

ÉTUDE GÉNÉTIQUE DES GROUPES SANGUINS DANS DEUX POPULATIONS AVIAIRES

III. — EFFETS QUANTITATIFS ASSOCIÉS AUX FACTEURS ANTIGÉNIQUES : SOUCHE RHODE-ISLAND « M 99 »

A. PERRAMON et P. MÉRAT

avec la collaboration technique de L. DURAND et J. L. MONVOISIN

Laboratoire de Génétique factorielle,
Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A.,
78350 Jouy en Josas

RÉSUMÉ

Pour trois loci de groupe sanguin, les effets associés sur divers caractères quantitatifs ont été recherchés dans une souche de poules *Rhode-Island* (M 99) reproduite sans consanguinité systématique et sélectionnée en vue de la production d'œufs à la Station du Magneraux. Deux des trois loci (II et III) sont sans effet décelable sur les performances étudiées. Pour le locus I, des effets limités mais très significatifs, apparemment additifs, ou avec dominance, sont associés à certains allèles ; ces effets sont relatifs au poids à 8 semaines, à celui des poules à 9 mois d'âge, et au poids des œufs. Pour l'intensité de ponte, peu d'effets significatifs sont décelés. Les différences observées suggèrent plutôt une « overdominance » associée à deux allèles, et l'absence d'effets additifs ou de dominance. L'âge au 1^{er} œuf montre une situation intermédiaire.

Enfin, quelques différences concernent l'épaisseur des coquilles et le taux d'éclosion, les mêmes génotypes étant en cause dans les deux cas. Les résultats sont interprétés en fonction des intensités de sélection exercées suivant le caractère considéré, et ils sont comparés à ceux d'une souche de race *Wyandotte* précédemment étudiée, d'un taux de consanguinité global plus élevé et sélectionnée de plus longue date.

INTRODUCTION

Dans des articles précédents, nous avons analysé la transmission héréditaire de plusieurs facteurs antigéniques dans deux populations aviaires, l'une de *Wyandotte* blanche, l'autre de *Rhode-Island* (PERRAMON et MÉRAT, 1968), puis étudié les asso-

ciations trouvées dans la première population entre ces facteurs antigéniques et des caractères d'intérêt zootechnique (PERRAMON et MERAT, 1972). Les résultats analogues concernant la population *Rhode-Island* sont contenus dans le présent article.

Nous ne rappelons pas ici les travaux d'autres auteurs, déjà mentionnés dans notre article de 1972.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous rappellerons seulement quelques caractéristiques de la souche de *Rhode-Island* utilisée (« M 99 » de la Station expérimentale d'aviculture du Magneraud) nécessaires à la compréhension des résultats présents. Cette population a été reproduite depuis 1948 en troupeau fermé pour la plupart du temps, le nombre de reproducteurs mâles étant de 10 les premières années, 20 ensuite. Cependant, quelques apports de reproducteurs extérieurs ont été faits certaines années, de sorte que le taux de consanguinité moyen de la population, sans être estimé avec précision, est très vraisemblablement inférieur à celui de la souche *Wyandotte* « M 11 » précédemment étudiée (PERRAMON et MERAT, 1972).

La reproduction pedigree s'échelonne sur environ 2 mois au printemps, avec un seul coq accouplé aux mêmes poules (10 en principe) durant toute la saison. Les jeunes sont élevés au sol, les femelles transférées en poulaillers de ponte au sol avant la maturité sexuelle. La souche est

*Génotypes au locus
différences entre hétérozygote pou*

Caractère	Génotypes com							
	1/x et x/x				2/x et x/x			
	N	Valeurs moyennes		t	N	Valeurs moyennes		t
		1/x	x/x			2/x	x/x	
Poids à 8 semaines (♂) g	698	667	647	3,81***	628	686	697	2,30
Poids à 8 semaines (♀) g	665	545	523	5,34***	562	540	544	1,10
Age au 1 ^{er} œuf (j)	426	171,4	172,7	1,14	337	174,3	171,9	1,86
Intensité de ponte (%)	374	61,3	59,4	1,49	291	58,6	61,0	1,29
Poids des œufs (g)	303	53,2	52,6	2,65**	241	53,2	53,5	1,02
Index de coquille	254	70,7	70,2	1,24	186	70,2	70,2	0,02
Poids à 9 mois ♀ (g)	463	2 246	2 173	4,73***	370	2 227	2 272	2,77
Fertiles/incubés (2) (pourcenta- ges transformés)	208	65,6	65,5	0,07	147	66,7	63,3	1,06
Éclos/fertiles (2) (pourcentages transformés)	204	61,6	61,3	0,19	144	60,8	61,6	0,47

(1) * ** *** désignent respectivement une valeur de t significative au seuil 5 p. 100, 1 p. 100 et 0,1 p. 100.

(2) Comparaisons n'existant que pour 1966.

sélectionnée en vue de la production d'œufs sur un « index total » tenant compte de divers caractères ; ponte, poids des œufs, poids à 8 semaines et adulte, viabilité, taux d'éclosion.

Les relations entre facteurs antigéniques et caractères de production ont été étudiées dans les deux années 1965 et 1966.

La détermination des groupes sanguins est faite sur les animaux de 8 semaines et refaite sur les reproducteurs pour vérification.

Les systèmes de groupe sanguin considérés ici sont au nombre de trois, décrits précédemment (PERRAMON et MERAT, 1968) :

— Système I avec 5 allèles (désignés par les indices 1, 2, 7, 8 et 9). Sur le troupeau de 1966, la présence de ces 5 allèles a été recherchée chez tous les animaux ; par contre, en 1965, seuls les allèles 1, 2 et 8 ont été identifiés sur tout le troupeau.

— Système II avec un allèle identifié (4), son absence étant désignée par —.

— Système III avec deux allèles identifiés (5 et 6), l'absence de ces deux allèles à la fois étant notée par —. (cf. partie droite du tableau 4).

Les loci correspondant aux systèmes II et III sont liés avec un taux de recombinaison de 5,4 p. cent.

Les caractères quantitatifs dont l'association avec les gènes ci-dessus a été recherchée sont le poids à 8 semaines dans les deux sexes, l'âge du 1^{er} œuf, l'intensité de la ponte (en p. 100) de l'entrée en ponte au 31 décembre suivant, le poids moyen des œufs, un « index » d'épaisseur de la coquille (rapport du poids de coquille à sa surface estimée : MONGIN, 1965), le poids des poules à 9 mois d'âge. De plus, un test de fertilité et d'éclosion a été fait en 1966 à l'automne avec des coqs de même race en multiplication, durant 5 semaines ; le pourcentage transformé de fertilité ou d'éclosion est enregistré en tant que valeur individuelle pour chaque poule, âgée de 220 jours au début du test.

Pour tous ces caractères, les comparaisons sont faites par la méthode des couples, les membres d'un couple étant frères ou sœurs, éclos le même jour en ce qui concerne le poids à 8 semaines, et correspondant chacune à l'un des génotypes étudiés. L'ensemble des différences par couple est cumulé par année, puis pour le total des deux années.

I

performances quantitatives (1) :
et génotypes dépourvus de cet allèle

indique un autre allèle que celui étudié)

N	7/x et x/x (2)			N	8/x et x/x			N	9/x et x/x (2)		
	Valeurs moyennes		t		Valeurs moyennes		t		Valeurs moyennes		t
	7/x	x/x			8/x	x/x			9/x	x/x	
172	592	592	0,00	312	693	689	0,56	290	593	611	2,30*
111	507	504	0,52	379	530	529	0,30	452	492	498	1,22
205	169,9	172,1	0,68	219	173,0	170,7	1,38	284	170,4	172,3	1,27
172	64,1	63,5	0,32	191	58,0	57,3	0,40	245	63,0	61,4	0,77
142	52,4	52,6	0,60	153	53,1	53,0	0,31	197	52,5	53,0	1,59
125	71,5	70,8	1,20	121	72,0	70,4	2,11*	171	69,7	71,2	2,60**
212	2 203	2 162	1,99*	250	2 148	2 136	0,62	309	2 223	2 248	1,35
177	63,3	61,9	0,65	116	69,0	61,8	1,97*	238	63,3	64,8	0,53
174	61,3	60,1	0,60	111	65,7	56,7	3,90***	233	58,6	63,5	2,95**

TABLEAU 2

Génotypes au locus I et performances quantitatives :
différences entre homozygote pour un allèle et autres génotypes (année 1966 seulement)

A. — Comparaison homozygote-hétérozygote (x indique un autre allèle que celui étudié)

Caractère	1/1 et 1/x			2/2 et 2/x			8/8 et 8/x			9/9 et 9/x						
	N	Valeurs moyennes		N	Valeurs moyennes		N	Valeurs moyennes		N	Valeurs moyennes					
		1/1	1/x		t	2/2		2/x	t		8/8	8/x	t	9/9	9/x	
Poids à 8 sem. ♂ (g)	42	594	616	0,62	29	606	581	0,88	17	608	566	4,48	292	576	599	2,71*
Poids à 8 sem. ♀ (g)	64	514	520	0,39	47	487	477	0,60	31	485	457	1,52	243	480	500	3,03**
Age 1er œuf (j)	44	173,0	164,3	1,95*	17	179,7	167,4	2,13*	17	164,4	170,7	0,85	141	170,6	168,2	0,84
Intensité de ponte (%)	40	63,0	58,9	1,41	13	48,0	67,6	2,71*	12	49,8	63,1	2,05*	122	59,8	62,4	1,05
Poids des œufs (g)	31	52,5	52,4	0,12	7	54,6	54,6	0,00	7	52,2	53,7	0,79	93	52,0	52,8	1,86
Index de coquille	25	69,8	70,7	0,54	7	69,7	70,5	0,37	7	69,2	69,4	0,07	83	70,2	70,1	0,15
Poids à 9 mois ♀ (g)	47	2 182	2 219	0,86	20	2 187	2 250	1,00	15	2 181	2 203	0,20	149	2 159	2 199	1,68

B. — Comparaison entre homozygote pour un allèle et génotype ne comportant pas cet allèle

Caractère	1/1 et x/x			2/2 et x/x			8/8 et x/x			9/9 et x/x						
	N	Valeurs moyennes		N	Valeurs moyennes		N	Valeurs moyennes		N	Valeurs moyennes					
		1/1	x/x		t	2/2		x/x	t		8/8	x/x	t	9/9	x/x	
Poids à 8 sem. ♂ (g)	23	587	557	1,27	31	586	634	1,63	16	634	600	1,06	72	605	637	1,83
Poids à 8 sem. ♀ (g)	31	478	465	0,65	32	467	508	2,38*	25	496	467	1,15	104	486	502	1,48
Age au 1er œuf (j)	16	174,7	174,1	0,10	22	186,8	169,6	2,71**	16	165,4	170,4	0,74	60	171,6	174,7	0,91
Intensité de ponte (%)	14	62,6	65,6	0,33	21	59,1	64,4	0,85	41	51,9	61,9	1,30	52	59,5	61,5	0,50
Poids des œufs (g)	12	54,5	53,3	0,34	17	53,7	54,1	0,40	9	53,6	51,2	1,86	40	52,9	53,1	0,29
Index de coquille	8	70,3	69,6	0,38	12	71,2	68,9	1,69	7	68,9	61,3	1,47	32	69,0	70,2	1,02
Poids à 9 mois ♀ (g)	18	2 183	2 231	0,68	23	2 233	2 320	1,31	14	2 206	2 189	0,19	64	2 181	2 203	0,55

RÉSULTATS

Les tableaux 1 à 4 contiennent, pour l'ensemble des deux années, les diverses comparaisons entre génotypes pour les caractères quantitatifs étudiés successivement pour chacun des trois systèmes.

Au locus I, étant donné le nombre des allèles et par conséquent des génotypes, on ne pouvait obtenir avec des effectifs suffisants toutes les comparaisons possibles. Nous avons donc regroupé celles du type « 1/1 et 1/x », « 1/1 et x/x », « 1/x et x/x », x désignant tout allèle autre que 1, et ainsi de suite. En fait, les comparaisons de ce genre de loin les plus nombreuses, et comportant des effectifs suffisants pour tous les allèles, étaient celles entre animaux hétérozygotes pour un allèle et ceux ne le possédant pas. Elles sont présentées au tableau 1.

Le tableau 2 complète le premier en mettant en regard le génotype homozygote pour chacun des allèles du locus I et les autres génotypes. Ces comparaisons n'étaient possibles qu'en 1966 et portaient sur des effectifs bien moindres que celles du tableau 1. Nous avons omis celles concernant l'allèle 7, pour lesquelles les effectifs étaient les plus faibles ; il en est de même des résultats d'éclosion pour l'ensemble des allèles.

Le tableau 3 contient les résultats relatifs au locus II, limités nécessairement à la comparaison entre présence ou absence de l'allèle 4.

TABLEAU 3

Différences entre génotypes au locus II pour des performances quantitatives
(Comparaison entre présence ou absence de l'allèle 4)

Caractère	Valeurs moyennes			
	N	(4)	(—)	t
Poids 8 sem. ♂ (g)	322	679	685	0,69
Poids 8 sem. ♀ (g)	302	551	551	0,05
Age au 1 ^{er} œuf (j)	188	173,0	172,4	0,25
Intensité de ponte (%)	165	60,2	58,4	0,81
Poids des œufs (g)	131	52,9	52,9	0,00
Index de coquille	103	71,2	70,8	0,50
Poids à 9 mois ♀ (g)	218	2 216	2 204	0,55
Fertiles/incubés ⁽¹⁾ (pourcentages transformés) .	65	59,3	60,9	0,44
Éclos/fertiles ⁽¹⁾ (pourcentages transformés) .	64	59,7	61,0	0,09

⁽¹⁾ 1966 seulement.

Enfin, au tableau 4 sont présentées les données concernant le locus III. Celles-ci sont détaillées suivant les génotypes pour l'année 1966. En 1965, seules les comparaisons entre présence ou absence de l'un des allèles 5 ou 6 ont pu être faites. Celles

se rapportant à la fertilité n'ont pu être détaillées pour tous les génotypes et ne figurent pas à ce tableau.

D'après des données partielles également, non présentées ici, les génotypes aux loci étudiés ne semblent pas différer pour la mortalité avant 8 semaines d'âge, mais le taux global de mortalité était trop faible pour permettre une conclusion nette.

Différence entre génotypes au locus

Caractère	1965											Géno
	(5) et (x)				(6) et (x)				5/- et -/-			
	N	Valeurs moyennes		t	N	Valeurs moyennes		t	N	Valeurs moyennes		
		(5)	(x)			(6)	(x)			5/-	-/-	
	Poids 8 sem. ♂ (g)	431	728	720	1,17	192	737	733	0,39	53	580	
Poids 8 sem. ♀ (g)	288	610	610	0,09	289	609	602	1,12	72	490	477	0,
Age 1 ^{er} œuf (j)	185	177,1	179,9	1,48	195	176,1	174,7	0,74	41	175,4	170,8	1,
Intensité de ponte (%)	159	57,7	59,4	0,89	174	59,3	58,2	0,56	38	57,1	58,5	0,
Poids des œufs (g)	140	53,7	53,6	0,22	151	52,7	53,1	1,35	29	54,1	53,7	0,
Index de coquille	101	71,2	71,6	0,60	108	70,9	71,0	0,25	26	71,1	70,8	0,
Poids à 9 mois ♀ (g)	217	2235	2250	0,63	224	2237	2228	0,39	51	2236	2192	0,

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Au total, aucune différence certaine n'apparaît associée aux loci *II* et *III* pour l'ensemble des deux années, et il en est d'ailleurs de même du détail par année, non présenté ici. La seule différence dépassant le seuil 5 p. 100 de signification est celle entre génotypes 56 et 60 pour l'index de coquille, et la probabilité de l'obtenir par hasard parmi l'ensemble des comparaisons relatives au locus *III* n'est pas négligeable.

Par contre, des différences intéressantes se révèlent au locus *I*. C'est par comparaison des tableaux 1 et 2 que leur interprétation est la plus complète.

Concernant l'allèle 1, une supériorité hautement significative de l'état hétérozygote par rapport à l'absence de cet allèle se manifeste pour le poids à 8 semaines dans les deux sexes, le poids des poules à 9 mois et le poids de leurs œufs. Ceci ne s'accompagne pas de différences apparentes entre l'homozygote 1/1 et les autres génotypes, mais les comparaisons sont basées dans ce dernier cas sur des effectifs beaucoup plus restreints. On ne peut donc conclure avec certitude s'il s'agit d'un effet de dominance ou « d'overdominance » associé à l'allèle en question. Accessoirement, la différence qui apparaît juste significative au seuil 5 p. 100 entre les génotypes 1/1 et 1/x pour

l'âge au premier œuf serait à vérifier sur des données plus nombreuses ; elle ne se retrouve pas dans les deux autres comparaisons relatives à ce caractère et au même allèle ($1/x$ et x/x) $1/1$ et x/x).

Pour les comparaisons se rapportant à l'allèle 2, un effet additif ou relativement proche de l'additivité (hétérozygotes intermédiaires) s'exprime pour l'âge au 1^{er} œuf

4
des performances quantitatives

1966

6/— et —/—			5/— et 5/6				5/— et 6/—				5/6 et 6/—			
Valeurs moyennes		t	N	Valeurs moyennes		t	N	Valeurs moyennes		t	N	Valeurs moyennes		t
6/—	—/—			5/—	5/6			5/—	6/—			5/6	6/—	
596	596	0,04	135	601	594	0,54	139	607	603	0,33	144	607	612	0,45
505	496	0,98	133	498	480	1,89	139	490	500	1,28	117	515	521	0,67
164,7	164,9	0,10	80	169,3	174,0	1,80	78	171,4	169,1	0,78	58	166,5	166,7	0,13
59,2	59,0	0,00	70	61,9	63,1	0,40	69	60,0	58,2	0,48	58	59,1	58,8	0,11
52,0	51,5	0,83	62	52,1	52,9	1,10	52	51,7	51,8	0,09	44	51,6	51,8	0,30
68,5	67,8	0,51	52	69,7	71,2	1,43	43	69,4	68,8	0,50	33	70,2	67,6	2,32
2 222	2 167	1,73	88	2 194	2 207	0,34	78	2 161	2 186	0,71	68	2 195	2 169	0,75

(retard associé à cet allèle) et pour le poids des femelles adultes (effet dépressif du même allèle). L'influence sur le poids à 8 semaines des mâles est vraisemblablement analogue, quoiqu'on observe une supériorité légère (mais non significative) du génotype 2/2 sur les génotypes hétérozygotes. Enfin, quant à l'intensité de ponte, on peut seulement conclure à une supériorité vraisemblable des hétérozygotes 2/x sur l'homozygote 2/2.

Les seuls effets dignes d'attention relativement à l'allèle 8 sont un avantage des hétérozygotes 8/x sur les génotypes ne comportant pas l'allèle 8, pour l'index de coquille et surtout pour le taux de fertilité et d'éclosion.

Enfin, pour l'allèle 9, des effets additifs ou quasi-additifs sont observables pour le poids à 8 semaines dans les deux sexes, et vraisemblablement pour le poids des poules à 9 mois et le poids de leurs œufs, quoique dans ces deux cas les différences ne soient pas significatives. Il en est sans doute aussi de même de l'index de coquille, quoique la seule différence significative soit celle entre 9/x et x/x. Dans l'ensemble, l'allèle 9 apparaît associé à une certaine réduction du poids à tous les stades. Enfin, les génotypes hétérozygotes 9/x s'accompagnent, chez les mères, d'un taux d'éclosion inférieur à celui des génotypes chez lesquels l'allèle 9 n'est pas présent. Par contre, pour l'âge au 1^{er} œuf et l'intensité de ponte, quoiqu'une conclusion définitive ne soit pas possible en l'absence de différences significatives, nos résultats suggèrent plutôt un léger effet favorable associé à l'état hétérozygote pour 9.

En fin de compte, la situation pour le locus I diffère suivant les caractères. Pour les poids à 8 semaines et adultes, et dans une moindre mesure pour le poids des œufs, les données paraissent interprétables en termes d'effets plus ou moins additifs attachés aux allèles 2 et 9, et d'un effet favorable, peut-être dominant, associé à 1, 8 paraissant neutre. Ces effets, sans être considérables, sont, pour certains, hautement significatifs.

Pour l'intensité de ponte, peu d'effets significatifs sont décelés. Les différences observées suggéreraient plutôt une « overdominance », associée aux allèles 2 et 9, et l'absence d'effets additifs ou de dominance.

L'âge au 1^{er} œuf fait apparaître une situation intermédiaire, avec certains effets additifs, au moins approximativement (allèle 2) et peut-être d'autres correspondant à un avantage hétérozygote (allèle 9 ?).

Enfin, les données ne permettent pas de se prononcer sur le caractère additif ou non des différences relatives à l'épaisseur des coquilles ou au taux d'éclosion. On peut remarquer que ce sont les mêmes génotypes auxquels sont attachés les effets significatifs sur ces deux caractères, mais il est prématuré de conclure s'il y a une relation d'ordre physiologique entre ces deux types d'effets.

Naturellement, les conclusions tirées sont incomplètes et en partie provisoires, du fait, notamment, de la réunion de plusieurs génotypes ensemble (par exemple tous les génotypes hétérozygotes contenant un allèle donné). Néanmoins, il semble raisonnable d'interpréter les différences observées suivant le caractère en fonction des intensités de sélection exercées. Le caractère soumis au maximum de sélection est le taux de ponte, et par suite, il paraît normal que des gènes à effet favorable additif pour ce caractère, s'il en existait au départ aient été fixés, ou inversement éliminés dans le cas d'effets défavorables, et que la variabilité qui subsiste pour les loci étudiés soit essentiellement non additive, de nature à contribuer au maintien d'un polymorphisme. Le même raisonnement pourrait s'appliquer dans une certaine mesure à la précocité sexuelle. Par contre, le poids à 8 semaines a vraisemblablement subi peu de pression sélective, et quant au poids adulte, celle-ci a pu s'exercer dans le sens d'une diminution, mais être tempérée par un effort en sens contraire pour le poids de l'œuf. Il paraît ici plus compréhensible que des gènes à effet additif ou dominant n'aient pas été fixés.

La situation, sur ce point, se distingue de celle de la souche *Wyandotte* « M II, » également sélectionnée pour la production d'œufs, et où, y compris pour la croissance et le poids adulte, seuls se manifestaient des effets d' « overdominance » (PERRAMON et MERAT, 1972). Peut-être faut-il en chercher l'explication dans le fait que la souche M II est plus consanguine, avec de ce fait un avantage possible plus marqué pour les génotypes hétérozygotes? De plus, la sélection en troupeau fermé s'est exercée dans cette souche depuis plus longtemps que chez la souche M 99.

Reçu pour publication en mai 1973.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Monsieur F. GROSCLAUDE, Laboratoire de Génétique Biochimique, C. N. R.Z., I. N. R. A., des critiques et suggestions qu'il nous a apportées à la lecture de ce texte.

SUMMARY

GENETICAL STUDY OF BLOOD GROUPS IN TWO AVIAN POPULATIONS

III. — QUANTITATIVE EFFECTS LINKED TO ANTIGENIC FACTORS :

RHODE-ISLAND LINE « M 99 »

Effects on several quantitative traits associated to three blood-group loci were looked for in a non-inbred strain of the *Rhode-Island* red breed (« M 99 ») bred for egg production at the Station of Le Magneraud. Two of the three loci (*II* and *III*) show non detectable effect on the performances under study. For locus I, effects of limited amplitude but very significant, apparently additive, or possibly with dominance in one case, are associated with certain alleles, for 8 week- or 9 month-body weight, and egg weight. For laying intensity, few significant effects are found. The observed differences suggest rather overdominance for two alleles, and no additive nor dominance effects. Age at first egg shows an intermediate situation. Finally, a few differences concern egg-shell thickness and hatching percentage, the same genotypes causing both. Results are interpreted in terms of the selection intensities exerted for each trait, and they are compared to those obtained in a Wyandotte strain previously studied, with a higher average inbreeding coefficient and selected since a somewhat longer time.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- MONGIN P., 1965. Index de solidité de la coquille de l'œuf : Ses significations, sa précision. *Ann. Zootech.*, **14**, 319-325.
- PERRAMON A., MÉRAT P., 1968. Étude génétique des groupes sanguins dans deux populations aviaires. I. — Transmission héréditaire des facteurs antigéniques. *Ann. biol. anim. bioch. biophys.*, **8**, 485-500.
- PERRAMON A., MÉRAT P., 1972. Étude génétique des groupes sanguins dans deux populations aviaires II. — Effets quantitatifs associés aux facteurs antigéniques : Souche M 11. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **4**, 543-554.
-