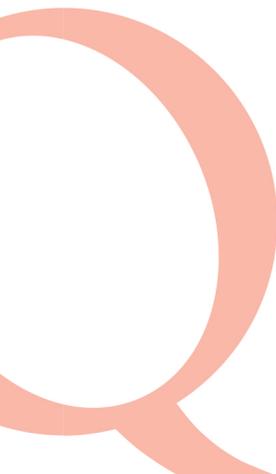




Les poules

Comprendre leur diversité
génétique visible



Les poules

Comprendre leur diversité génétique visible

Michèle Tixier-Boichard, coord.

Collection *Savoir-faire*

Les arthropodes du cotonnier
Pierre Jean Silvie et Bernard Papierok
2024, 190 p.

L'agriculture de conservation des sols
Stéphane Cordeau, Pierre-Alain Maron,
Jean-Pierre Sarthou, Bruno Chauvel, coord.
2024, 420 p.

Nutrition minérale des ruminants
François Meschy
2023 (3^e éd.), 244 p.

Pour citer cet ouvrage :

Tixier-Boichard M., 2025. *Les poules. Comprendre leur diversité génétique visible*, Versailles, éditions Quæ, 168 p.

Éditions Quæ
RD 10, 78026 Versailles Cedex
www.quae.com – www.quae-open.com

© éditions Quæ, 2025
ISBN papier : 978-2-7592-4038-8
ISBN PDF : 978-2-7592-4039-5
ISBN ePub : 978-2-7592-4040-1
ISSN : 1952-1251

L'édition de cet ouvrage a bénéficié du soutien financier de l'UMR GABI, du département de Génétique animale d'INRAE et du programme France 2030 ANR-11-IDEX-0003 de la Graduate School Biosphera de l'université Paris-Saclay.

Les versions numériques de cet ouvrage sont diffusées sous licence CC-by-NC-ND 4.0.

Certains termes techniques ou scientifiques sont signalés **en gras** dans le texte courant : ils sont expliqués dans un glossaire. En fin d'ouvrage figure aussi un index des locus ; il renvoie à la page de leur explication principale.

Sommaire

Préface	5
1. Ancêtres de la poule et domestication	7
Taxonomie.....	7
Domestication.....	12
Différenciation des races.....	14
2. Notions de base	17
La cellule, support de l'information génétique.....	17
Le génome de la poule.....	26
Les lois de Mendel et les bases moléculaires.....	30
Les écarts apparents aux lois de Mendel.....	37
Comment identifier le gène responsable d'un phénotype?.....	49
3. Principaux gènes affectant la pigmentation	53
Préambule : résumé des bases physiologiques de la pigmentation.....	53
Coloration de la peau.....	53
Coloration du plumage.....	60
Principaux dessins du plumage.....	82
Coloration de l'œil.....	89
Coloration de la coquille de l'œuf.....	92
4. Principaux gènes affectant la morphologie du plumage	97
Rappel sur le développement du plumage.....	97
Modification de la répartition des plumes.....	97
Modification de la croissance des plumes.....	105
Modification de la structure des plumes.....	112
5. Principaux gènes affectant la crête, la peau et ses annexes	119
La crête.....	119
Les gènes affectant la glande uropygiale.....	126
Les gènes affectant l'ergot.....	127
Les gènes affectant la peau des doigts.....	130
6. Principaux gènes affectant le squelette ou la taille	131
La taille.....	131
Les principaux gènes affectant les doigts.....	137
La colonne vertébrale.....	139
La tête.....	140

7. Défauts métaboliques déterminés par des gènes uniques	141
L'épilepsie, locus <i>EPI</i>	141
L'anomalie de l'équilibre, locus <i>LOCO</i>	141
L'odeur de poisson dans les œufs bruns, gène <i>FM03</i>	142
La goutte	143
Le diabète insipide, locus <i>DI</i>	143
Le vitiligo	144
L'absence d'ovulation, locus <i>RO</i>	144
Conclusion	145
Annexe 1	147
Annexe 2	148
Annexe 3	149
Glossaire	150
Index des locus par ordre alphabétique des symboles	152
Références bibliographiques	153
Les auteurs	167

Préface

C'est avec grand plaisir que je préface ce nouveau livre traitant de la génétique de la poule, écrit par des spécialistes de la génétique avicole.

Il y a vingt-cinq ans, j'avais publié aux Éditions de l'Inra un ouvrage destiné principalement aux éleveurs amateurs et aux sélectionneurs des souches colorées, *Les Poules – Diversité génétique visible*. Défendre la biodiversité, ce n'est pas seulement protéger les espèces sauvages, c'est aussi approfondir nos connaissances sur les espèces domestiquées qui ont permis à l'espèce humaine d'être ce qu'elle est aujourd'hui. L'espèce *Gallus gallus* présente tant de différentes mutations agissant sur la morphologie, la coloration, et même sur certaines anomalies pathologiques, qu'elle peut servir de « modèle animal » pour l'étude de maladies telles que l'épilepsie, le diabète insipide, l'obésité, la goutte et certaines formes de nanisme. Ces anomalies sont traitées dans ce nouvel ouvrage, alors que d'autres, peu fréquentes, ne sont mentionnées que pour mémoire.

Cette mise à jour était souhaitable, et je suis persuadé que cet ouvrage sera en bonne place dans la bibliothèque des éleveurs tant amateurs que professionnels.

Gérard Coquerelle

1

Ancêtres de la poule et domestication

Taxonomie

La poule appartient au genre *Gallus*, qui fait partie de la famille des Phasianidés dans l'ordre des Galliformes. Ce genre comprend quatre **espèces** encore présentes actuellement dans les zones de forêt subtropicale ou tropicale de l'Asie du Sud-Est. Afin de comparer la morphologie des espèces, et ensuite celle des **raças**, la figure 1.1 présente les différentes parties du corps d'un coq ainsi que leur dénomination.

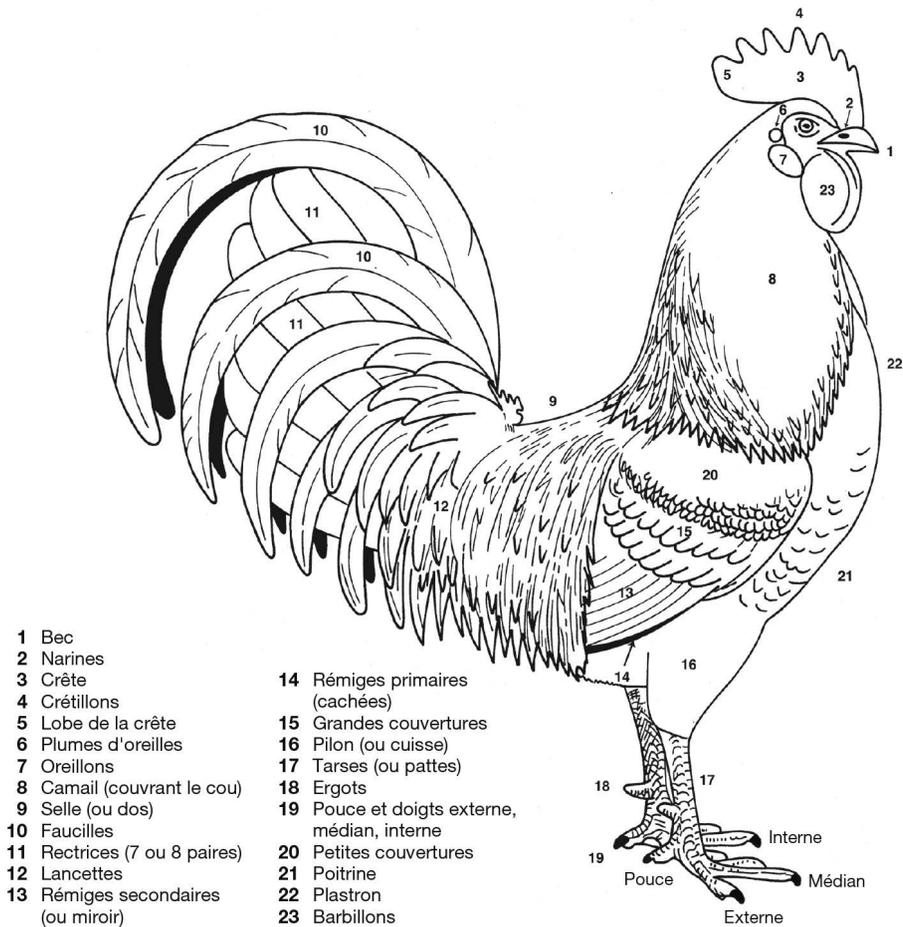


Figure 1.1. Différentes parties du corps d'un individu de l'espèce *Gallus gallus*. © Gérard Coquerelle.

Ces quatre espèces diffèrent par leur localisation géographique et leur morphologie. – L'espèce *Gallus gallus*, ou coq bankiva (en anglais *Red junglefowl*), a l'aire de répartition la plus vaste, allant du sud-est de l'Inde et du sud de la Chine jusqu'à l'Indonésie. Cette espèce est celle qui ressemble le plus à la poule domestique, et par exemple à la Gauloise dorée, avec une crête simple, un plumage très coloré chez le coq, avec la poitrine et la queue noires, un plumage plus terne chez la poule, avec la poitrine saumonée et les tarses gris-bleu. Cinq sous-espèces sont décrites : *G. g. gallus* (figure 1.2) et *G. g. murghi* (figure 1.3) ont des oreillons blancs, alors que *G. g. bankiva* (figure 1.4), *G. g. jabouillei* et *G. g. spadiceus* ont des oreillons rouges. D'une manière générale, ces sous-espèces se distinguent plus par le phénotype du coq que par celui de la poule, qui est toujours d'un gris-brun assez neutre (figure 1.5).



Figure 1.2. A) Coq de la sous-espèce *G. g. gallus*, à oreillons blancs, ou coq rouge de Cochinchine. B) Poule de la sous-espèce *G. g. gallus*, à oreillons blancs. © Wittawat Molee.



Figure 1.3. Coq de la sous-espèce *G. g. murghi* (Inde), à oreillons blancs. © Marc/Adobe Stock.



Figure 1.4. Coq et poule de la sous-espèce *G. g. bankiva* (Java), à oreillons rouges; les plumes du camail et de la selle du coq sont de couleur doré clair et plus arrondies que chez les autres sous-espèces. © Iqbal/Adobe Stock.



Figure 1.5. Poule de la sous-espèce *G. g. spadiceus* (nord-est de l'Inde et Thaïlande), à oreillons rouges, ayant la poitrine saumonée et le dos gris-brun. © Pluto Mc/Adobe Stock.

Ces cinq sous-espèces diffèrent par leur aire de répartition, comme leur nom commun l'indique, sachant que *G. g. spadiceus* et *G. g. gallus* coexistent en Thaïlande. Comme cette espèce est la plus proche morphologiquement du poulet domestique, elle a très tôt été proposée comme l'ancêtre de nos races de poules.

- L'espèce *Gallus sonneratii*, ou coq de Sonnerat (en anglais *Grey junglefowl*), montre un plumage à dominante plus argentée chez le coq (figure 1.6A) et la poule (figure 1.6B) par rapport à *G. gallus*; le coq montre aussi des plumes du camail cornées et une crête moins dentelée que celle du coq *G. gallus*; elle vit uniquement dans le sud-ouest du continent indien. Des études moléculaires ont montré que cette espèce est à l'origine du caractère 'peau jaune' observé chez nombre de races de poulets domestiques (Eriksson *et al.*, 2008).



Figure 1.6. A) Coq de l'espèce *Gallus sonneratii* (Inde). © Wrightouter/Adobe Stock. B) Poule de l'espèce *Gallus sonneratii* (Inde). © Phototrip.cz/Adobe Stock.

- L'espèce *Gallus lafayetii*, ou coq de Lafayette (en anglais *Sri Lankan junglefowl*), ne se trouve que sur l'île de Sri Lanka; le mâle (figure 1.7) se distingue surtout par une tache jaune vif sur la crête, également peu dentelée comme celle de *G. sonneratii*, ainsi qu'une touffe de plumes bleu-violet en haut du cou.

- L'espèce *Gallus varius*, ou coq de Java (en anglais *Green junglefowl*), se trouve sur l'île de Java et les îles environnantes, et présente la morphologie la plus originale avec un plumage de coloration verdâtre, des plumes arrondies chez le mâle et surtout un seul barbillon et une crête non dentelée, présentant avec la femelle des zones colorées jaune et bleu en plus du rouge habituel (figure 1.8). On observe aussi deux plumes rectrices supplémentaires à la queue. Enfin, le coq a un chant très particulier qui a conduit les marins de cette région à l'utiliser en tant que vigie pour signaler les autres navires ayant aussi un coq en vigie.

Le plumage des coqs sauvages subit une mue en période de repos sexuel, la mue d'éclipse, où les plumes du camail, et dans une moindre mesure de la selle (figure 1.1), deviennent noires et arrondies alors que la crête se flétrit. Le coq est



Figure 1.7. Coq de l'espèce *Gallus lafayetii* (Sri Lanka). © Mylasa/Adobe Stock.



Figure 1.8. Coq de l'espèce *Gallus varius* (Java). © Agami/Adobe Stock.

alors moins agressif. Une deuxième mue conduit au plumage habituel du coq en activité sexuelle. Ce phénomène n'est pas observé chez le coq domestique, sauf rarement chez des coqs combattants.

Domestication

Depuis une trentaine d'années, les approches fondées sur l'analyse de l'ADN se sont multipliées pour étudier la domestication chez la poule comme chez d'autres espèces. Le séquençage de l'ADN mitochondrial d'individus sauvages ou domestiques porte soit sur un fragment du **génom**e mitochondrial sur un grand nombre d'individus, soit sur le génome mitochondrial entier pour un plus petit nombre d'individus, et permet de tracer l'origine maternelle des populations. Depuis 2004, le génome de la poule a été entièrement séquencé, ce qui permet de reconstituer en partie l'histoire des populations dans la mesure où le génome peut être lu comme une archive. Les études de reséquençage du génome entier se sont multipliées depuis 2020 grâce à la baisse du coût du séquençage et à l'augmentation de capacité des ordinateurs pour l'analyse des données.

L'étude du génome entier a d'abord permis d'explorer plus finement les relations phylogénétiques au sein du genre *Gallus* d'une part, entre les espèces sauvages et les poulets domestiques d'autre part. Actuellement, la structure phylogénétique la plus probable au sein du genre *Gallus* est celle où l'espèce *G. gallus* se distingue en premier d'un groupe comprenant les trois autres espèces, où *G. varius* se sépare des deux espèces *G. sonneratii* et *G. lafayetii* qui sont les plus proches entre elles (Mariadassou *et al.*, 2021 ; figure 1.9).

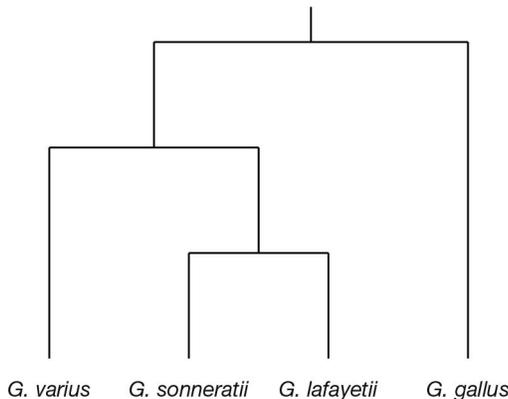


Figure 1.9. Schéma des relations phylogénétiques entre les quatre espèces du genre *Gallus*. La longueur de chaque branche traduit la distance entre les espèces.

Des croisements restent possibles entre espèces, comme l'a montré l'étude du génome d'individus *G. sonneratii* provenant de parcs zoologiques : plusieurs individus de différents parcs portaient une mitochondrie provenant de l'espèce *G. gallus*, et 10 % de leur génome étaient plus proches de *G. gallus* que d'individus

G. sonneratii capturés en Inde (Mariadassou *et al.*, 2021). Cette observation ne peut s'expliquer que par un croisement entre des poules *G. gallus*, transmettant leur mitochondrie, et des coqs *G. sonneratii*. Cet événement a pu se produire car la morphologie des femelles diffère très peu entre espèces. De plus, l'analyse réalisée a montré que les poules impliquées étaient plus probablement des poules domestiques.

Concernant la domestication, les études moléculaires ont confirmé que l'espèce *G. gallus* était l'ancêtre majeur du poulet domestique, mais pas l'ancêtre unique, puisque l'espèce *G. sonneratii* contribuerait à près de 5% du génome de la poule domestique, avec une proportion variable de 0,1 à 1,2% selon les races. Au sein de l'espèce *G. gallus*, la sous-espèce *G. g. spadiceus* a été proposée comme ayant le plus contribué à la domestication (Wang *et al.*, 2020), mais la contribution de *G. g. gallus* ne peut être éliminée à ce stade. L'interprétation des résultats moléculaires dépend en effet beaucoup de l'échantillonnage des individus sauvages de ces deux sous-espèces.

D'après une compilation récente des données archéologiques (Peters *et al.*, 2022), la domestication de la poule aurait eu lieu dans la région centrale de la Thaïlande actuelle. Le site le plus ancien montrant des preuves incontestées de présence de poulet domestique est celui de Ban Non Wat (15,27°N – 102,27°E), où des restes de poules domestiques datant de 3650 à 3250 ans avant le temps présent ont été clairement identifiés. L'interprétation la plus consensuelle est donc celle d'une domestication originelle dans cette zone, puis une diffusion en Chine centrale et en Asie du Sud, précédant une migration vers l'ouest en Mésopotamie, puis vers l'Afrique et la Méditerranée, et vers l'est en Océanie. Les foyers de domestication auparavant proposés en Chine du Nord ou en Inde ne sont pas retenus.

Sur le plan fonctionnel, les mécanismes physiologiques modifiés par la domestication concernent d'abord le comportement. Une expérience de sélection réalisée sur des poules de jungle a montré que la diminution de la peur vis-à-vis de l'être humain était associée à une modification du développement du cerveau (Tixier-Boichard *et al.*, 2024). La comparaison du génome de poules domestiques et de poules sauvages a aussi permis de montrer l'importance du récepteur à l'hormone TSH, qui stimule elle-même la production d'hormones thyroïdiennes et intervient dans la sensibilité à la photopériode (Tixier-Boichard *et al.*, 2024). Un **allèle** du **gène** *TSHR* a été quasiment fixé chez le poulet domestique par rapport à l'ancêtre sauvage, et l'analyse d'ADN ancien représentatif de différentes périodes historiques a montré que l'augmentation de la fréquence de cet allèle date du Moyen Âge et coïncide avec un changement des pratiques d'élevage (Tixier-Boichard *et al.*, 2024). Il ne s'agit donc pas à proprement parler d'une **mutation** de domestication, mais plutôt d'une réponse à la sélection imposée par ces pratiques.

Enfin, la domestication a permis de conserver de nombreuses mutations affectant la morphologie ou la couleur du plumage, susceptibles de diminuer le camouflage dans le milieu naturel et de conduire à un désavantage sélectif. L'élevage par l'espèce

humaine a retiré cette pression de sélection naturelle et a conduit à l'accumulation d'une grande diversité morphologique chez les poulets domestiques, dont le déterminisme est désormais mieux connu grâce à la génétique moléculaire.

Différenciation des races

Les animaux domestiqués ont migré avec les populations humaines et ont progressivement occupé presque toute la planète à partir du foyer de domestication localisé en Asie du Sud-Est. Ainsi, d'après l'analyse d'os fossiles dans des fouilles archéologiques, le poulet domestique serait arrivé en France il y a environ 2 500 ans, soit 500 ans avant l'ère chrétienne, alors qu'il ne serait arrivé que 1 000 ans plus tard en Afrique de l'Ouest (Peters *et al.*, 2022).

Alors que des races locales de poules présentes en Asie peuvent encore faire l'objet de croisements avec des poules de jungle et accumuler de nouveaux variants génétiques, les races européennes, géographiquement et temporellement très éloignées de l'ancêtre sauvage, représentent l'état de la diversité de l'espèce au moment de leur domestication, avant leur arrivée en Europe. Leur patrimoine génétique est bien différent de celui des populations domestiques contemporaines en Asie. En effet, elles aussi ont été soumises à la dérive génétique et à des effets fondateurs liés au choix de certains animaux lors de la création d'une race, deux phénomènes qui diminuent la diversité génétique. Il existe donc une séparation historique et génétique entre les races de poules européennes et asiatiques, sauf dans le cas de l'introduction récente de races asiatiques en Europe (Malomane *et al.*, 2019). En effet, une introduction massive de races asiatiques lourdes a eu lieu au XVIII^e siècle, dont dérivent les poulets de chair et les pondeuses commerciales à œufs bruns. Il est possible, à l'aide de marqueurs moléculaires, de distinguer les races de poules françaises qui ont subi cette introduction de celles qui ne l'ont pas subie (Berthouly *et al.*, 2008 ; Restoux *et al.*, 2022). De plus, on distingue les races anciennes de type méditerranéen, qui seraient arrivées en France depuis le Moyen-Orient et l'Inde, et celles de type continental, qui seraient arrivées par l'Europe centrale depuis l'Asie centrale.

Une différenciation plus poussée des poules domestiques a eu lieu à la suite de l'apparition de nouvelles mutations, de la dérive génétique et de l'adaptation aux conditions locales. En particulier, les modifications de la couleur du plumage et les variations morphologiques se sont accumulées sous l'effet de la sélection réalisée par les éleveurs. Pour les plus anciennes, les races standardisées ont été définies à partir du Moyen Âge par leurs particularités morphologiques, soit de couleur du plumage ou de la peau, soit de la forme de la crête, soit de la structure du plumage. Ces caractéristiques ont le plus souvent un déterminisme génétique simple, qui dépend d'un seul gène. Les gènes impliqués dans cette variation visible vont être décrits dans cet ouvrage. Certaines races ont en commun des particularités morphologiques qui ont défini des groupes de races. Par exemple, le groupe bourguignon est caractérisé par la barrure autosomale, les oreillons

blancs, les tarses gris-bleu, l'œil brun, le plumage argenté et la coquille blanche, alors que le groupe néerlandais-normand se caractérise par la crête double, une huppe volumineuse et la présence de favoris. On trouve également dans différentes régions et différents pays des races Coucou, exprimant le **phénotype** de barrure liée au sexe. La plupart de ces races sont localisées dans des régions côtières, ce qui laisse entendre que ce phénotype a été introduit par voie maritime.

Au-delà des caractères visibles, le génome des races de poules peut présenter plus ou moins de variabilité. C'est pourquoi les marqueurs moléculaires peuvent permettre de distinguer des races qui ont pourtant toutes la même couleur de plumage. Par exemple, les races Alsacienne, Barbezieux, Gasconne, Géline de Touraine, Houdan, ont toutes un plumage noir, mais sont bien distinguées lors du génotypage par des marqueurs moléculaires couvrant tout le génome (Restoux *et al.*, 2022). De plus, l'utilisation des marqueurs moléculaires permet de distinguer des croisements récents entre races, même si celles-ci ont la même couleur de plumage. En effet, la couleur est déterminée par une faible proportion du génome, et les différences génétiques entre deux races, dues à leur éloignement géographique et à leur historique de sélection, représentent une bien plus grande part de leur génome. Si l'on prolonge le raisonnement, on peut considérer que reconstituer une race ancienne sur la seule base de son standard ne reconstitue que son image, et non le patrimoine génétique qui faisait son originalité.

2

Notions de base

La cellule, support de l'information génétique

Cellule et ADN

La cellule est délimitée par une membrane plasmique formée de deux couches lipidiques. Les cellules animales sont nucléées (ou **eucaryotes**), sauf quelques cellules très spécialisées, par exemple les hématies (globules rouges) ou les thrombocytes (plaquettes) chez les mammifères. Chez les oiseaux, les globules rouges sont nucléés. Le noyau contient la plus grande partie de l'information génétique, sur des molécules d'ADN (acide désoxyribonucléique). L'ADN est une macromolécule complexe en forme de double hélice, composée de quatre bases azotées : l'adénine (A), la thymine (T), la cytosine (C) et la guanosine (G). Elle est enroulée et compactée autour de complexes protéiques, ce qui forme la chromatine. Cette chromatine est organisée en différents chromosomes (figure 2.1).

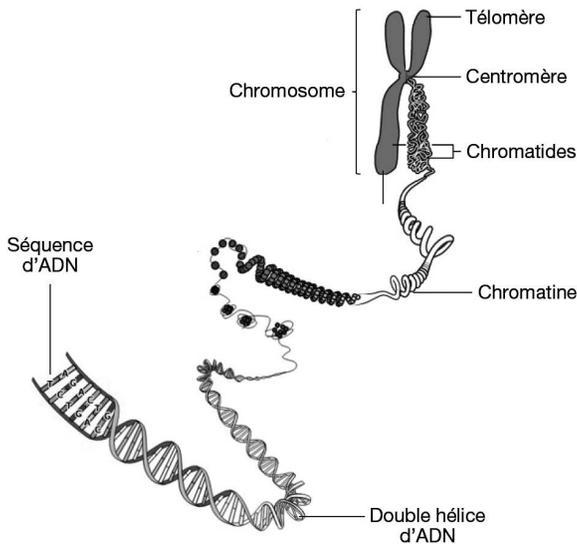


Figure 2.1. L'ADN est une molécule avec deux brins en double hélice. Elle s'enroule autour de protéines pour former la chromatine. Lors de la division cellulaire, la chromatine se compacte et se structure en chromosomes. Juste avant la division cellulaire, l'ADN est répliqué. Le chromosome est donc constitué de deux chromatides identiques correspondant chacune à une des copies de la molécule d'ADN. Elles sont unies par le centromère. La morphologie du chromosome est définie par la longueur des bras et par la position du centromère. Les extrémités sont les télomères.

L'ADN chromosomique est composé de séquences codant pour la synthèse de protéines (les gènes), et d'autres types de séquences (par exemple de l'ADN répété ou des séquences non codantes régulatrices). Toutefois, un gène est lui-même constitué de segments non codants, les introns, et de segments codants, les exons.

Par segment codant, on entend une succession de bases qui vont être transcrites en **ARN** (acide ribonucléique), lui-même ensuite traduit en une succession d'acides aminés constituant la protéine codée par le gène. La correspondance entre la séquence ADN et la succession d'acides aminés est décrite par un triplet de bases, le codon (tableau 2.1). Un codon correspond à un seul acide aminé, mais un acide aminé peut correspondre à plusieurs codons.

Tableau 2.1. Correspondance entre les codons et les acides aminés.

1 ^{re} position du codon	2 ^e position du codon				3 ^e position du codon
	T	C	A	G	
T	Phénylalanine (F)	Sérine (S)	Tyrosine (Y)	Cystéine (C)	T
	Phénylalanine (F)	Sérine (S)	Tyrosine (Y)	Cystéine (C)	C
	Leucine (L)	Sérine (S)	STOP	STOP	A
	Leucine (L)	Sérine (S)	STOP	Tryptophane (W)	G
C	Leucine (L)	Proline (P)	Histidine (H)	Arginine (R)	T
	Leucine (L)	Proline (P)	Histidine (H)	Arginine (R)	C
	Leucine (L)	Proline (P)	Glutamine (Q)	Arginine (R)	A
	Leucine (L)	Proline (P)	Glutamine (Q)	Arginine (R)	G
A	Isoleucine (I)	Thréonine (T)	Asparagine (N)	Sérine (S)	T
	Isoleucine (I)	Thréonine (T)	Asparagine (N)	Sérine (S)	C
	Isoleucine (I)	Thréonine (T)	Lysine (K)	Arginine (R)	A
	Méthionine (M)	Thréonine (T)	Lysine (K)	Arginine (R)	G
G	Valine (V)	Alanine (A)	Acide aspartique (D)	Glycine (G)	T
	Valine (V)	Alanine (A)	Acide aspartique (D)	Glycine (G)	C
	Valine (V)	Alanine (A)	Acide glutamique (E)	Glycine (G)	A
	Valine (V)	Alanine (A)	Acide glutamique (E)	Glycine (G)	G

Une substitution non synonyme est le remplacement d'une base par une autre dans une séquence codante qui change l'acide aminé obtenu. Par exemple, une substitution d'un C par un A dans un triplet TCT, qui devient TAT, conduit à remplacer une sérine par une tyrosine dans la protéine finale, ce qui peut altérer la fonction de la protéine. Trois codons sont particuliers : TAA, TAG, TGA. Ce sont des codons STOP, car ils arrêtent la transcription. Ainsi, une substitution d'un G par un A dans le codon TGG, en position 2 ou en position 3, arrête la transcription. Dans la suite de cet ouvrage, on décrira de façon résumée une substitution d'une base C par une base A en écrivant C1205A, où 1205 est la position de la