

AVANTAGE LIÉ AU GÉNOTYPE *Hi hi* POUR L'INTENSITÉ DE PONTE CHEZ LA POULE

P. MÉRAT et L. DURAND

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

RÉSUMÉ

Complétant celles d'un article antérieur (DURAND et MÉRAT, 1971) les données présentes montrent, dans une population expérimentale, et sur une période allant de 1966 à 1971 inclus, une supériorité très appréciable pour la ponte jusqu'à 10 mois d'âge environ, associée à l'état hétérozygote *Hi hi* comparativement aux génotypes *Hi Hi* et *hi hi* pour le gène *Hi* responsable d'un facteur antigénique décelé par des extraits végétaux.

Des données recueillies sur une génération de deux autres souches expérimentales suggèrent un effet dans le même sens, au moins pour le phénotype (*Hi*) comparé au phénotype récessif.

Le caractère pléiotropique possible de cet effet et son intérêt éventuel en sélection en vue du croisement sont brièvement discutés.

INTRODUCTION

Dans un article antérieur (DURAND et MÉRAT, 1971), nous avons analysé, dans un troupeau expérimental, la transmission héréditaire d'un agglutinogène présent sur les hématies. Celui-ci est décelé par des extraits végétaux (lentilles notamment), et correspond à un gène simple à deux allèles vraisemblablement identique au facteur *Hi* déjà décrit par SCHEINBERG et RECKEL (1961) ; l'allèle dominant correspond à la présence de l'agglutinogène.

Nous avons mis en évidence, dans notre population, une association entre ce facteur et plusieurs caractères quantitatifs. La plus importante est le fait que les poules « positives » (en majorité *Hi hi*) produisent un nombre d'œufs de 8,5 p. 100 plus élevé que les « négatives » (*hi hi*) pendant les premiers mois de ponte. Ce résultat, hautement significatif dans l'ensemble ($P < 0,001$) était régulièrement de même sens sur 7 générations nées à des années ou saisons différentes, issues de groupes de reproducteurs distincts.

En outre, une comparaison de la ponte moyenne dans des familles comportant un pourcentage différent des génotypes *Hi Hi* et *Hi hi* parmi les filles de phénotype « positif » suggérerait aussi une supériorité de l'hétérozygote sur l'homozygote dominant pour le nombre d'œufs pondus.

Étant donné l'importance appréciable des différences de production d'œufs associées dans cette population au locus en question, et l'absence d'études antérieures sur ce point, nous avons voulu apporter ici des données complémentaires, soit issues du même matériel génétique (comparaisons plus complètes en particulier entre génotypes *Hi Hi* et *Hi hi*), soit à partir de populations d'origine différente.

MATÉRIEL, ET MÉTHODES

La population étudiée à *Jouy* et ses conditions d'élevage ont déjà été décrites dans notre publication précédente (DURAND et MÉRAT, 1971), ainsi que le mode d'identification des phénotypes et la définition des caractères quantitatifs enregistrés. Nous rappellerons seulement quelques points principaux. La population est subdivisée en deux troupeaux, reproduits en pedigree et sans consanguinité systématique, l'un au printemps, l'autre à l'automne. Chaque reproductrice est accouplée à un seul coq. Les pondeuses sont élevées au sol jusqu'en 1968, en cages à partir de 1969. Les résultats analysés ici vont de 1966 à 1971 inclus.

Deux sortes de comparaisons sont tirées de ces données.

D'une part, des poules « positives » (*Hi Hi* ou, pour la majorité, *Hi hi*) sont comparées à leurs sœurs « négatives » (*hi hi*) pour divers caractères et spécialement le nombre d'œufs jusqu'à une date fixe (correspondant en moyenne à 10 mois d'âge environ), par la méthode des couples. Les résultats reprennent les données de notre article antérieur (1966 à 1969) auxquelles s'ajoutent les années 1970 et 1971. Nous détaillons les comparaisons entre génotype *Hi hi* et *hi hi*, obtenus à partir de certains croisements, ou entre génotypes *Hi hi* ou *Hi Hi* et *hi hi*, fournis par d'autres croisements.

D'autre part, la comparaison entre génotypes *Hi Hi* et *Hi hi* est indirecte : leur identification individuelle n'est possible que par des tests de descendance difficilement réalisables à grande échelle. A défaut, nous avons comparé la moyenne des filles de phénotype « positif » issues de familles contenant une proportion théorique différente de ces génotypes. Dans ce sens, nous avons d'abord mis en regard (en reprenant et complétant les résultats de notre article précédent) la moyenne des filles issues de mères de génotype vérifié *Hi Hi* ou *Hi hi* et de pères d'un même génotype, *Hi hi* en l'occurrence. La descendance des deux types de mères comporte, à l'intérieur du phénotype (*Hi*), une proportion théorique du génotype *Hi Hi* respectivement de moitié et d'un tiers. De plus, nous avons rassemblé d'autres données, concernant la comparaison entre descendantes « positives » de mères *Hi hi* accouplées à des pères *Hi hi* (proportion théorique de filles *Hi Hi* égale à un tiers) ou de mères du même génotype accouplées à des coqs *hi hi* (0 p. 100 de filles *Hi Hi*).

Enfin, nous avons pu réunir des couples de sœurs, l'une « positive », l'autre « négative », comparées pour le poids à 10 semaines d'âge, le poids moyen des 10 premiers œufs et le nombre d'œufs pondus à 350 jours d'âge, dans la génération élevée en 1970 de deux souches de la Station de recherches avicoles de Nouzilly. L'une d'elles, d'origine indépendante de la souche « *Jouy* », était issue initialement d'un croisement entre *Leghorn* et races plus lourdes (« L 22 ») ; l'autre provenait d'un croisement entre *Rhode-Island* et plusieurs autres races (« M 55 ») et présentait une communauté d'origine partielle avec la population de « *Jouy* ».

RÉSULTATS

I. — Comparaisons directes entre ♀♀ de phénotype (*Hi*) et (*hi*), souche « *Jouy* »

Le tableau 1 présente les valeurs moyennes comparées des poules de phénotype (*Hi*) et (*hi*) pour divers caractères (total des données, 1966 à 1971 inclus).

Les différences trouvées précédemment (DURAND et MÉRAT, 1971) pour le nombre d'œufs, l'épaisseur des coquilles, la hauteur de l'albumen et le poids des poules adultes, sont pleinement confirmées et deviennent toutes significatives au-delà du seuil 0,1 p. 100.

TABLEAU I

Comparaison des valeurs moyennes des ♀♀ de phénotypes (Hi) et (hi) pour plusieurs caractères : Population « Jouy », total des années 1966 à 1971

Caractère	Nombre de couples	Valeur moyenne		t	Signification
		(Hi)	(hi)		
Poids à 8 semaines (g).....	326 (1)	715	722	1,20	NS
Age au 1 ^{er} œuf (jours)	496	164,8	166,5	1,51	NS
Nombre d'œufs contrôlés jusqu'à 10 mois d'âge	468	70,9	64,7	5,36	P < 0,001
Poids moyen des œufs (g).....	343	51,5	51,8	1,22	NS
Épaisseur de coquille (0,01 mm) ...	375	37,1	36,4	3,53	P < 0,001
Hauteur de l'albumen (0,1 mm) ...	365	63,7	66,2	3,61	P < 0,001
Poids des ♀♀ adultes (g).....	448	2 310	2 368	3,33	P < 0,001

(1) Le choix des couples était plus restrictif pour le poids à 8 semaines (même date d'éclosion pour les deux membres du couple) d'où l'effectif plus faible pour ce caractère.

Il se confirme aussi que la variance intra-années de l'âge au 1^{er} œuf, du nombre d'œufs et de l'épaisseur des coquilles est sensiblement plus élevée pour les poules « négatives », de phénotype (hi), le test F étant significatif au seuil 1 p. 100, 1 p. 100 et 5 p. 100 respectivement. (Valeurs correspondantes de F : 1,44, 1,26 et 1,28 respectivement.)

Dans ces données, les poules « positives » sont en majorité hétérozygotes *Hi hi*, mais une certaine proportion d'entre elles sont *Hi Hi*. Nous avons comparé la différence la plus importante, qui concerne le nombre d'œufs, suivant que le phénotype (Hi) correspond seulement au génotype hétérozygote ou, en partie, au génotype *Hi Hi*. En gardant les années ou les deux possibilités coexistaient, nous observons, pour 201 couples où la poule « positive » est certainement *Hi hi*, une différence moyenne de 8,3 œufs en faveur de ce génotype, et, pour 404 couples où le phénotype positif correspond en partie au génotype *Hi hi*, en partie à *Hi Hi*, une supériorité moyenne de 6,9 œufs par rapport au génotype *hi hi*. L'écart le plus grand semble donc être en faveur du génotype hétérozygote.

2. — Comparaisons indirectes entre génotypes *Hi Hi* et *Hi hi* à partir des moyennes des descendance de croisements différents: souche « Jouy »

Le tableau 2 montre, sur l'ensemble des années étudiées, les performances moyennes des poules « positives » issues d'accouplements comportant une proportion différente des génotypes *Hi Hi* et *Hi hi*. Ce tableau se divise en deux parties, l'une

correspond à la descendance de mères différentes avec les mêmes pères, l'autre à la descendance de mères du même génotype mais de pères de deux génotypes différents. Dans le premier cas, le nombre de mères *Hi Hi* est compris entre 21 et 24 et celui des mères *Hi hi* entre 69 et 75 suivant le caractère considéré. Dans le second, les effectifs correspondants sont compris entre 52 et 55 pour les mères accouplées à des pères *Hi hi* et sont de 28 pour celles appariées à des pères *hi hi*.

TABLEAU 2

*Comparaison de la valeur moyenne pour divers caractères de poules « positives » issues d'accouplements comportant une proportion différente des génotypes *Hi Hi* et *Hi hi* : Population « Jouy », total des années 1966 à 1971*

Caractère	Valeur Moyenne			
	Descendance des mêmes pères (<i>Hi hi</i>) avec des mères différentes		Descendance de mères du même génotype (<i>Hi hi</i>) avec des pères différents	
	Mères <i>Hi Hi</i> (50 % de filles <i>Hi Hi</i>)	Mères <i>Hi hi</i> (33,3 % de filles <i>Hi Hi</i>)	Pères <i>Hi hi</i> (33,3 % de filles <i>Hi Hi</i>)	Pères <i>hi hi</i> (0 % de filles <i>Hi Hi</i>)
Poids à 8 semaines des ♀♀ (g) ...	688	698	805	795
Age au 1 ^{er} œuf (j)	168,2	165,1	156,3	154,7
Nombre d'œufs	66,6	73,3	78,5	85,5
Poids moyen des œufs (g)	51,3	51,1	50,5	51,4
Épaisseur de coquille (0,01 mm) ..	37,7	37,1	37,4	37,3
Hauteur de l'albumen (0,1 mm) ..	67,0	67,0	62,6	66,1
Poids des ♀♀ adultes (g)	2 287	2 282	2 550	2 445

Les différences sont, pour la plupart des caractères, peu importantes et non significatives. L'on s'approche du seuil 5 p. 100 de signification dans l'une des comparaisons pour la hauteur de l'albumen ainsi que pour le poids des femelles adultes, mais la différence correspondante n'est pas significative dans l'autre comparaison. Ce n'est que pour le nombre d'œufs qu'un résultat d'apparence cohérente est observé : Pour les deux types de croisement donnant une proportion théorique plus grande du génotype *Hi hi* parmi les filles positives, la ponte est supérieure.

Le tableau 3 détaille l'analyse de la variance, en ce qui concerne le nombre d'œufs et pour chacune des deux comparaisons précédentes (parties 1 et 2 du tableau). Cette analyse est faite sur les moyennes de mères, avec les facteurs contrôlés « génotype » (de la mère et du père suivant le cas) et « génération », la méthode suivie étant celle de SNEDECOR et COCHRAN (1969) pour le cas de nombres variables dans les sous-classes, et la variance « interaction » n'ayant pas été estimée exactement. Il faut noter qu'avec plusieurs mères par père, il n'y avait pas indépendance totale entre les moyennes des différentes mères. Cependant, le nombre de mères retenues pour chaque père était faible en moyenne (souvent une seule). Par ailleurs et bien que les moyennes portant sur moins de 5 filles aient été éliminées, les effectifs à partir desquels les moyen-

nes de mères étaient calculées étaient moins hétérogènes que ceux concernant les moyennes par pères. Au total, les nombres de familles ont paru suffisants pour que l'analyse sur cette base soit acceptable.

En plus de ces deux séries de comparaisons (avec mères ou pères de génotype différent), nous avons comparé globalement la ponte des poules « positives » issues de deux groupes de croisements : Ceux donnant une proportion prévue non nulle du génotype *Hi Hi* (Nous disposons à cet effet des croisements ♂ *Hi hi* × ♀ *Hi Hi* ou ♂ *Hi hi* × ♀ *Hi hi*) et ceux ne donnant que des hétérozygotes *Hi hi* (croisements *Hi hi* × *hi hi* et *Hi Hi* × *hi hi* ou réciproques). Cette comparaison ne permet pas une estimation facile de la différence exacte entre génotypes *Hi Hi* et *Hi hi*, car les croisements du premier type donnant soit moitié, soit un tiers de filles *Hi Hi* sont en proportion variable suivant l'année. Cependant, le sens du résultat est une indication intéressante. Or, en moyenne sur l'ensemble des années, ce premier groupe de croisements donne 69,2 œufs contre 74,8 pour ceux ne contenant que des filles *Hi hi*. L'analyse de la variance de la partie 3 du tableau 3 montre que cette différence est hautement significative.

TABLEAU 3

*Analyse de variance du nombre d'œufs des poules « positives » sur les moyennes de mères, suivant la proportion des génotypes *Hi Hi* ou *Hi hi* et la génération : Population « Jouy » années 1966 à 1971*

Source de variation	Degrés de liberté	Variance	F	Signification
I. Descendance des mêmes pères (<i>Hi hi</i>) avec des mères <i>Hi Hi</i> ou <i>Hi hi</i>				
Génotype (de la mère)	1	327,3	2,38	P \approx 0,05
Génération	4	4 039,3	29,38	P < 0,001
Résiduelle	79	137,5	—	—
II. Descendance de mères <i>Hi hi</i> avec des pères <i>Hi hi</i> ou <i>hi hi</i>				
Génotype (du père)	1	782,5	3,41	P < 0,05
Génération	4	2 411,1	10,50	P < 0,001
Résiduelle	72	229,7	—	—
III. Descendance de tous les croisements comportant des oiseaux <i>Hi Hi</i> comparée à celle des croisements ne donnant que des hétérozygotes <i>Hi hi</i>				
Croisement	1	1 359,8	9,22	P < 0,001
Génération	7	6 649,6	45,10	P < 0,001
Résiduelle	201	147,4	—	—

Sur les données correspondant à la dernière partie du tableau 3, nous avons, parallèlement, fait une analyse en considérant les facteurs « génération » puis « génotype intra-génération ». La variance cumulée « génotype intra-génération » comparée à la résiduelle donne F = 2,73 p. 8 et 201 d.l., d'où P < 0,01. La conclusion est donc la même que celle à laquelle conduit le tableau 3.

De ces mêmes observations, enfin, nous avons cherché à tirer une autre indication en examinant la distribution de fréquence de la ponte des ♀♀ « positives », sur une base intra-années, dans les croisements donnant un mélange des génotypes *Hi Hi* et *Hi hi*, puis dans ceux ne donnant que le génotype hétérozygote. Dans le premier cas, la variance des écarts à la moyenne de l'année est plus élevée que dans le second ($F = 1,20$ pour 333 et 218 degrés de liberté ; P voisin de 0,05). Ceci suggère d'une façon différente l'existence d'un écart entre valeurs moyennes des génotypes *Hi Hi* et *Hi hi*.

3. — Comparaisons entre phénotypes (*Hi*) et (*hi*) dans deux autres populations

Des comparaisons entre poules de phénotype (*Hi*) et (*hi*) pour le poids à 10 semaines, le poids moyen des 10 premiers œufs et le nombre d'œufs pondus à 50 semaines d'âge, pour les souches « L 22 » et « M 55 » de *Nouzilly* sont contenues dans le tableau 4.

TABLEAU 4

Comparaison des valeurs moyennes des ♀♀ de phénotypes (*Hi*) et (*hi*) pour 3 caractères :
Souches « L 22 » et « M 55 », année 1970

Caractère	Nombre de couples	Valeur moyenne		<i>t</i>	Signification
		(<i>Hi</i>)	(<i>hi</i>)		
I. Souche « L 22 »					
Poids à 10 semaines (g)	74	847	840	0,46	NS
Nombre d'œufs contrôlés à 50 semaines .	78	131,8	123,5	2,20	$P < 0,05$
Poids moyen des premiers œufs (g)	80	41,4	41,1	0,65	NS
II. Souche « M 55 »					
Poids à 10 semaines (g)	27	1 069	1 076	0,30	NS
Nombre d'œufs contrôlés à 50 semaines .	29	130,4	126,3	0,83	NS
Poids moyen des premiers œufs (g)	33	41,9	42,8	0,70	NS

Les résultats ressemblent à ceux observés sur la population « Jouy » : La seule différence, significative au seuil 5 p. 100 dans la souche « L 22 » où le nombre de couples était le plus grand, concerne le nombre d'œufs et est en faveur du phénotype (*Hi*). Comme pour la souche « Jouy », ce phénotype devait correspondre en majorité au génotype *Hi hi*, d'après l'ordre de grandeur de la fréquence des deux allèles.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Tous les résultats précédents concordent pour indiquer l'existence, dans notre population expérimentale de Jouy-en-Josas, d'un avantage associé au génotype hétérozygote *Hi hi* pour le nombre d'œufs pondus, par rapport aux deux génotypes homo-

zygotes *Hi Hi* et *hi hi*. Un fait annexe à noter est que, dans la comparaison entre *Hi hi* et *hi hi*, non seulement les oiseaux *Hi hi* pondent plus d'œufs, mais les coquilles de ces œufs sont plus épaisses, ce qui va en sens contraire de la corrélation généralement observée entre ces deux caractères.

La supériorité des animaux de phénotype (*Hi*) sur les récessifs, estimée en pourcentage de la moyenne des deux phénotypes, y est de l'ordre de 9,1 p. 100. Nous avons déjà indiqué (DURAND et MÉRAT, 1971) qu'elle ne peut être due à l'absence d'identification de poules possédant l'allèle *Hi* et ne pondant pas lors du test. Dans les deux autres populations échantillonnées, les pourcentages correspondants (non exactement comparables, puisqu'il s'agit d'une période de contrôle plus longue) sont respectivement 6,5 p. 100 pour la souche « L, 22 » et 3,2 p. 100 pour la « M 55 ». Encore s'agit-il d'un mélange des génotypes *Hi hi* et *Hi Hi* comparé au génotype *hi hi*. La comparaison entre *Hi hi* seul et *hi hi*, réalisée sur la souche « Jouy », suggère pour le premier génotype une ponte supérieure de 11,4 p. 100 à la moyenne des deux. Cet effet associé à un gène unique apparaît relativement considérable. Le fait de le retrouver de même sens dans trois populations distinctes (quoique la « M 55 » ait une origine partiellement commune avec la souche « Jouy ») rend plausible, quoique non encore certaine, l'hypothèse d'un effet pléiotropique attaché au locus *Hi*, plutôt que d'un linkage plus ou moins étroit avec un gène influant sur la ponte.

Quant à la différence entre génotypes *Hi Hi* et *Hi hi* mise indirectement en évidence dans la souche « Jouy », elle paraît encore plus importante. Dans la comparaison des croisements avec père différent, l'infériorité de 8,2 p. 100 du croisement comportant un tiers de filles « positives » *Hi Hi* par rapport à celui qui ne comporte que des filles *Hi hi* permet d'estimer à 25,5 p. 100 le désavantage du premier génotype par rapport au second. Quant aux croisements de mère différente, l'un contient un tiers et l'autre moitié du génotype *Hi Hi* parmi les filles « positives ». Le désavantage moyen du second étant de 9,1 p. 100 de la valeur moyenne du premier, on serait conduit dans ce cas à estimer autour de 55 p. 100 l'infériorité de l'homozygote *Hi Hi* vis-à-vis de l'hétérozygote pris égal à 100.

Ces différences sont considérables. Quoique leur signification fasse au total peu de doute, on peut soupçonner leur valeur d'être surestimée par le hasard de l'échantillonnage. Il faut remarquer que celui-ci se répercute non seulement sur les variations du caractère quantitatif étudié (le nombre d'œufs) mais plus encore sur la proportion respective réelle des génotypes homozygotes dominant et hétérozygote, qui peut s'écarter de façon sensible de la proportion théorique prévue.

D'autre part, l'écart moyen estimé entre ces deux génotypes est plus considérable s'il est calculé à partir de croisements qui diffèrent par la mère qu'à partir de ceux où c'est le génotype du père qui est distinct au locus *Hi*. On peut se demander si les fluctuations aléatoires suffisent à expliquer ceci, ou s'il existerait un effet défavorable à la ponte, associé au génotype *Hi Hi* chez la mère (« Effet maternel » génétique). Nous n'avions pas trouvé précédemment de différence significative entre croisements réciproques comportant l'un une mère *Hi hi*, l'autre une mère *hi hi* (DURAND et MÉRAT 1971), mais nos données actuelles sont insuffisantes pour permettre de comparer des croisements réciproques comportant des mères *Hi Hi* opposées à des mères *Hi hi*.

L'hypothèse du caractère pléiotropique des effets associés au locus *Hi*, que nos résultats sur plusieurs populations tendraient à étayer, pourrait s'accorder également avec le polymorphisme fréquemment trouvé à ce locus (par exemple, BOREL, 1964 ;

MITSUMOTO, 1964 ; ERDÖS, 1969). Nous avons nous-mêmes trouvé une ségrégation de ce facteur dans six populations différentes à taux de consanguinité faible ou modéré (données non publiées).

Sous réserve de vérification plus complète de cette hypothèse, et dans la mesure où l'effet d' « overdominance » du gène *Hi* pour la ponte serait suffisamment général, on pourrait en tirer un parti relativement simple, soit dans des souches « ponte », soit dans des souches « femelle chair », par fixation de lignées parentales dans un sens ou dans l'autre pour obtenir des produits de croisement tous hétérozygotes. Comme nous l'avions mentionné (DURAND et MÉRAT, 1971), nos données actuelles ne montrent pas de différences significatives de mortalité post-embryonnaire entre génotypes au locus *Hi*. Il en est de même de la mortalité embryonnaire et du taux de fertilité (données non publiées).

Reçu pour publication en septembre 1973.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. BOYER, de la Station de Recherches avicoles, 37 - Nouzilly, d'avoir mis à notre disposition les données relatives aux populations « L 22 » et « M 55 ».

Nous sommes également reconnaissants au Professeur BERNIER, Oregon State University, pour ses remarques et critiques constructives de notre manuscrit.

SUMMARY

ADVANTAGE ASSOCIATED TO THE *Hi hi* GENOTYPE FOR EGG LAYING IN THE FOWL

Completing a previous paper (DURAND and MÉRAT, 1971), the present data show, in an experimental population, from 1966 to 1971 included, an appreciable superiority, for egg-laying till about 10 months of age, associated to the heterozygous state (*Hi hi*) compared to the genotypes *Hi Hi* and *hi hi*, for the *Hi* gene responsible for an antigen detected by seed extracts.

Data collected from one generation of two other experimental strains suggest an effect in the same direction, at least for the (*Hi*) phenotype compared to the recessive one.

The possible pleiotropic character and interest for breeding of this effect are briefly discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOREL J. F., 1964. *Recherches immunogénétiques sur des substances spécifiques de groupes chez la Poule et sur leur utilisation comme marqueurs de gènes dans l'élevage*. Thèse, Zürich.
- DURAND L., MÉRAT P., 1971. Agglutinogène *Hi* et performances chez la Poule. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **3**, 1, 5-15.
- ERDÖS A., 1969. Untersuchungen mit Phytoagglutininen bei Inzuchthühnern. *Blut*, **19**, 553-563.
- MITSUMOTO T., 1964. Chicken red cell agglutinogens and plant lectins. *Immunogenetics Letter* 3.
- SCHNEIDER S., RECKEL R. P., 1961. Detection of red cell agglutinogens with lectins in chicken. *Poult. Sci.*, **40**, 689-698.
- SNEDECOR G. W., COCHRAN W. G., 1969. *Statistical methods*. 6th ed. Iowa State University Press.