

Les variants colorés en race *Mérinos d'Arles*

II. - Facteurs isolables chez les descendants : leur fréquence dans la race

J.J. LAUVERGNE, M. DANZART * et Melinda J. BURRILL **

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

** Chaire de Mathématiques,
Institut National Agronomique Paris-Grignon,
16, rue Claude-Bernard, F 75005 Paris*

*** Animal Science Department,
California State Polytechnic University, 3801 W. Temple Ave.,
Pomona, California, 91768, U.S.A.*

Résumé

Les descendance de 35 troupeaux *Mérinos d'Arles* inscrits ou non inscrits étudiés dans un précédent article sont ici analysées pour déterminer la formule colorée de la race, les variants colorés en ségrégation, leurs fréquences dans la race et l'état d'équilibre de ces fréquences.

Aux 4 loci de coloration *A (Agouti)*, *B (Brun)*, *E (Extension)* et *Panachure irrégulière (S)* dont l'état allélique peut être envisagé à partir des données disponibles la formule génétique de la race (dont le standard coloré est le blanc pur : dépigmentation totale) est $A^{wb} A^{wh} B + B + E + E + S^b S^b$ ou $S^b S +$ ou $S + S +$. Au locus *Agouti* A^{wh} est l'allèle dominant tous les autres. Sans l'action de modificateurs cet allèle détermine l'extension du rouge (le pigment phaeomélanique) sur tout le pelage mais il est relativement facile de faire disparaître ce pigment par sélection et c'est de cette manière que le blanc de la race a été sans doute obtenu. En *Brun* c'est l'allèle non muté $B +$ qui donne une eumélanine de couleur noire que l'on rencontre. En *E* c'est également l'allèle non muté que l'on rencontre : $E +$. En *S* par contre et à première vue tout au moins, c'est l'allèle muté S^b qui est le plus répandu, ce qui s'explique par le fait que c'est un facteur contribuant à affaiblir l'expressivité phaeomélanique de A^{wh} .

Outre la ségrégation évoquée au locus *S* on observe des variants colorés au locus *Agouti*, ce sont principalement *a (noir récessif)*, A^b (*blaireau*) et peut-être A^{re} (*joues rouges*).

La fréquence estimée de *a* varie de $5,0 \cdot 10^{-2}$ dans les troupeaux inscrits à 10^{-1} dans les troupeaux non inscrits. Cet écart s'explique par le fait que, dans les élevages non inscrits, on conserve quelques femelles pigmentées. La fréquence de A^b est environ 20 fois plus faible que celles de *a* et celle de A^{re} négligeable.

On explique la valeur de cette fréquence des récessifs au locus *Agouti* et son apparente constance par l'existence de forces de sélection allant en sens contraire et aboutissant, dans ce

cas précis, à un équilibre stable de la fréquence génique : d'un côté une élimination totale des homozygotes récessifs (au moins dans les troupeaux inscrits) de l'autre un avantage sélectif des hétérozygotes de sexe féminin qui sont plus prolifiques que les homozygotes. La valeur calculée de la fréquence à l'équilibre (en utilisant des coefficients de sélection dérivés des observations faites en race *Islandaise*) est alors de $8,10^{-2}$, une valeur qui se situe entre les deux valeurs estimées, dans les troupeaux inscrits et non inscrits : resp. $5,0 \cdot 10^{-2}$ et 10^{-1} . Des estimations de la fréquence des allèles récessifs au locus *Agouti* faites dans d'autres races blanches donnent des chiffres comparables, par ex. $q = 9.10^{-2}$ en *Mérinos australien*.

La distribution des fréquences géniques des récessifs à A^{wh} (celle de a additionnée à celle de A^b) a été établie parmi les troupeaux non inscrits (seuls assez nombreux) et comparée à un modèle théorique stationnaire. Dans le modèle théorique on prend comme taille des isolats l'effectif moyen des mâles (sexe le moins nombreux, ici $N = 16$) et on considère que l'échange entre reproducteurs est si ancien et si généralisé que l'état limite est atteint avec une fréquence moyenne estimée qui est la fréquence d'équilibre calculée. Dans ces conditions la loi de distribution théorique est une loi bêta ($a = 3$, $b = 29$). L'ajustement à cette loi que nous obtenons est très bon ce qui est une preuve indirecte de l'existence d'un équilibre de fréquence stable et ancien dans la race.

Au locus S la fréquence de S^b serait comprise entre 0,480 et 0,613 ce qui indique que sa présence comme modificateur de A^{wh} pour obtenir le blanc n'est pas absolument indispensable cependant que son expressivité différentielle selon le type de phaeomélanine du pelage est confirmée : en présence de phaeomélanine l'extension du dessin blanc est notablement supérieure à son extension sur fond eumélanique.

Dans les conditions actuelles de pratique de l'élevage dans la zone *Mérinos d'Arles* l'éradication des variants pigmentés à faible fréquence au locus *Agouti* ne semble ni possible ni désirable.

1. - Introduction

Dans un premier article consacré aux variants colorés en *Mérinos d'Arles*, nous avons étudié une population d'adultes (cf. LAUVERGNE *et al.*, 1980). Dans le présent article, nous nous proposons de revenir en détail, phénotypiquement et génotypiquement, sur les facteurs de couleur existant dans la race et d'estimer leur fréquence en nous fondant sur des données de ségrégation observables dans la descendance des animaux étudiés dans le premier article.

2. - Matériel et méthodes

A) Matériel

On a utilisé en premier lieu les descendance des brebis et béliers blancs étudiés dans le premier article (LAUVERGNE *et al.*, 1980) dans 35 troupeaux (8 inscrits et 27 non inscrits), au cours des agnelages d'automne 1978 et d'automne 1979 (campagnes de recueil des données de 1979 et 1980).

Ont été également considérées les descendance de brebis colorées utilisées dans un certain nombre de troupeaux non inscrits (cf. article ci-avant cité).

B) *Identification des phénotypes colorés*

Chez un individu on peut distinguer tout d'abord un patron (1) pigmenté proprement dit (la répartition dans le pelage des deux pigments mélaniques : eu et phaeomélanine, en général symétrique), puis, en deuxième lieu, la panachure blanche (dessin blanc, souvent irrégulier, causé par l'absence locale de pigmentation).

Pour la définition des patrons pigmentés et leur identification, on a utilisé les travaux d'ADALSTEINSSON (1970) en Islande, et de LAUVERGNE & ADALSTEINSSON (1976) en Corse, ainsi que l'atlas coloré de Müller, déjà employé par LAUVERGNE (1966) pour les Bovins et qui a servi plus récemment à identifier les génotypes brun-chocolat chez le Mouton et la Chèvre (DENIS *et al.*, 1979 ; LAUVERGNE et HOWELL, 1979).

Ce même atlas a permis de mesurer la décoloration des mèches (variations colorées intra fibres) et le grisonnement (apparition de fibres complètement décolorées, c'est-à-dire blanches, à côté de fibres noires) comme l'ont fait LAUVERGNE *et al.* (1981) en race *Polwarth* d'Australie.

Pour l'étude des panachures, une échelle avec 8 degrés a été dressée, inspirée des travaux de HAYMAN & COOPER (1964) et de LAUVERGNE (1969). La définition des différentes catégories est énoncée dans le tableau 1 et une représentation figurée est donnée dans la figure 1.

TABLEAU 1

Echelle de panachure blanche : description des différents degrés
Scale for white spotting : the description of the various degrees

Degrés n°	Description
0	Entièrement pigmenté.
1	Patron dit HST (pour White Head, Sockings and Tip of tail : blanc en tête, socquettes et bout de la queue blancs)
2	HST plus quelques taches blanches sur le corps.
3	Panachure blanche plus étendue, on distingue plus ou moins bien HST.
4	Panachure blanche encore plus étendue, HST est vraiment difficile à distinguer.
5	Pointillé.
6	Coloration réduite sur le cou, la tête, le bas des pattes.
7	Une ou deux taches assez importantes et dissymétriques.

(1) Le mot patron est employé ici dans le sens de « pattern » en anglais pour désigner un phénotype coloré, le mot dessin serait plutôt employé pour les panachures avec des zones blanches (non pigmentées).

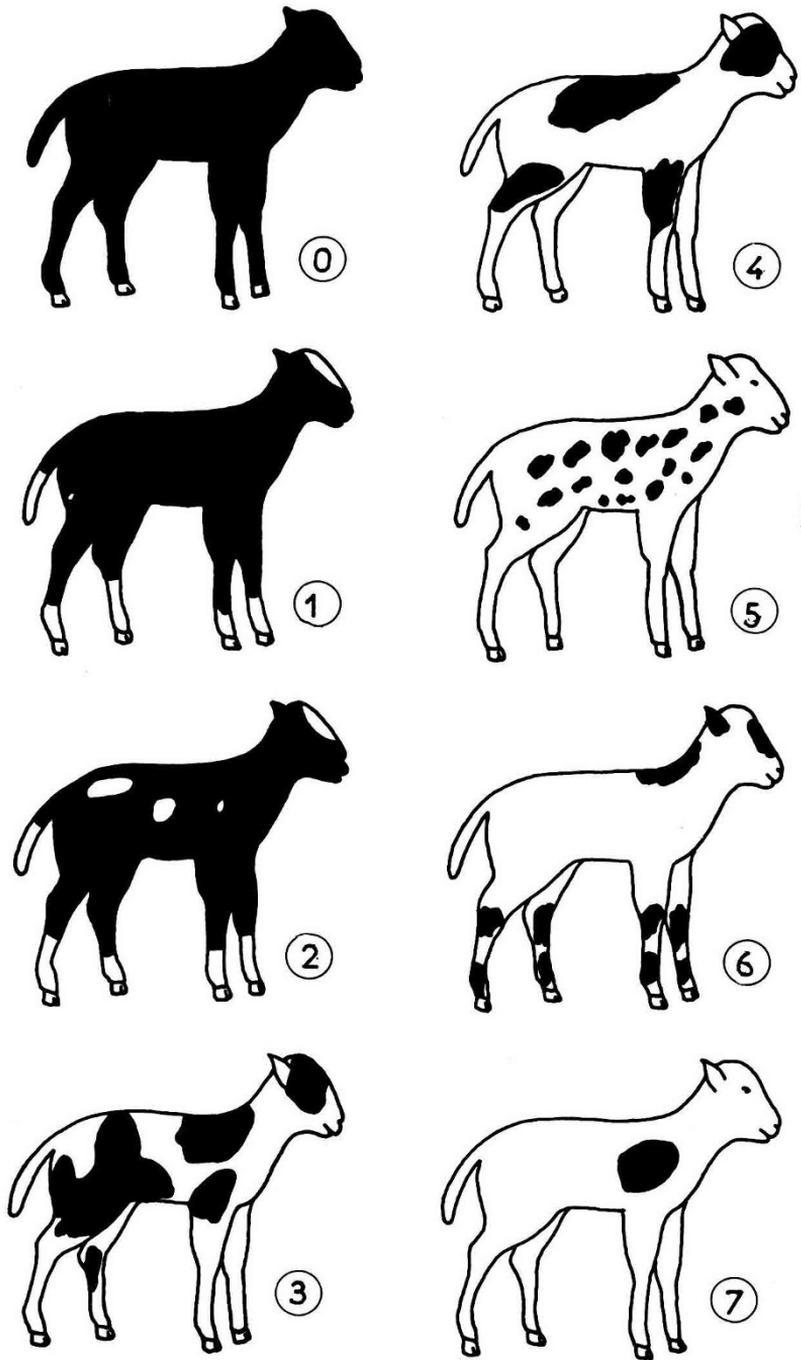


FIG. 1

Echelle de panachure utilisée dans l'étude
Scale of piebaldness used in the present study

C) Etude mendélienne

On a pris en considération des ségrégations parmi la descendance des reproducteurs blancs ainsi que la descendance de brebis colorées accouplées à des béliers blancs.

D) Etude de génétique des populations

1) Estimation des fréquences géniques

La fréquence des allèles a été estimée par deux méthodes différentes :

— par la racine carrée de la fréquence des agneaux colorés apparaissant dans la descendance de reproducteurs blancs ;

— par la fréquence des agneaux colorés, apparaissant dans les croisements entre béliers blancs et brebis noires.

Ces méthodes sont valables pour les fréquences des allèles récessifs et supposent, pour avoir une représentativité à l'échelon de la race, qu'une fréquence d'équilibre existe chez les reproducteurs blancs, ce que l'on peut supposer *a priori* car il n'y a pas, dans l'état actuel des pratiques, de sélection pour ou contre les hétérozygotes parmi cette classe de reproducteurs.

2) Etude de l'équilibre au locus Agouti

La persistance de l'apparition des naissances colorées dans des races blanches où les reproducteurs pigmentés sont sévèrement proscrits (comme par exemple les *Mérinos* d'Australie, cf. HAYMAN & COOPER, 1965) s'explique assez aisément si l'on admet que le blanc, dans ces races, est déterminé par l'allèle de tête de la série *Agouti* : A^{wh} et que les phénotypes pigmentés sont induits par des allèles récessifs par rapport à A^{wh} qui, chez les hétérozygotes $A^{wh}A^x$ (1) blancs, donnent un avantage de fertilité aux femelles (ADALSTEINSSON, 1975).

Soit alors q_n la fréquence du récessif a pour le noir parmi les reproducteurs (tous blancs) de la génération n . Si t est l'avantage reproductif des femelles hétérozygotes, cela signifie que les gamètes a fournis par les femelles blanches auront la fréquence :

$$q_n \frac{1 + t}{1 + 2 q_n t} = k q_n$$

en supposant q_n petit et $1 - q_n \equiv 1$.

Ainsi, à la naissance de la génération $n + 1$, on aura les fréquences génotypiques suivantes :

$$\begin{aligned} aa \text{ (noir)} &: k q_n^2 \\ Aa \text{ (blanc)} &: k q_n (1 - q_n) + q_n (1 - k q_n) \\ AA \text{ (blanc)} &: (1 - k q_n) (1 - q_n) \end{aligned}$$

(1) A^x désigne n'importe quel allèle récessif par rapport à A^{wh} .

Après élimination des noirs de la reproduction, la fréquence q_{n+1} de a parmi les reproducteurs blancs de la génération $n + 1$ sera :

$$q_{n+1} = \frac{q_n (1 + k - 2 k q_n)}{2 (1 - k q_n^2)}$$

En remplaçant k par sa valeur en fonction de t et q_n , il vient :

$$q_{n+1} = q_n \frac{1 - q_n + \frac{t}{2}}{1 + 2 q_n t - q_n^2 (1 + t)} \quad (1)$$

La valeur d'équilibre q_∞ de la fréquence de a parmi les reproducteurs blancs sera alors la racine positive de l'équation du deuxième degré en q obtenue en écrivant $q_{n+1} = q_n = q$ dans (1) :

$$q^2 (1 + t) - q (1 - 2t) + \frac{t}{2} = 0 \quad (2)$$

En admettant que l'avantage reproductif des brebis hétérozygotes mis en évidence par ADALSTEINSSON (1975) en Islande se manifeste en France avec la même intensité, il faut tout de même le rapporter à la prolificité moyenne des femelles (1,33 agneaux en Islande mais seulement 1,17 agneaux pour les *Mérinos* inscrits de notre enquête). L'avantage islandais étant de 0,15 agneau par brebis on a alors :

$$t = \frac{0,15}{1,33} = 0,11$$

l'équation (2) devient alors :

$$1,11 q^2 - 0,78 q + 0,055 = 0$$

ce qui donne la valeur $q_\infty = 8.10^{-2}$ comme estimée de la fréquence d'équilibre pour les allèles récessifs à A^{wh} regroupés, fréquence à laquelle on pourra comparer les fréquences observées.

La comparaison n'est bien entendu possible en toute rigueur qu'avec les troupeaux inscrits car les troupeaux non inscrits emploient un certain nombre de reproductrices colorées (cf. LAUVERGNE *et al.*, 1980).

3) Etude de l'équilibre au locus S (*Panachure irrégulière*, Irregular spotting)

Au locus S (Spotting) où, comme nous le verrons plus loin, on distingue à côté de l'allèle normal S^+ un allèle responsable de la panachure dite HST (pour Head - tête ; Sockings - socquettes ; Tail - queue) nommé s par ADALSTEINSSON et S^b par LAUVERGNE (1975) dans son étude sur des croisements *Bizet* \times *Solognot*. Chez l'hétérozygote $S^b S^+$ ce même auteur observait une dominance avec pénétrance incomplète de $w = 0,49$, avec l'intervalle de confiance $0,36 - 0,62$ pour w .

Avec les données dont on dispose (fréquences des animaux uniformes parmi les pigmentés), il est impossible d'estimer à la fois la fréquence q de s (ou S^b) et sa pénétrance mais, en admettant que, chez le *Mérinos d'Arles*, la pénétrance est voisine de celle observée lors des croisements *Bizet* \times *Solognot* ci-dessus évoqués (1), nous pouvons situer la valeur de la fréquence q en donnant à la pénétrance des valeurs contenues dans son intervalle de confiance et en admettant que la panmixie et l'équilibre sont réalisés.

En utilisant la méthode des moments on obtient alors l'équation suivante où f est la fréquence des animaux pie parmi les animaux pigmentés de noir et qui permet d'estimer q :

$$q^2 + 2pqw = f$$

qui devient même $q^2 + 2qw = f$ en faisant $p = 1$ car q est petit, comme on l'a vu précédemment.

4) La loi de distribution de la fréquence génétique parmi les troupeaux, cas du locus *Agouti*

Les données disponibles nous permettent d'estimer la fréquence cumulée des récessifs en *Agouti* dans chaque troupeau. On peut ainsi établir la répartition des troupeaux selon la fréquence de ces récessifs et la comparer à une distribution théorique obtenue en supposant la taille des troupeaux constante et l'équilibre de la fréquence réalisé.

Pour des populations réparties en isolats de taille identique, S. WRIGHT (1931) a, en effet le premier, proposé une formule générale pour les lois asymptotiques de distribution des fréquences d'un gène en fonction des coefficients de sélection, de migration et de mutation. Selon MALÉCOT (1948) ces lois sont, d'après la théorie de MARKOFF, des lois stationnaires.

Ces équations ont eu quelques applications, cf. en particulier l'étude de LAMOTTE (1951) sur *Cepaea nemoralis*. Pour notre modèle, où la migration se fait principalement dans le sexe mâle, et où l'état d'équilibre de la fréquence est supposé atteint et connu, on peut simplifier quelque peu l'écriture de la loi en considérant que les variations des fréquences géniques chez les mâles sont des variations d'échantillonnage. Le nombre des hétérozygotes mâles par troupeau suit donc alors une loi binomiale et, par voie de conséquence, la distribution de la fréquence génique une loi bêta, comme cela découle de la théorie bayésienne (cf. LINDLEY, 1965).

Une loi bêta est fonction de deux paramètres a et b , son espérance mathématique

$$\text{est } \frac{a}{a+b} \text{ et sa variance } \frac{ab}{(a+b)^2(a+b+1)}.$$

(1) Cette hypothèse est évidemment un peu osée car les pénétrances dépendent en général assez fortement des conditions de milieu et du contexte génétique. En fait pour le moment on n'a pas le choix si on veut amorcer une discussion.

Cela correspond à $2qN$ allèles récessifs dans chaque troupeau de taille N . Pour le test on prendra l'entier le plus proche de $2qN$ pour a et pour b la valeur $2N - a$ ($2N$ étant le nombre de loci homologues des N mâles de chaque troupeau).

3. - Résultats

A) Les phénotypes colorés

1) Les patrons pigmentés

Chez les adultes, on a vu dans un premier article, qu'il existait des animaux blancs, rouges, noirs ou blaireau. Chez les agneaux, on a trouvé en outre un autre « patron » dit « œil rouge » ou, mieux, « joue rouge ».

a) *Le noir uniforme* : la couleur noire observée à la naissance sur tout le corps est du type noir de jais ou gris foncé (10.0 ou 9.1, de l'atlas de Müller, dans l'échelle des gris, c'est-à-dire sans nuance spectrale), cf. la fig. 2 où est représenté le plan valeur/saturation dans lequel se place également les autres nuances où intervient cette fois une teinte spectrale (haut de la figure).

b) *Le rouge uniforme* : les zones couvertes de poils des animaux rouges ou pie rouge considérés comme phaeomélaniques avaient pour mesure colorimétrique 10.6.0 dans l'atlas de Müller (cf. fig. 2).

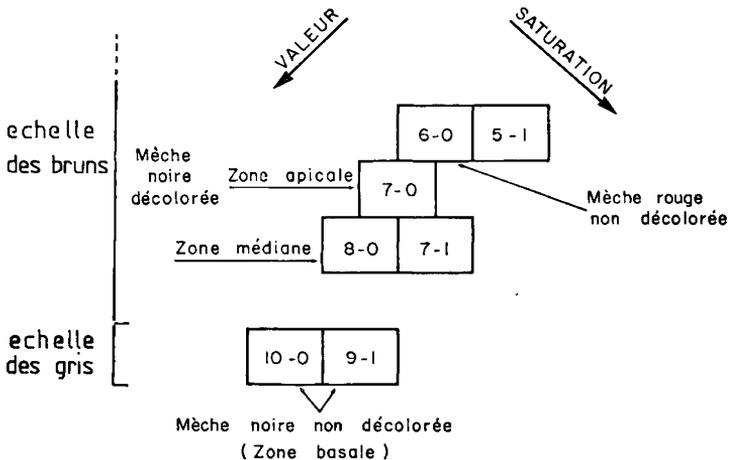


FIG. 2

Localisation dans le plan valeur/saturation des nuances des laines naturellement colorées avant et après décoloration

Localisation in the value/saturation level of the shades of naturally coloured wool before and after decoloration

c) *Le patron blaireau* : consiste en une coloration noire sur le ventre, les pattes et l'intérieur de la queue. Cette coloration s'étend parfois sur le cou et déborde aussi quelquefois sur les cuisses. Sur la tête, on observe des dessins noirs symétriques plus ou moins étendus mais qui comportent toujours au moins deux barres au-dessus des yeux et une tache sous la mâchoire (cf. fig. 3). En général en *Mérinos d'Arles*, chez les animaux « blaireau », le reste du corps est totalement blanc. Cependant, dans plusieurs cas, on a noté des zones nettement fauves sur la face et les pattes.

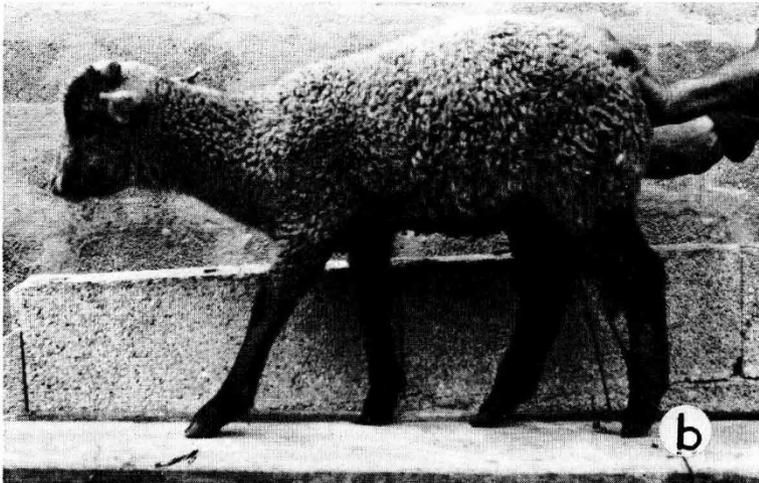
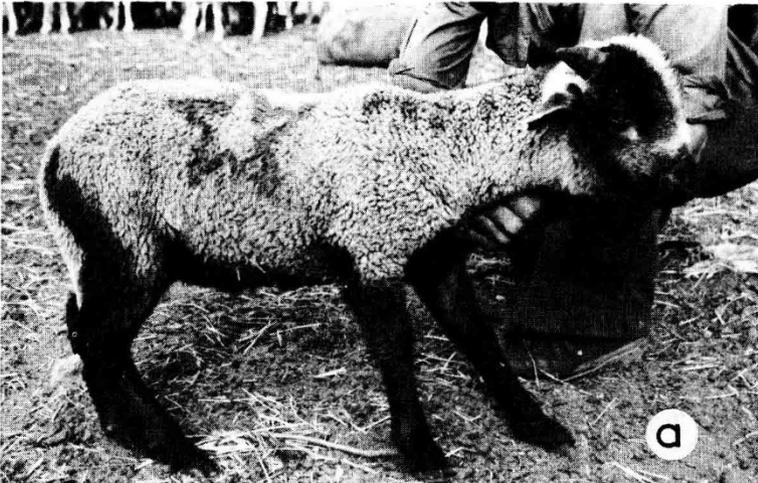


FIG. 3

a et b : Agneaux Mérinos d'Arles « blaireau ». On note les variations dans l'étendue des zones eumélanisées (noires), spécialement sur les membres
a and b : « badger face » Arles Merino lambs. One notes variation in the extent of the black eumelanized zones, especially on the limbs

d) *Le patron « œil rouge » ou « joue rouge »* : les deux animaux à « œil rouge » signalés chez un éleveur n'ont malheureusement pu être ni observés ni photographiés. Leur silhouette céphalique reconstituée d'après les descriptions des éleveurs est donnée dans la figure 4. En fait, cette dénomination « œil rouge » proposée par LAUVERGNE & ADALSTEINSSON (1976), n'est pas heureuse, car elle évoque plutôt la couleur de l'iris et de la rétine chez les albinos alors qu'ici la couleur de l'œil n'est pas modifiée. Il vaudrait mieux dire « joue rouge », terme que nous utiliserons par la suite (« red eye patch » ou « red cheek » en anglais).

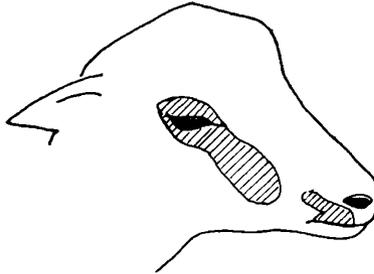
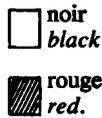


FIG. 4

Phénotype « joues rouges ». Reconstitution d'après les descriptions de l'éleveur

*« Red eyepatch » or « red cheek » phenotype.
A reconstitution based on the breeder's description*



2) *La décoloration*

a) *Chez les animaux noirs* : avec l'âge les toisons noires subissaient une décoloration très généralement observée et mesurée dans quelques cas seulement. On distinguait alors sur des toisons d'un an et prélevées sur le dos, trois zones : basale (4 à 5 cm), gris foncé ou noire (9.1 ou 10.0 de l'atlas de Müller), médiane (4 à 5 cm), brun foncé (8.8.0) et apicale (1 cm), brun clair (8.7.0.). Cependant, la couleur des parties couvertes de poils (tête et pattes) restait stable : dans la gamme des gris, gris foncé noir (cf. fig. 2).

b) *Chez les animaux rouges* : avec le temps, les zones poilues des animaux rouges ne subissaient qu'une décoloration peu marquée. Par contre, dans la toison, après la naissance les mèches se décoloraient rapidement pour devenir toutes blanches et par la suite, aucune trace de la pigmentation rouge juvénile ne pouvait y être décelée.

3) *Le grisonnement*

Les sondages colorimétriques déjà évoqués ont été peu nombreux. Ils donnaient des valeurs de 9.1 et 10.0 qui correspondent à un noir ou un gris foncé. Aucun cas de grisonnement très marqué n'a été observé.

TABLEAU 2

Distribution des brebis noires et pie noir et des agneaux noirs, pie noir et pie rouge selon leur degré de panachure
Distribution of black and black piebald ewes and of black, black piebald and red lambs according the extent of piebaldness

	Brebis noires ou pie noir				Agneaux noirs ou pie noir						Agneaux pie rouge						
	1979		1980		n				%		n				%		
	n	%	n	%	♂ ♂	♀ ♀	Inc.	Total	80	79 + 80	♂ ♂	♀ ♀	Inc.	Total	80	79 + 80	
0	10	27,03	4	23,54	7	3	0	10	8	18	0	0	0	0	0	0	0
1	19	51,35	10	58,82	10	12	27	49	20	69	1	2	0	3	0	3	11,5
2	1	2,70	—	—	2	2	0	4	5	9	0	0	0	0	0	0	0
3	—	—	2	11,76	4	1	0	5	5	10	0	0	0	0	0	0	0
4	—	—	—	—	3	1	0	4	1	5	0	0	0	0	0	0	0
5	2	5,41	—	—	1	1	0	2	0	2	1	0	1	0	1	1	3,8
6	4	10,81	—	—	1	5	0	6	0	6	0	1	10	11	10	21	80,8
7	1	2,71	1	5,88	3	2	0	5	3	8	0	1	0	1	0	1	3,8
	37		17				85	42	127						26		

TABLEAU 3

Agneaux de diverses couleurs issus des brebis blanches des troupeaux Mérinos inscrits et non inscrits des enquêtes 1979 et 1980
Lambs of various colours from the white ewes of the unregistered and registered Merino flocks of the 1979 and 1980 surveys

Troupeaux n°	Agneaux classés selon leur couleur										Fréquence additionnée des variants récessifs à <i>A^{10h}</i> en <i>Agouti</i> Enquête 1979	
	Blanc		Rouge		Noir ou pie noir		Blaireau		Joues rouges		Total	
	1979	1980	1979	1980	1979	1980	1979	1980	1979	1980	1979	1980
1	240		0		0		0		0		240	
3	2 600		3		6		0		0		2 609	
4	300		0		4		0		0		304	
4 bis	230		18		2		0		0		250	
4 ter	300		0		0		0		0		300	
5	1 200		0		5		0		0		1 205	
6	700		2		3		1		0		705	
7	850		0		7		0		1		858	
8	440	550	0	0	5	2	0	0	0	0	445	552
10	1 300	1 150	0	0	27	1	0	0	0	0	1 327	1 151
12	491	500	0	0	7	9	1	0	0	0	498	509
14	300	300	0	0	2	1	0	4	0	0	302	305
15	800	800	0	0	1	0	0	6	0	0	801	806
16	700	500	0	0	1	0	0	0	0	0	701	500

Troupeaux non inscrits

17	394	500	1	10	3	14	0	0	0	0	398	524	0,00753	0,08682
19	400	462	0	0	1	1	0	0	0	0	401	463	0,00249	0,04990
20	300	230	0	0	1	0	0	0	0	0	301	230	0,00332	0,05762
21	360	357	10	0	2	2	0	0	0	0	372	359	0,00538	0,07335
22	817	835	0	0	2	5	0	0	0	0	819	840	0,00244	0,04939
23	220	300	0	0	0	0	1	0	0	0	221	300	0,00452	0,06723
24	1 100	800	0	0	1	7	0	0	0	0	1 101	807	0,00727	0,08526
25	200	155	0	0	2	0	4	2	0	0	206	157	0,02912	0,17065
27		700		0		2	0	0	0	0		702		
28		600		0		14	3	0	0	0		617		
29		280		0		3	0	0	0	0		283		
31		200		0		1	0	0	0	0		201		
32		700		0		3	0	0	0	0		703		
2	1 000		0		3						1 003			
19 bis	1 249		0		7		0				1 257			
9	415	642	0	0	1	1	1	0	0	0	416	643		
13	650	550	0	0	1	0	0	0	0	0	651	550		
18	1 400	1 400	0	0	1	0	0	0	0	0	1 401	1 400		
11		460		0		0	0	0	0	0		460		
26		1 800		0		3						1 803		
30		800		0		0						800		
Troupeaux non inscrits														
Troupeaux inscrits														

(1) Nombre d'agneaux nés, établi en multipliant le nombre de brebis présentes par le coefficient 1,17, prolificité moyenne des troupeaux de l'enquête 79.

TABLEAU 4

Fréquences des agneaux de différentes couleurs issus des brebis blanches des différentes populations, inscrites ou non

	Date de l'enquête	Types de populations	Nombre de troupeaux	Nombre total d'agneaux nés	Blancs (a)		Rouges (b)	
					n	f	n	f
1	1979	Vus en 1979 seulement	8	6 471	6 420	0,9921	23	3,55.10 ⁻³
2	1979	Vus en 1979 et 1980 ..	14	7 893	7 822	0,9910	11	1,39.10 ⁻³
3	1980	Vus en 1980 seulement	5	2 506	2 480	0,9896	0	0,00
4	1980	Vus en 1979 et 1980 ..	14	7 503	7 439	0,9914	10	1,33.10 ⁻³
5	1979	Tous troupeaux vus en 1979	22	14 364	14 242	0,9915	34	2,36.10 ⁻³
6	1980	Tous troupeaux vus en 1980	19	10 009	9 919	0,9910	10	1,00.10 ⁻³
Troupeaux inscrits								
7	1979	Vus en 1979 seulement	2	2 260	2 249	0,9951	0	0,00
8	1979	Vus en 1979 et 1980 ..	3	2 468	2 465	0,9988	0	0,00
9	1980	Vus en 1980 seulement	3	3 063	3 060	0,9990	0	0,00
10	1980	Vus en 1979 et 1980 ..	3	2 593	2 592	0,9996	0	0,00
11	1979	Tous troupeaux vus en 1979	5	4 728	4 714	0,9970	0	0,00
12	1980	Tous troupeaux vus en 1980	6	5 656	5 652	0,9929	0	0,00

4) Les phénotypes panachés

On a réparti les mères pigmentées en noir ainsi que les agneaux pigmentés en noir ou en rouge dans les classes de panachure (cf. tabl. 2).

La distribution comparée de la panachure sur fond rouge ou noir chez les agneaux est illustrée dans la figure 5, ce qui montre déjà bien l'expressivité différente du facteur de panachure selon le fond pigmenté.

B) Les ségrégations et les fréquences

Dans le tableau 3 on trouvera les effectifs des agneaux de différentes couleurs issus des brebis blanches lors des agnelages d'automne 1978 et 1979.

Frequencies of lambs of various colour born from the white ewes of the various registered and unregistered populations

Nombre et fréquences des agneaux

Noirs ou pie noir (c)		Blaireau (d)		Joues rouges (e)		(c) + (d) + (e)	
n	f	n	f	n	f	n	f
27	$4,17.10^{-3}$	1	$1,54.10^{-4}$	1	$1,54.10^{-4}$	29	$4,48.10^{-3}$
55	$6,95.10^{-3}$	6	$7,58.10^{-4}$	0	0,00	61	$7,73.10^{-3}$
23	$9,17.10^{-3}$	3	$1,20.10^{-3}$	0	0,00	26	$10,38.10^{-3}$
42	$5,59.10^{-3}$	12	$1,60.10^{-3}$	0	0,00	54	$7,20.10^{-3}$
82	$5,70.10^{-3}$	7	$4,87.10^{-4}$	1	$7,00.10^{-5}$	90	$6,27.10^{-3}$
65	$6,49.10^{-3}$	15	$1,50.10^{-3}$	0	0,00	80	$7,99.10^{-3}$
10	$4,42.10^{-3}$	1	$4,42.10^{-4}$	0	0,00	11	$4,97.10^{-3}$
3	$1,22.10^{-3}$	0	0,00	0	0,00	3	$1,22.10^{-3}$
3	$9,79.10^{-4}$	0	0,00	0	0,00	3	$0,98.10^{-3}$
1	$3,86.10^{-4}$	0	0,00	0	0,00	1	$0,39.10^{-3}$
13	$2,75.10^{-3}$	1	$2,11.10^{-4}$	0	0,00	14	$2,96.10^{-3}$
14	$2,48.10^{-3}$	0	0,00	0	0,00	14	$2,48.10^{-3}$

Le tableau 4 donne les fréquences de ces agneaux colorés dans les différentes populations considérées (troupeaux inscrits ou non inscrits des deux enquêtes).

Dans le tableau 5 on trouvera les ségrégations observées dans les descendance des brebis noires (qui, rappelons le, sont toujours accouplées à des béliers blancs).

Dans le tableau 6 on a estimé les fréquences des allèles en *Agouti*, selon les deux méthodes exposées plus haut (en 2.D.2.) et reporté la valeur calculée.

La distribution de la fréquence additionnée des allèles récessifs à A^{wh} au locus *Agouti* est donnée dans la figure 6 parmi les troupeaux non inscrits de l'enquête de 1979. Les valeurs estimées par la méthode de la racine carrée qui ont permis d'établir cet histogramme sont données dans le tableau 3.

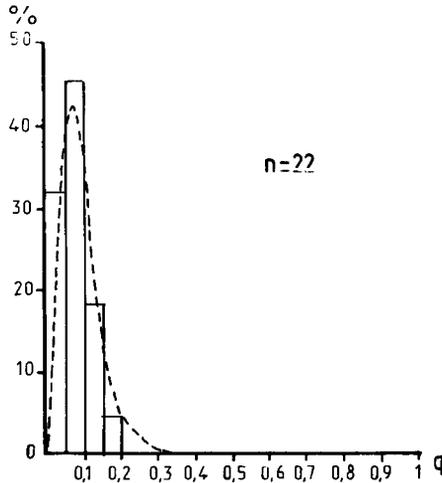


FIG. 6

Distribution des troupeaux non inscrits de l'enquête 1979 selon leur fréquence cumulée des allèles en Agouti (a et A^b) récessifs par rapport à A^{wh} et courbe d'ajustement

Distribution of the unregistered flocks of the 1979 survey according the cumulated frequency of their alleles in Agouti (a and A^b) recessive to A^{wh} and fitted curve

4. - Discussion

A) La formule génétique courante du Mérinos d'Arles blanc

Depuis surtout ADALSTEINSSON (1970) on admet que l'allèle de tête de la série *Agouti* : A^{wh}, qui donne le rouge uniforme chez le mouton, est capable, après modification de son expressivité, d'induire le blanc pur. Cet allèle serait de ce fait responsable de la couleur blanche de nombreuses races.

Cela semble être le cas pour le *Mérinos d'Arles* chez lequel on voit naître de temps en temps des animaux rouges ou pie rouge (cf. tabl. 3) et où ces taches seraient occasionnées par une faille du comportement des répresseurs de la couleur rouge chez les animaux A^{wh}A^{wh}, failles d'autant plus fréquentes que, parfois, des béliers d'autres races, en particulier des *Maurerous* à phénotype rouge, peuvent faire la saillie à l'alpage. A ce sujet, on a déjà évoqué dans le précédent article le cas du troupeau n° 21 (cf. tabl. 3) qui, précisément, estive près de la zone *Maurerous*.

Par ailleurs, les autres races *Mérinos* étudiées, *Mérinos australien* et *Mérinos à viande allemand*, semblent aussi porter cette formule génotypique (cf. BROOKER & DOLLING, 1969 a et LAUVERGNE, 1976).

Quant à l'allèle de panachure S^b ou s adjuvant de la couleur blanche (cf. LAUVERGNE, 1969), l'examen du tableau 2 montre qu'il a bien conservé ce comportement

en *Mérinos d'Arles* si l'on en juge par la différence d'expressivité de l'extension des taches entre les agneaux à pigmentation rouge et noire (cf. fig. 5) et que sa fréquence reste élevée dans la race : seulement 14 p. 100 d'agneaux pigmentés noirs uniformes, 0 p. 100 d'agneaux pigmentés rouge uniforme.

Au locus *B* (*Brun*) la présence d'agneaux eumélaniques dans la seule gamme des gris (10.0 ou 9.1 de l'échelle de la fig. 2) laisse à penser qu'il n'y a pas (ou alors en fréquence faible) de mutants récessifs pour le brun chocolat dans la race *Mérinos d'Arles*. Une nuance comparable à celle du brun chocolat n'apparaît en effet que secondairement chez les animaux des troupeaux considérés, sous l'influence de la lumière, comme chez les *Polwarth* pigmentés étudiés par LAUVERGNE *et al.* (1981).

Au locus *E* (*Extension*) le seul allèle présent semble être E^+ qui permet l'expressivité « normale » des génotypes en *Agouti*, le seul allèle semblable par son action à un variant déjà évoqué, pourrait être l'allèle de noir E^d , mais il est dominant, or il n'y a aucune trace dans nos données d'une manifestation dominante du noir.

Ainsi la formule des *Mérinos d'Arles* blancs la plus courante aux 4 loci de coloration *A* (*Agouti*), *B* (*Brun*), *E* (*Extension*) et *S* (*Panachure irrégulière*), serait :

$$\begin{array}{l} A^{wh} A^{wh} \\ B^+ B^+ \\ E^+ E^+ \\ S^b S^b \end{array}$$

B) Les variants colorés

Ils se manifestent au locus *Agouti* et au locus *S* comme déjà vu, mais il y a aussi des possibilités d'existence d'autres variants de panachure.

a) Au locus *Agouti*

Les observations phénotypiques données ci-avant montrent que les variants observés donnent des variations semblables à celles attribuées aux allèles *a* (*noir uniforme*) et *blaireau* (A^b) étudiés par les précédents auteurs en Australie, Islande et Corse (cf. BROOKER & DOLLING, 1969 a ; ADALSTEINSSON, 1970 et LAUVERGNE & ADALSTEINSSON, 1970 ; terminologie d'ADALSTEINSSON, 1974).

A ces deux allèles, il faudrait ajouter l'allèle A^r responsable du phénotype « joues rouges » entrevu en *Mérinos d'Arles* (cf. fig. 4), déjà décrit en Corse (LAUVERGNE & ADALSTEINSSON, 1976) et identifié en Australie (LAUVERGNE & DOLLING, observations non encore publiées).

Dans l'état actuel des connaissances, il est bien difficile de savoir si ces manifestations, très semblables il est vrai, sont attribuables dans ces trois races aux mêmes variants, ce qui rendrait moins abusif l'emploi d'une terminologie unique.

b) Au locus *S* (*Irregular spotting*) et à d'autres loci de panachure

En *S* l'allèle le plus courant, semble être l'allèle muté S^b (ou *s*), ADALSTEINSSON (1970, 1974), LAUVERGNE (1975) pour lequel la même considération de terminologie que pour les allèles en *Agouti* est valable.

Toutefois, si la présence de S^b explique assez bien les degrés 0, 1, 2, 3 et 7 de l'échelle de panachure de la figure 3, par contre, elle ne suffit pas, semble-t-il, pour expliquer les dessins 6 et 8 qui, il est vrai, se retrouvent assez rarement :

— le dessin 6 est une moucheture à notre connaissance encore ni décrite ni étudiée chez le Mouton ;

— le dessin 8 avec une ou deux taches isolées et dissymétriques, a été étudié par les Australiens KELLEY & SHAW (1942), HAYMAN & COOPER (1964) et BROOKER & DOLLING (1969 b). Ces auteurs le nomment « black spotting », « black spot » ou « piebald ». Une partie des animaux qui le portent se comporte comme des noirs aa avec une extension inusitée du blanc de la panachure, mais on voit aussi apparaître des animaux tout blanc dans des croisements « black spot » \times « black spot ». Ceci laisserait ainsi à penser que l'on peut obtenir le tout blanc avec la formule aa , par extension du blanc de la panachure, comme avec A^{wh} .

Selon BROOKER & DOLLING (1969 b), cette panachure pourrait aussi résulter de l'action d'un mutant à un autre locus que le locus que nous nommons S ou de l'action de polygènes. Dans certains cas enfin, ces taches noires pourraient provenir de mutations somatiques de A^{wh} en a , ou plutôt de E^+ en E^d .

La question ne semble pas entièrement résolue et, malheureusement, la nature de nos données ne permet guère de faire avancer sa solution. A noter également, au vu du tableau 2, que les éleveurs opèrent une certaine sélection parmi les agnelles noires quant à l'extension des marques. Ils préfèrent des brebis noires (environ 25 p. 100 contre 14 p. 100 à la naissance) au détriment des animaux des classes 2, 4 et 7, le pourcentage d'animaux HST (classe 1) à la naissance restant le même à l'âge adulte qu'à la naissance.

C) Les fréquences géniques et leur équilibre

1) Au locus *Agouti*

a) La fréquence d'équilibre des récessifs groupés

Le tableau 6 montre une assez bonne correspondance entre la valeur calculée pour la fréquence additionnée des allèles récessifs à A^{wh} en *Agouti* : 8.10^{-2} et les valeurs observées en 1979 et 1980 : resp. $5,4.10^{-2}$ et $5,0.10^{-2}$. La fréquence correspondante dans les troupeaux non inscrits se situe normalement à une valeur un peu supérieure (près de 10^{-1}) puisqu'on emploie quelques reproductrices colorées qui « injectent » à chaque génération des allèles récessifs.

Dans l'état relativement imprécis de nos données (cf. LAUVERGNE *et al.*, 1980, pour la discussion sur la précision des comptages) il semble exagéré de procéder à des tests statistiques très élaborés de comparaison des fréquences. Retenons seulement que l'avantage sélectif présenté selon ADALSTEINSSON (1975) par certains génotypes au locus A explique parfaitement la situation en *Mérinos d'Arles*.

A noter qu'en Australie HAYMAN & COOPER (1965), après une première estimation de $q = 5.10^{-2}$, concluaient que la fréquence de ces allèles récessifs en race *Mérinos* pouvait atteindre la valeur 9.10^{-2} . On reste, là encore, dans la même « fourchette ».

b) *Les fréquences relatives de A^b (blaireau) et a (noir récessif)*

La fréquence de A^b , est de 10 à 26 fois inférieure à celle de a (tabl. 6). C'est l'ordre de grandeur également observé en Islande (1 à 25) alors que ce rapport est inférieur en Corse (1 à 4), ADALSTEINSSON & WARDUM (1978). Ainsi la fréquence cumulée des récessifs à A^{wh} est principalement la fréquence de a.

2) *Au locus S*

D'après le tableau 2 la fréquence des animaux pie parmi les animaux pigmentés de noir prend la valeur $f = 0,868$.

En prenant un éventail de valeur pour w autour de la valeur centrale $w = 0,50$, on obtient les valeurs suivantes pour les fréquences de s :

pour	w = 0,40	q = 0,613
	w = 0,50	q = 0,557
	w = 0,60	q = 0,480

Dans ces conditions, la fréquence parmi les pigmentés noirs d'animaux de formule $S+S^+$ est comprise entre 0,15 et 0,27. Ainsi, même si S^b est un adjuvant pour l'obtention du blanc (ce qui expliquerait sa haute fréquence), sa présence n'apparaît pas absolument indispensable.

Il est possible toutefois que cette pénétrance soit sous-évaluée chez les animaux pigmentés noirs car chez les pigmentés rouges, on n'observe aucun animal au patron uniforme (cf. tabl. 3, fig. 5) si bien que la fréquence de S^b devrait être plus élevée que ci-dessus évaluée.

En fait, en reprenant la revue de ADALSTEINSSON & WARDUM (1978) on voit que, dans des races où a pu s'exercer une sélection à l'encontre des taches blanches la fréquence de S^b était nulle (*Shetland, Orkney*) alors qu'elle était de l'ordre de 0,70 dans des races comme le mouton de *Corse* ou des *Faroe* où aucune sélection particulière de ce type n'a été exercée, semble-t-il. Dans une race comme le mouton *Islandais* où la fréquence a une valeur intermédiaire (0,30) cela pourrait résulter de la conjonction de forces de sélection antagonistes : en faveur de S^b lorsque l'on veut augmenter la fréquence du blanc à l'encontre de ce gène lorsque l'on ne conserve que des reproducteurs pigmentés dépourvus de panachures.

Ces modèles diffèrent toutefois de notre modèle « *Mérinos* » ce qui fait que, compte tenu des remarques antérieures concernant la pénétrance, on est loin de pouvoir conclure d'une manière définitive.

D) *La distribution des fréquences cumulées des récessifs à A^{wh} en Agouti parmi les troupeaux*

Le test d'ajustement à la loi bêta envisagée plus haut n'est possible que parmi les troupeaux non inscrits (au nombre de 22), les troupeaux inscrits étant trop peu nombreux. On introduit donc un biais dû à l'emploi de femelles colorées.

Pour ces troupeaux on a pour N (l'effectif moyen des mâles) une valeur de 16 (cf. LAUVERGNE *et al.*, 1980) et pour q une valeur de 10^{-1} (cf. tableau 6). On a

alors une distribution bêta (3,29) qui est représentée dans la figure 6 en traits tiretés. Le χ^2 d'ajustement des données observées à cette distribution prend alors la valeur 3,08 qui est bien inférieure à la valeur 5,99 prise par le χ^2 à deux degrés de liberté au seuil de 5 p. 100.

Ainsi, même avec le biais introduit par la présence de femelles colorées, la fréquence cumulée des récessifs à A^{wh} dans les troupeaux non inscrits ne s'écarte pas significativement de la loi d'équilibre établie en supposant que tous les troupeaux ont le même effectif (ici l'effectif moyen) et qu'ils échangent des reproducteurs.

On avait fait, il y a quelques années, une observation semblable à propos de la distribution du gène responsable des pendeloques dans des troupeaux de race *Sarde* (CASU *et al.*, 1970).

E) *Les conséquences de l'actuelle situation génique pour la race Mérinos d'Arles*

1) *Une production d'agneaux colorés difficilement évitable*

Après les observations australiennes, nos analyses confirment donc l'existence d'un mécanisme génétique (apparemment l'avantage sélectif des mères hétérozygotes qui compense l'élimination des homozygotes colorés) responsable d'un état d'équilibre stable des fréquences des gènes pour la pigmentation dans les races blanches.

La seule possibilité d'éradication serait alors la pratique du testage sur la descendance des béliers, une pratique difficile à mettre en œuvre car elle imposerait la généralisation de la monte en main encore rarement mise en œuvre en *Mérinos d'Arles* et aussi la constitution de noyaux de femelles homozygotes *aa*, pour la détection des mâles hétérozygotes, la valeur très basse de la fréquence de *a* parmi les femelles blanches obligeant en outre de faire des lots de testage de trop grande taille.

De fait, il n'y a pas lieu de s'inquiéter car le système génétique de sélection/contre sélection en place conduit à une production faible d'animaux colorés (moins de 0,5 p. 100).

2) *La production de laine pigmentée*

La fréquence d'animaux noirs ou pie noir adultes dans la race, seuls producteurs d'une quantité notable de laine pigmentée (les blaireaux, rappelons-le, n'ont que le ventre pigmenté en noir) s'établit autour de 0,48 p. 100 (cf. LAUVERGNE *et al.*, 1980). C'est un chiffre finalement assez proche de 0,43 p. 100 donné par LAUVERGNE *et al.* (1979) pour la quantité de laine noire récoltée parmi les races françaises blanches. Le léger excès en *Mérinos d'Arles* proviendrait du fait que le chiffre officiel français concerne les laines pigmentées collectées qui, étant payées moins cher, ne rassemblent pas l'ensemble des laines pigmentées produites.

Vu les effectifs du *Mérinos d'Arles* et en tablant sur un poids de toison moyen de 3 kg (QUITTET, 1965), cela signifie qu'environ 10 tonnes de laines pigmentées en suint sont produites chaque année en race *Mérinos d'Arles*.

3) *Un réservoir de gènes colorés*

Du fait de cette situation d'équilibre génétique, qui est même renforcée par la conservation, dans les troupeaux non inscrits, d'un certain nombre de reproductrices pigmentées, on dispose en race *Mérinos d'Arles* d'un réservoir de gènes colorés maintenant bien identifiés.

5. - Conclusion

L'étude des variants colorés et de leur fréquence en *Mérinos d'Arles* confirme l'extension de l'emploi spontané et déjà ancien de l'allèle de tête de la série *Agouti* pour obtenir des toisons blanches. De ce choix allélique involontaire résulte par le jeu des coefficients de sélection naturelle et artificielle, une série d'équilibres apparemment stables pour la fréquence des allèles récessifs.

Reçu pour publication en juillet 1981.

Remerciements

Le manuscrit de cet article a été revu par Ph. MÉRAT et Ph. DREUX qui ont suggéré d'utiles amendements.

Summary

Color variants in the Arles Merino Sheep

II. - *The recessives and their frequencies in the progeny*

The progeny of the 35 registered and non registered flocks of *Merinos d'Arles*, examined in a previous article, are here analyzed to determine the genetic color formula for the breed, the color variants presently segregating, their frequency and the state of equilibrium of these frequencies.

The four color loci, being dealt with in the present article are *A* (*Agouti*), *B* (*Brown*), *E* (*Extension*) and *S* (*Irregular Spotting*). Using these loci, the color formula for the standard color of the breed, pure white, may be described as : $A^{wh} A^{wh}$, $B+B+$, $E+E+$ and $S^b S^b$, $S^b S^+$ or $S+S+$. The allele, A^{wh} , at the *Agouti* locus is epistatic to all alleles at the other loci. Without the action of modifiers, this allele determines the extension of red (phaeomelanin) over the entire fleece. It is relatively easy to eliminate this pigment through selection and it is in this fashion that the pure white of the breed was undoubtedly obtained.

At the *Brown* locus, the wild-type allele, $B+$ gives the eumelanin black encountered in the breed. At the *Extension* locus, again the wild-type allele, $E+$, is the most frequent. Conversely, at the *S* locus, the mutant S^b is more frequent than the wild-type allele, S^+ . This latter may be explained by the fact that the S^b gene reduces the amount of phaeomelanin, due to A^{wh} , and thus would have encountered selective pressure during selection for white wool.

In addition to the presently segregating alleles at the *S* locus, some color variants are also present at the *Agouti* locus these being *a* (recessive black), *A^b* (reserve badgerface) and much less frequently *A^{re}* (red eye or, better, red cheek).

The estimated frequency of *a* varies from 5.0×10^{-2} in non-registered flocks to 10^{-1} in registered flocks. This difference may be explained by the fact that in non-registered flocks, there is a tendency to retain colored females. The frequency of *A^b* is in the neighborhood of 20 times less than the frequency of *a* and the frequency of *A^{re}* is extremely low.

The various alleles at the *Agouti* locus appear to be in a stable equilibrium state. It is hypothesized that while selection pressure is maintained in the direction of white fleece and thus against the alleles recessive to *A^{wh}* (particularly in the registered flocks; genotype *A^{wh}A^{wh}*) that natural selection favors the heterozygotes through increased prolificacy of heterozygous females.

The calculated value of the frequency at equilibrium (utilizing selection coefficients derived from observations made on the *Icelandic* breed) is approximately 8×10^{-2} , a value between those estimated for non-registered and registered flocks in the present study: 5×10^{-2} and 10^{-1} , respectively. Estimates of recessive alleles at the *Agouti* locus in other white breeds are comparable; for example 9×10^{-2} in the *Australian Merino*.

The distribution of gene frequencies of recessives of *A^{wh}* (those of *a* added to those of *A^b*) were established among non-registered flocks and compared with a theoretical equilibrium model. In the theoretical model, one may count for the size of the isolates, the effective mean of males (the least numerous sex, here $N = 16$) and one may then include the fact that a constant but limited exchange of breeding stock has been historically practiced. In these circumstances, the equilibrium state is attained with a mean estimated frequency which is found to be the calculated equilibrium frequency. Under these conditions, the law of theoretical distribution is a Beta law ($a = 3$, $b = 29$). The agreement with this law, which we have obtained is quite good thus giving at least indirect proof of a frequency equilibrium which is stable and ancient in this breed.

At the *S* locus, the frequency of *S^b* is intermediate; between 0.480 and 0.613 indicating its presence as a modifier of *A^{wh}* is not absolutely indispensable. *S^b* seems to have differential expression according to the type of melanin present in the fiber: in the presence of phaeomelanin the extension of white pattern is notably greater than its extension on a eumelanin background.

In the actual practical conditions of stock raising in the zone of *Merinos d'Arles*, it seems there is neither the possibility nor the desire of the breeders to lower the frequencies of recessive alleles at the *Agouti* locus below what they are at the present time.

Références bibliographiques

- ADALSTEINSSON S., 1970. Colour inheritance in *Icelandic* sheep and relation between colour, fertility and fertilization. *J. agr. Res. Icel.*, **2**, 3-135.
- ADALSTEINSSON S., 1974. Colour inheritance in farm animals and its application in selection. *1rst World Congr. Genet. appl. Livest. prod.*, **1**, 29-37.
- ADALSTEINSSON S., 1975. Depressed fertility in *Icelandic* sheep caused by a single colour gene. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **7**, 445-447.
- ADALSTEINSSON S., WARDUM M., 1978. Frequency of colour genes in Faeroe Islands Sheep. *J. Hered.*, **69**, 259-262.
- BROOKER M.G., DOLLING C.H.S., 1969a. Pigmentation of sheep. II. - The inheritance of colour patterns in black *Merinos*. *Aust. J. agric. Res.*, **20**, 387-394.
- BROOKER M.G., DOLLING C.H.S., 1969b. Pigmentation in sheep. III. - Piebald pattern in *Merinos*. *Aust. J. agric. Res.*, **20**, 523-432.

- CASU S., BOYAZOGLU J.G., LAUVERGNE J.J., 1970. Héritéité des pendeloques dans la race ovine Sarde. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **2**, 249-261.
- DENIS B., LAUVERGNE J.J., THÉRET M., 1978. Un variant clair du Mouflon Corsico-Sarde (*Ovis musimon*) dû à un allèle au locus B. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **10**, 507-515.
- HAYMAN R.H., COOPER D.W., 1964. The inheritance of black pigmentation in a family of inbred *Peppin Merinos*. *Aust. J. agric. Res.*, **15** (3), 453-460.
- HAYMAN R.H., COOPER D.W., 1965. The frequency of pigmented sheep in the *Australian Merino*. *Wool Technol. Sheep Breed.*, **12**, 81-85.
- KELLEY R.B., SHAW H.E.B., 1942. Note on the occurrence and inheritance of pigmented wool. *J. Coun. Sci. industr. Res. Aust.*, **15**, 1-3
- LAMOTTE M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.). *Bull. Biol. France Belgique*, suppl., **35**, 238 p.
- LAUVERGNE J.J., 1966. Contribution à l'étude de l'héritéité de la couleur du pelage chez les bovins domestiques. Thèse 3^e cycle Fac. Sci. Paris, 58 p.
- LAUVERGNE J.J., 1969. Héritéité de la couleur blanche du Mouton *Berrichon* croisé à des *Solognots*. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **1**, 219-226.
- LAUVERGNE J.J., 1975. Génétique de la couleur de la toison de trois races ovines françaises : *Berrichone*, *Bizet* et *Solognote*. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **7**, 263-276.
- LAUVERGNE J.J., 1976. Formules géniques pour la couleur de la toison du *Mérinos à viande allemand* et du Mouton *Akaraman* de Turquie. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **8**, 153-151.
- LAUVERGNE J.J., ADALSTEINSSON S., 1976. Gènes pour la couleur de la toison de la Brebis *Corse*. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **8**, 153-172.
- LAUVERGNE J.J., BOTTEMA S., 1979. Variants colorés chez le Mouton néerlandais des *Landes de Bruyère* (Heideschaap). *Ann. Génét. Sél. anim.*, **11**, 1-6.
- LAUVERGNE J.J., BURRILL Melinda J., DOLLING C.H.S., DENNIS Wendy S., 1981. Fading with light and greying with age in the fleece of black australian *Polwarth* Sheep. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **13**, 93-109.
- LAUVERGNE J.J., BURRILL Melinda J., SADORGE A., 1980. *Les variants colorés Mérinos d'Arles*. I. - Etude de la génération parentale. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **12**, 321-342.
- LAUVERGNE J.J., HOWELL W.E., 1978. Un premier inventaire génétique de la Chèvre *Corse* (gènes à effets visibles). *Ethnozootechnie*, **22**, 86-93.
- LINDLEY D.V., 1965. *Introduction to Probability and statistics from a Bayesian point view, Part. 2 : Inference*. Cambridge University Press, Cambridge.
- QUITTET E., 1965. Races ovines françaises. *La Maison Rustique*, Paris, 2^e éd., tirage 1976, 64-69.
- WRIGHT S., 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics*, **16**, 97-159.