 1957; ADALSTEINSSON, 1960; SEARLE, 1968). Cet animal pouvait, par conséquent, nous servir de marqueur sûr pour ce locus. Dès le printemps 1969 ce bélier était accouplé à des brebis *Bizet* à Marmilhat et, en automne de la même année, à des agnelles *Solognotes* récemment acquises et maintenues au C. N. R. Z., à Jouy en Josas.

En février 1972, le petit troupeau de Jouy était transféré à Marmilhat où un bélier *Solognot* était à son tour introduit au printemps 1973, afin de faire les comparaisons entre *Bizet* et *Solognot*.

Dans son complet développement le plan de croisement, encore en progression, s'articule autour de deux thèmes :

- accouplement entre les trois races françaises (F_1 et retours),
- accouplement entre le bélier *Finnois* et les deux races françaises pigmentées *Solognote* et *Bizet* (F_1 , retours et croisement rotatif).

Les croisements de retour ont été faits sur le parent récessif en cas de dominance complète et sur les deux parents lorsque les F_1 étaient intermédiaires. Le croisement dit rotatif a consisté à accoupler une F_1 *Finnois* × *Bizet* à des *Solognots*.

Ajoutons que, pour une partie des données de croisements entre *Berrichons* et *Solognots*, on a fait appel à des résultats observés dans les troupeaux de M. de la SELLE (Bièvre) et de l'I. N. R. A. (La Sapinière près de Bourges) et déjà utilisés dans une précédente étude, LAUVERGNE (1969). Cette analyse portait alors, sur une seule différence allélique à un locus de panachure.

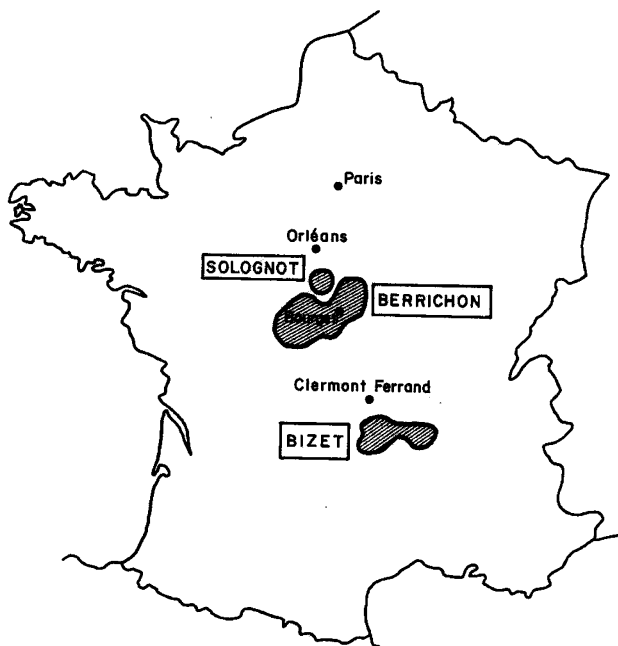


FIG. 1. — Aire de dominance en France des trois races Solognote, Berrichonne et Bizet (d'après QUITTET, 1965)

RÉSULTATS ET CROISEMENTS

I. — Les phénotypes observés

Dans les divers croisements de nouveaux phénotypes colorés sont apparus. On donne leur nomenclature et leur description ainsi que celles des phénotypes des races parentales dans le tableau 1.

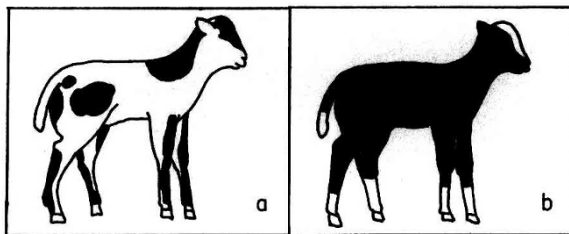


FIG. 2. — Les deux types de dessin blanc chez le Mouton

- a) *La panachure irrégulière* (animaux dits pies) : les plages blanches ont une extension variable sur tout le corps. Dans les types les plus blancs la couleur a tendance à se réfugier aux extrémités. Ce dessin s'observe sur fond rouge dans divers croisements.
- b) *Les points blancs* : Le corps reste coloré, les marques blanches se limitent à une liste en tête, au bout de la queue et des pattes. Ce dessin s'observe sur fond noir ou mouflon noir, il est, en particulier, caractéristique de la race *Bizet*.

TABLEAU I

Phénotypes observés à la naissance dans les expériences de croisement

| Nomenclature du phénotype | Description du phénotype | Races ou croisements ou le phénotype existe |
|--|---|--|
| noir à points blancs | noir avec liste blanche en tête, socquettes blanches et bout de queue blanche ⁽¹⁾ | <ul style="list-style-type: none"> - le <i>Bizet</i> - les F₁ <i>Berrichon</i> × <i>Bizet</i> - certains F₁ <i>Solognot</i> × <i>Bizet</i> - les F₁ <i>Finnois</i> × <i>Bizet</i> - certains back-cross <i>Berrichon</i> × (<i>Berrichon</i> × <i>Bizet</i>) - certains back-cross <i>Finnois</i> × (<i>Finnois</i> × <i>Bizet</i>) |
| noir | tout noir | <ul style="list-style-type: none"> - certains F₁ <i>Solognot</i> × <i>Bizet</i> - certains back-cross <i>Solognot</i> × (<i>Berrichon</i> × <i>Solognot</i>) - certains back-cross <i>Solognot</i> × (<i>Solognot</i> × <i>Bizet</i>) - certains <i>Solognot</i> × (<i>Finnois</i> × <i>Bizet</i>) - certains back-cross <i>Finnois</i> × (<i>Finnois</i> × <i>Solognot</i>) |
| mouflon noir ⁽²⁾ à points blancs | dos noir, ventre régulièrement blanc avec, parfois, des traces de rouges, marques blanches ou rouges symétriques sur la face; liste blanche en tête, socquettes et bout de la queue blanches ⁽¹⁾ | <ul style="list-style-type: none"> - le bélier <i>Finnois</i> - certains back-cross <i>Bizet</i> × (<i>Finnois</i> × <i>Bizet</i>) - certains back-cross <i>Finnois</i> × (<i>Finnois</i> × <i>Solognot</i>) |
| rouge | tout rouge | <ul style="list-style-type: none"> - Le <i>Solognot</i> - certains back-cross <i>Berrichon</i> × (<i>Berrichon</i> × <i>Solognot</i>) - certains back-cross <i>Solognot</i> × (<i>Finnois</i> × <i>Solognot</i>) |
| pie rouge | dessin blanc irrégulier sur tout le corps | <ul style="list-style-type: none"> - les F₁ <i>Berrichon</i> × <i>Solognot</i> - les F₁ <i>Finnois</i> × <i>Solognot</i> - certains back-cross <i>Solognot</i> × <i>Bizet</i> - certains <i>Solognot</i> × (<i>Finnois</i> × <i>Bizet</i>) |
| blanc | tout blanc | <ul style="list-style-type: none"> - le <i>Berrichon</i> - certains back-cross <i>Berrichon</i> × (<i>Berrichon</i> × <i>Solognot</i>) - certains back-cross <i>Solognot</i> × (<i>Berrichon</i> × <i>Solognot</i>) - certains back-cross <i>Berrichon</i> × (<i>Berrichon</i> × <i>Bizet</i>) - certains back-cross <i>Finnois</i> × (<i>Finnois</i> × <i>Solognot</i>) |

⁽¹⁾ Ces marques blanches en tête, pattes et queue ne sont pas toujours toutes présentes ni toutes bien développées, souvent, au lieu de la liste, on a seulement une étoile en tête.

⁽²⁾ En français on dit aussi noir et feu (cf. LAUVERGNE, 1971) le terme mouflon noir est la traduction du terme anglais employé par BERGE (1958) et repris par ADALSTEINSSON (1970). Dans cette langue on dit aussi reversed badger face : face de blaireau inversée, terme qui semble un peu recherché.

| N° | Parents | F ₁ | Croisements de retour | | | | χ ² (2) | |
|----|---|--|-----------------------|-------------------------|---------------------------|----------------------|--------------------|----------|
| | | | sur | Résultats | proportions testées | | | |
| 1 | Berrichon × Solognot (blanc) A ^{wh} A ^{wh} E+E+ S ^b S ^b | pie rouge A ^{wh} A ^{wh} E+E+ S+S+ | Berrichon | (Berrichon) (1) (53) | (F ₁) (29) | blanc 1 | pie rouge 1 | 7,02** |
| | | | Solognot | (Berrichon) (1) | (F ₁) (37) | blanc ou pie rouge | rouge ou noir | 4,39 NS |
| 2 | Berrichon × Bizet (blanc) A ^{wh} A ^{wh} E+E+ S ^b S ^b | (Bizet) | Berrichon | (Berrichon) (134) | (114) | 1 | 1 | 1,613 NS |
| | | | Solognot | (Solognot) (45) | noir (3) (4) | 1 | noir à pts blancs | 8,20 NS |
| 3 | Berrichon × Bizet (noir à pts blancs) A ^{wh} A ^{wh} E+E+ S ^b S ^b | (Bizet) (29) noir (28) | Berrichon | (Berrichon) (5) | pie rouge (2) | noir à pts blancs | rouge pie rouge | |
| | | | Solognot | (Solognot) (28) | noir (2) | 1 | 1 | 1 |
| 4 | Solognot × Bizet (rouge) A ^{wh} A ^{wh} E+E+ S ^b S ^b | (noir à pts blancs) A ^{wh} A ^{wh} E+E+ S ^b S ^b | Berrichon | (Berrichon) (5) | noir (2) | noir à pts blancs | rouge pie rouge | 8,20 NS |
| | | | Solognot | (Solognot) (28) | noir (2) | 1 | 1 | 1 |

(1) (Berrichon) signifie de phénotype Berrichon.

(2) NS : non significatif ; * significatif à P = 0,05 ; ** significatif à P = 0,01.

(3) Pour donner les formules des deux races Berrichonne et Solognoté on a fait abstraction de ces animaux noirs dont la présence s'explique par l'existence, en très faible fréquence, de l'allèle *a* au locus *Agouti* à côté de l'allèle dominant *A^{wh}* quasi omniprésent.

TABLEAU 3

Résultats des croisements entre un bélier Finnois « mouflon noir » à points blancs et les deux races colorées françaises, Bizet et Solognote

| N° | Parents | F ₁ | Croisement de deuxième génération | | | | Test χ^2 | χ^2 (2) |
|----|---|----------------|-----------------------------------|--|-----------------------------|-----------------------------|---------------|--------------|
| | | | sur | Résultats | Proportions testées | Test χ^2 | | |
| 5 | ♂ Finnois × Bizet (mouflon noir à pts blancs) noir à pts blancs | (Bizet) (1) | ♂ Finnois | (Bizet) (59) blanc (30) (22) | noir à pts blancs (2) | mouflon noir à pts blancs 4 | blanc 3 | 0,61 NS |
| | | | Solognot | noir (29) pie rouge (23) | noir ou noir à pts blancs 1 | pie rouge 1 | pie rouge 1 | |
| 6 | A ^{wh} a E+E+ S ^o S ^b | pie rouge | Solognot | (F ₁) (11) (Solognot) (3) | pie rouge 1 | rouge 1 | rouge 1 | 0,69 NS |
| | | | ♂ Finnois | noir (3) (F ₁) (6) (Finnois) (6) blanc (6) | noir 2 pie rouge 4 | mouflon noir à pts blancs 6 | blanc 4 | |
| 7 | ♂ Finnois × Solognot (mouflon rouge) noir à pts blancs | pie rouge | ♂ Finnois | noir (3) (F ₁) (6) (Finnois) (6) blanc (6) | noir 2 pie rouge 4 | mouflon noir à pts blancs 6 | blanc 4 | 2,29 NS |
| | | | Solognot | (F ₁) (11) (Solognot) (3) | pie rouge 1 | rouge 1 | rouge 1 | |
| 8 | A ^{wh} a E+E+ S ^o S ^b | | ♂ Finnois | noir (3) (F ₁) (6) (Finnois) (6) blanc (6) | noir 2 pie rouge 4 | mouflon noir à pts blancs 6 | blanc 4 | 4,57* |

(1) (Bizet) signifie de phénotype Bizet.

(2) NS : non significatif ; * significatif à P = 0,05 ; ** significatif à P = 0,01.

(3) Pour les proportions 9 ; 4 ; 3, se rappeler que le bélier Finnois est A^{wh}a.

Il s'agit, bien entendu des phénotypes observés à la naissance, on a fait abstraction de la canitie progressive des moutons noirs ou rouges.

Les croquis de la figure 2 permettent de faire la différence entre les deux dessins blancs : le dessin dit « points blancs » et le dessin que nous avons appelé « panachure irrégulière » ou, plus brièvement, pie.

2. — *Les ségrégations observées*

Le tableau 2 est consacré aux croisements entre les trois races françaises *Berrichonne*, *Bizet* et *Solognote*.

Le tableau 3 est consacré aux croisements entre les deux races françaises pigmentées (*Bizet* et *Solognote*) et le bélier *Finnois*.

Dans les tableaux 2 et 3 on donne également les formules géniques des différentes races en présence, telles que nous les déduisons plus loin de notre analyse, ainsi que les χ^2 pour tester nos hypothèses sur les ségrégations de deuxième génération.

INTERPRÉTATION MENDÉLIENNE DES SÉGRÉGATIONS OBSERVÉES

L'analyse successive des croisements entre les trois races françaises (tabl. 2) puis des comparaisons du bélier *Finnois* aux deux races colorées (tabl. 3) permet de sérier les problèmes :

Tout d'abord, en admettant — comme il semble raisonnable de la faire chez les Mammifères (SEARLE, 1968) — que les mutants de dessins blancs ne peuvent être allèles des mutants qui conditionnent la répartition du pigment mélanique noir ou rouge (1) on peut dégager de l'analyse des ségrégations entre *Berrichon*, *Bizet* et *Solognot* l'existence d'un facteur de panachure blanche au comportement original.

Les confrontations entre le bélier *Finnois* et les deux races pigmentées *Bizet* et *Solognote* permettent ensuite de déceler l'existence de deux séries alléliques pour le déterminisme de la pigmentation proprement dite.

I. — *Mise en évidence du comportement original d'un facteur pour le dessin blanc, d'après les résultats des croisements entre Berrichon, Bizet et Solognot*

a) *Formulation de l'hypothèse.*

Tout d'abord, à part l'apparition en back-cross de la ligne 3 (tabl. 2) de quelques animaux tout noirs que nous expliquerons plus loin, on peut admettre l'existence d'une alternative mendélienne noir/rouge. Les *Solognots* et les *Berrichons* étant rouges homozygotes, le *Bizet* étant noirs homozygotes.

Pour la génétique de la répartition du blanc ensuite que l'on s'est accordé (cf. plus haut) pour considérer comme distincte de celle de la pigmentation proprement

(1) De toute façon l'hypothèse d'un seul locus ne cadrerait pas avec les résultats du back-cross *Solognot* par (*Solognot* × *Bizet*) ligne 4 tableau 2.

dite on pourrait alors à première vue, penser qu'il y a au moins deux mutants impliqués. L'un donnerait la panachure irrégulière telle que nous l'avons étudiée entre *Solognots* et *Berrichons* (LAUVERGNE, 1969) l'autre la liste blanche en tête et les extrémités blanches aux pattes et à la queue.

Cette interprétation se heurte toutefois à certaines contradictions, en effet :

— dans la F_1 *Berrichon* \times *Bizet* (ligne 3 du tabl. 2) on n'observe aucune panachure irrégulière en F_1 alors que l'on a vu qu'en F_1 *Berrichon* \times *Solognot* tous les animaux étaient pies. En outre, en retour sur le *Berrichon* on n'observe aucun pie rouge mais seulement des blancs ou des noirs à points blancs.

— le croisement de retour de la ligne 4 tableau 2 *Solognot* \times (*Solognot* \times *Bizet*) fait apparaître des pies rouges or, le seul gène de dessin blanc introduit est celui de points blancs, porté par le parent *Bizet*.

On peut lever ces contradictions en admettant que les deux gènes de dessin blanc n'en font, en réalité, qu'un seul, dont l'action serait variable selon le fond coloré :

— sur fond rouge il donnerait, à l'état hétérozygote, de la panachure irrégulière et, à l'état homozygote du blanc (lignes 1 et 2 tabl. 2),

— sur fond noir il donnerait les points blancs à l'état homozygote et, à l'état hétérozygote, aurait une pénétrance incomplète (estimable à 50 p. 100 d'après la F_1 *Bizet* \times *Solognot* de la ligne 4 (1)).

b) Vérification de l'hypothèse.

Les tests χ^2 du tableau 2 n'infirment pas notre hypothèse. L'écart constaté à la ligne 1 est imputable à des variations d'expressivité déjà analysées (LAUVERGNE, 1969) : chez certains hétérozygotes S^bS^+ l'extension de la panachure est déjà totale, grâce à l'accumulation de modificateurs.

Cette hypothèse explique assez bien également les résultats observés dans les croisements où intervient le bélier *Finnois* qui, lui aussi, est à points blancs : deuxième générations de la ligne 5 (tabl. 3) où apparaissent des blancs, et des lignes 7 et 8 où apparaissent des pie rouges.

Il s'agit sans doute du même mutant qu'ADALSTEINSSON (1970) a isolé en Islande et qu'il nomme S_2 puis, plus tard, s (ADALSTEINSSON, 1974). Retenant le symbole S pour le locus nous proposons l'appellation S^+ pour l'allèle non muté et S^b pour l'allèle de panachure (b rappelant la race *Bizet*) : on ne peut en effet guère retenir s qui évoquerait un comportement récessif, ce qui n'est pas toujours vrai.

2. — Interprétation bifactorielle de la génétique de la couleur proprement dite, à partir des croisements où intervient le bélier Finnois

a) Formulation de l'hypothèse.

On a vu plus haut qu'il était possible de déceler entre *Bizet* et *Berrichon* ou *Solognot* une alternative mendélienne où un noir uniforme dominerait un rouge uniforme.

(1) On admet que, dans la race *Bizet*, l'homozygotie totale a été atteinte au locus S pour la formule S^bS^b , vue l'ancienneté de la sélection et l'absence de ségrégation généralement observée.

Possédant, avec le bélier *Finnois* mouflon noir, un marquage du locus *Agouti* on peut tester maintenant si cette alternative mendélienne se situe à ce locus.

Dans l'hypothèse d'une seule série allélique les phénotypes des F_1 *Finnois* \times *Bizet* et *Finnois* \times *Solognot* des lignes 5 et 7 du tableau 3 montrent que l'on doit avoir les rapports de dominance suivants : noir > rouge > mouflon noir. Or :

— dans les retours *Finnois* \times (*Finnois* \times *Bizet*) de la ligne 5, tableau 3, il apparaît des animaux tout blancs, donc porteurs du facteur pour le rouge (cf. plus haut) alors que le *Finnois* ne peut porter le facteur rouge et que le *Bizet* ne le porte pas, d'après la F_1 *Solognot* \times *Bizet* de la ligne 4 tableau 2.

— dans les retours *Finnois* \times (*Finnois* \times *Solognot*) de la ligne 8 (tabl. 3) apparaissent des noirs alors que ni le *Finnois*, ni le *Solognot* ne peuvent porter le noir.

Dans ces conditions il semble bien difficile de ranger tous les mutants de pigmentation dans une seule série allélique. Les faits que nous observons s'expliquent beaucoup plus aisément en postulant, à côté de la série *Agouti*, une série dite d'*Extension* telle que la préconisait déjà RENDEL (1957), en raisonnant par homologie avec les rongeurs.

La série *Agouti* comprendrait les trois termes, par ordre de dominance : rouge > mouflon noir > noir : A^{wh} , A^w , a selon la terminologie d'ADALSTEINSSON (1974). Les races *Berrichonne* et *Solognote* seraient homozygotes pour A^{wh} .

La série d'*Extension* comprendrait les deux termes E^a > E^+ , E^a qui donne l'extension uniforme du noir étant, en outre, épistatique sur tous les génotypes en *Agouti*. Le *Bizet* serait homozygote pour E^aE^a , les autres races seraient E^+E^+ .

b) Test de l'hypothèse.

Pour tester cette hypothèse de dihybridisme il faut savoir quelle est la formule en *Agouti* du bélier *Finnois* (1). Ce dernier peut en effet être A^wA^w ou A^wa car A^w est dominant sur a . Il faut également connaître la formule en *Agouti* des *Bizets* où E^a masque toutes les manifestations des allèles de ce locus.

— d'après les retours *Finnois* \times (*Bizet* \times *Finnois*) de la ligne 5, tableau 3, les *Bizets* ne peuvent qu'être homozygotes pour l'allèle rouge en *Agouti* car il apparaît des blancs dont le fond coloré est obligatoirement rouge (cf. plus haut). La formule colorée du *Bizet* peut donc s'écrire : $A^{wh}A^{wh}E^aE^aS^bS^b$.

— d'après les retours *Finnois* \times (*Finnois* \times *Solognot*) de la ligne 8, tableau 3, où apparaissent des tout noirs on peut considérer que le bélier *Finnois* est hétérozygote mouflon noir et noir. Sa formule colorée est donc : $A^waE^+E^+S^bS^b$.

Dans ces conditions, en supposant que le *Solognot* est $A^{wh}A^{wh}E^+E^+S^+S^+$, on obtient en deuxième génération les proportions qui sont testées par le χ^2 dans le tableau 3. On constate que les valeurs de ce test ne contredisent nulle part l'hypothèse émise.

Avec cette nouvelle conception on voit en outre que l'apparition de noirs à la ligne 2 (2) du tableau 2 sur laquelle nous ne nous étions pas arrêté précédemment s'explique aisément : certains *Solognots* et *Berrichons* sont hétérozygotes au locus *Agouti* : $A^{wh}a$.

(1) Rappelons que c'est le même bélier *Finnois* qui a été employé dans tous les croisements du tableau 2.

(2) Ces animaux noirs sont apparus seulement dans des croisements entrepris pour compléter les données que nous avions de notre première étude *Solognot/Berrichon* (LAUVERGNE, 1969).

TABLEAU 4
Correspondance entre phénotypes et génotypes dans le système trifactoriel proposé pour l'interprétation de la génétique de la couleur des croisements observés

| Génotypes pigmentés | | Phénotypes pigmentés | Génotypes au locus de panachure S | Phénotype coloré final | Remarques sur les génotypes parentaux utilisés dans les croisements |
|--|---|----------------------|--|---|---|
| Série <i>Extension</i> | Série <i>Agouti</i> | | | | |
| <i>E^dE^d</i> <i>E^dE⁺</i> | <i>A^{wh}A^{wh}</i> ou | noir | <i>S^bS^b</i> | noir à points blancs | Les <i>Bizet</i> sont <i>E^dE^dA^{wh}A^{wh}S^bS^b</i> |
| | <i>A^{wh}A^w</i> <i>A^{wh}a</i> | ou ou | <i>S^bS⁺</i> | noir à points blancs ou tout noir | |
| <i>E⁺E⁺</i> | <i>A^wA^w</i> <i>A^wa</i> <i>aa</i> | ou ou ou | <i>S⁺S⁺</i> | tout noir | Les <i>Berrichons</i> sont <i>E⁺E⁺A^{wh}A^{wh}S^bS^b</i> |
| | <i>A^{wh}A^{wh}</i> ou | rouge | <i>S^bS^b</i> | blanc par extension de la panachure | |
| | <i>A^{wh}A^w</i> <i>A^{wh}a</i> | ou ou | <i>S^bS⁺</i> <i>S⁺S⁺</i> | panaché irrégulièrement tout rouge | |
| <i>A^wA^w</i> <i>A^wa</i> | <i>A^wA^w</i> ou | mouflon noir | <i>S^bS^b</i> | mouflon noir pts blancs | Les <i>Solognots</i> sont <i>E⁺E⁺A^{wh}A^{wh}S⁺S⁺</i> Le bélier <i>Finnois</i> est <i>E⁺E⁺A^waS⁺S⁺</i> |
| | <i>A^wa</i> | ou | <i>S^bS⁺</i> | mouflon noir, uniforme ou à points blancs | |
| | <i>aa</i> | ou | <i>S⁺S⁺</i> | mouflon noir uniforme | |
| | | | noir | <i>S^bS^b</i> <i>S^bS⁺</i> <i>S⁺S⁺</i> | |

3. — *Le tableau des actions et des interactions des gènes pour la pigmentation et la panachure*

Pour fixer les idées, nous avons, dans le tableau 4, donné le schéma des interactions alléliques et génotypiques qui, selon nous, expliquent les phénotypes colorés observés.

DISCUSSION

En ce qui concerne la pigmentation ⁽¹⁾ nous l'avons vu, nos résultats sont en accord pour la série *Agouti* avec ceux obtenus déjà par ADALSTEINSSON (1960) après que RENDEL (1957) ait pressenti chez le mouton l'existence de cette série allélique pour la pigmentation, la plus constamment présente chez tous les Mammifères. SEARLE (1968) raisonne dans le même sens, bien qu'il ignore encore les travaux des deux auteurs déjà cités.

RENDEL (1957) nous l'avons vu plus haut semble aussi être le premier à avoir parlé d'homologie pour la série d'*Extension* chez le Mouton. ADALSTEINSSON (1970, 1974) lui emboîte le pas et SEARLE (*opus cité*) raisonne de la même manière.

En fait, l'existence d'un noir dit dominant à côté d'un noir dit récessif était postulé depuis très longtemps en génétique de la coloration du Mouton (cf. RAE, 1956). Très souvent toutefois le comportement en dominance du noir se faisait apparemment non pas vis-à-vis d'une couleur pigmentaire mais vis-à-vis du blanc ce qui, en génétique de la couleur des mammifères, est difficilement admissible (cf. SEARLE, cité plus haut).

En montrant que ce comportement n'est qu'un artefact et que, toutes les fois que l'on observe un tout blanc il faut se dire que l'animal en question porte le facteur pour le rouge on a pu aller un peu plus loin qu'un auteur comme HOOGSCHAGEN (1967) qui a déjà établi que les deux noirs (récessif et dominant par rapport au blanc) étaient à des loci différents. On est sûr maintenant que le « noir dominant » est épistatique sur toutes les manifestations d'au moins 3 allèles en *Agouti* (A^{wh} , A^w , a) comme le pensait déjà ADALSTEINSSON (1970).

Pour revenir plus particulièrement sur le gène de dessin blanc, son comportement dans le passé ne paraît pas avoir été explicitement, soupçonné. La solution semble cependant contenue, au moins implicitement, chez ADALSTEINSSON (1970). En montrant tout d'abord que les tout blancs portent le même facteur en *Agouti* (A^{wh}) que les rouges ou les pie rouges, cet auteur nous met tout d'abord incontestablement sur la voie d'une interaction entre un facteur de panachure et un facteur de pigmentation : les animaux à fond noir semblent incapables de devenir tout blancs par extension de la panachure. En outre l'analyse des dessins blancs parmi les moutons *Islandais* non blancs (ni rouges ni pie rouges) révèle que le dessin le plus courant, et de loin, est le patron « points blancs ». Or il n'y a aucune raison de penser — en l'absence de linkage et avec le degré de panmixie pour la couleur qui existe en Islande — que les gènes de panachure diffèrent selon le type de pigmentation mélanique.

⁽¹⁾ Rappelons que le blanc n'est pas une couleur pigmentaire mais le résultat de l'absence de pigments mélaniques.

Nous devons remarquer, au passage, que, si nous avons pu pousser si loin l'analyse c'est que nous avons eu la chance de disposer : 1) d'une race homozygote pour le rouge uniforme, $A^{wh}A^{wh} S^+S^+$: le *Solognot* ; 2) d'une race présentant le noir dominant E^aE^a avec, au locus *Agouti*, une homozygotie pour $A^{wh}A^{wh}$: le *Bizet* ; 3) d'un bélier mouflon noir hétérozygote pour le noir récessif : le bélier *Finnois*. Sans lui la seule manifestation du noir récessif aurait été dans le back-cross de la ligne 2 du tableau 2 (4 animaux sur 87).

Certaines précisions et confirmations seront apportées dans le futur lorsque tous les accouplements prévus seront réalisés. Il conviendra en particulier de revenir sur l'expressivité du gène S^b sur fond noir. Bien que nous n'ayons pas trouvé une variation aussi grande que celle des auteurs australiens comme BROOKER et DOLLING (1965) ou HAYMAN et COOPER (1965) (et cela a été, dans une certaine mesure, là encore, une chance pour nous) des écarts au phénotype assez bien fixé du *Bizet* ont été observés et demandent à être analysés plus précisément.

Reçu pour publication en octobre 1975.

REMERCIEMENTS

Ce travail n'aurait pu voir le jour sans la politique de collaboration scientifique active avec l'I. N. R. A. de la Direction du *Lycée Agricole de Clermont-Ferrand-Marmilhat* qui, depuis dix ans, a accepté de convertir partiellement sa troupe de brebis en une unité expérimentale pour l'étude de la coloration du Mouton.

Le bélier *Finnois* mouflon noir né en 1968 de parents blancs récemment importés de Finlande était la propriété de M. JACLOT, ferme de Chantemerle, Le Plessis-Belleville (Oise). Il nous a été gracieusement cédé par cet éleveur après que A. DESVIGNES (qui travaillait alors au *Département de Génétique animale* de l'I. N. R. A.) ait vu tout l'intérêt que pouvait avoir un animal présentant un tel phénotype coloré, encore inconnu en France.

Les agnelles *Solognotes* de l'expérience ont été achetées chez M. de la SELLE, Domaine de Bièvre, Marcilly-en-Gault (Loir-et-Cher) et le bélier de la même race provient de l'élevage de M. P. PINGUET, Granchamps, à Nançay par Neuvy-sur-Barangeon (cher).

Pour l'analyse des données nous remercions le Dr ADALSTEINSSON (*Institut de Recherches agronomiques*, Reykjavik, Islande) qui a mis à notre disposition son immense expérience en matière de coloration du mouton.

Nous sommes aussi redevable au Dr Melinda BURRILL (*Department of Animal Science, University of Minnesota*, St Paul, U. S. A.), d'une petite remarque qui donnait la clé de l'analyse du comportement du gène de dessin blanc.

Le Dr MÉRAT (*Génétique animale I. N. R. A.*), enfin, a relu en détail le manuscrit et suggéré des corrections fort justifiées.

SUMMARY

GENETICS OF FLEECE COLORING OF THREE FRENCH SHEEP BREEDS : *SOLOGNOT, BIZET AND BERRICHON*

Analyzing crosses between three French sheep breeds *Berrichon* (white), *Bizet* (all black at birth with white blaze, tail end and sockings) *Solognot* (all red at birth) it was first showed that the white patterns studied, although sometimes different, are due to the action of a single gene. On black ground, this mutant gives a pattern called white spots (white blaze, extremities

of legs and tail), while, on red ground it produces irregular piebaldness with some white. Moreover, this gene is dominant with incomplete penetrance (50 p. 100) if the heterozygote on black ground while, on red ground it gives irregular piebaldness (with total or subtotal penetrance) in the heterozygotes and almost always total white coloring in the homozygote. This particular behavior of the mutant which we call S^b (b for *Bizet*), has not yet been shown explicitly before, to our knowledge. This gene seems to exist with the same behaviour in other breeds, particularly in the *Icelandic* sheep. Now, when a *Finnish* ram, presenting the black mouflon phenotype (black with white belly), was crossed on *Bizet* and *Solognot* two allelic series were shown which control in the sheep the pigmentation itself, that is, the distribution of the two melanic pigments, black or red.

— The *Extension* series includes 2 alleles, one of which, E^d , is dominant over normal allele E^+ . This first mutant causes epistatic generalization of black over the whole body, the *Bizet* would be homozygous for the dominant allele.

— The *Agouti* series whose action is only detectable in presence of the recessive homozygote allele of the *Extension* series (E^+E^+); three terms seem distinguishable : A^{wh} : red, A^w : black mouflon, a : black ; $A^{wh} > A^w > a$.

The presence of the *Extension* series has been suggested by some authors, but no definite proof of its existence was given, up to now. The *Agouti* series has been already demonstrated clearly in *Icelandic* sheep.

The formulas of the three French breeds studied may thus be written :

$E^+E^+A^{wh}A^{wh}S^bS^b$ for the *Berrichon*

$E^+E^+A^{wh}A^{wh}S^+S^+$ for the *Solognot*

$E^dE^dA^{wh}A^{wh}S^bS^b$ for the *Bizet*.

The formula of the *Finnish* ram could be : $E^+E^+A^w a S^b S^b$.

Admitting that some white sheep breeds have the formula $E^+E^+A^{wh}A^{wh}S^bS^b$ (like the *Berrichon*), it is easily understood how the black could have been considered in the past as a recessive, not of another pigmentation mutant, but of white. In fact, A^{wh} being dominant on all other terms of the *Agouti* series, recessive alleles may occur within a certain white breed. When they meet to produce an homozygote black aa , the gene for piebaldness changes behavior and reveals black with white points. At the contrary, in crossings with black breeds having dominant black and white points ($E^dE^dA^+A^+S^bS^b$) the white apparently behaves as a recessive in relation to the black, E^d being epistatic upon all the terms of the *Agouti* series, including red A^{wh} .

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADALSTEINSSON S., 1960. Inheritance of coat colour in sheep. *Freyr*, **56**, 385-391 (en islandais, résumé anglais).
- ADALSTEINSSON S., 1970. Colour inheritance in *Icelandic* sheep and relation between colour, fertility and fertilization. *J. Agr. res. Iceland*, **12**, 3-135.
- ADALSTEINSSON S., 1974. Colour inheritance in farm animals and its application in selection. *Ist world Congr. Genet. appl. Livestock Prod.*, **1**, 29-37.
- BERGE S., 1958. Colour in the *Clé Norwegian Sheep*. *Meld. Norg. Landbrukshøgsk.*, **37** (6), 1-17 et *Agr. Coll. Norway Inst. Anim. Breed. Genet.* Report n° 119 (en norvégien, résumé anglais).
- BROOKER M. G., DOLLING C. F. S., 1965. Pigmentation of sheep. I. Inheritance of pigmented wool in the *Merino*. *Austr. J. agric. Res.*, **16**, 219-228.
- HAYMAN R. H., COOPER D. W., 1965. The frequency of pigmented sheep in the *Australian Merino*. *Wool Technol. Sheep Breed.*, **12** (1), 81-85.
- HOOGSCHAGEN P., 1967. L'hérédité de la couleur noire chez les moutons *Néerlandais*. *Veet. Zui- telber.*, **10** (1), 22-27 (en hollandais).
- LAUVERGNE J. J., 1961. Sur le déterminisme génétique de la couleur noire dans la race *Bleu du Maine*. *Ann. Génét.*, **2**, 47-52.
- LAUVERGNE J. J., 1962. Évolution d'une fréquence génique dans la race ovine *Bleu du Maine*. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **2**, 119-127.
- LAUVERGNE J. J., 1969. Hérédité de la couleur blanche du mouton *Berrichon* croisé à des *Solognots*. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **1**, 219-226.
- LAUVERGNE J. J., 1971. Mise en évidence de l'extension du phénotype noir et feu dans deux nouvelles espèces de Mammifères. *Rev. roum. Biol. (sér. Zool.)*, **15**, 113-118.

- QUITTET E., 1965. Races ovines françaises. *La Maison Rustique*, Paris, 26-30, 32-33, 78-79.
- RAE A. L., 1956. The genetics of the sheep. *Adv. Genet.*, **8**, 189-265.
- RENDEL J., 1957. Color inheritance in farm animals. *Kungl. Skogs. Landbruksakad. tidskr.*, **96**, 208-263, (en suédois, résumé anglais).
- SEARLE A. G., 1968. *Comparative Genetics of coat colour in Mammals*. Logos Press, Academic. Press, London and New York, 189-194.
-