

PROPORTION DES SEXES (SEX-RATIO) CHEZ LES VOLAILLES

II. — DIFFÉRENCES ENTRE SOUCHES ET ENTRE FAMILLES

Ph. MÉRAT

*Station de Recherches avicoles,
Centre national de Recherches zootechniques, Jouy-en-Josas (Seine-et-Oise)*

SOMMAIRE

La proportion des sexes à huit semaines d'âge a été analysée sur environ 170 000 poussins pedigree appartenant à plusieurs souches et races différentes par la méthode de décomposition du χ^2 , pour déceler des variations possibles entre souches, entre années et entre familles.

Le sexe était vérifié à l'âge de dix semaines, puis vers six mois pour quelques cas douteux ; il doit donc refléter sans ambiguïté, sauf rares exceptions, le sexe génétique.

La proportion des sexes est donnée par souches (tableau 1). Des différences hautement significatives apparaissent entre souches ($P < 0,01$) et peut-être entre années intra-souches ($P < 0,05$). Leur interprétation est difficile du fait des nombreux facteurs ayant pu différer entre troupeaux.

A l'intérieur des souches et des années, la variabilité entre familles de demi-frères et demi-sœurs de même père, et de frères-sœurs, est reflétée par le tableau 2. Au total, et spécialement pour deux souches, il apparaît une hétérogénéité hautement significative entre la descendance des différents pères ($P < 0,001$) ; celle entre mères intra-pères atteint seulement le seuil 5 p. 100 de signification.

Le rapport F faisant intervenir les χ^2 d'hétérogénéité entre pères et entre mères intra-pères confirme, dans l'ensemble, et spécialement pour certaines souches, une hétérogénéité hautement significative ($P \neq 0,01$), dépendant spécifiquement du père (tableau 3).

Il y a un nombre significativement plus grand que prévu de familles de même père à excès significatif de mâles, aussi bien que de femelles ($P < 0,01$ dans les deux cas ; cf. tableau 4).

Sur la souche « Jouy », les familles de même père ayant, chaque année, le plus de ♂ ♂ ou de ♀ ♀, et celles à proportion intermédiaire, ne diffèrent ni par l'éclosion, ni par le taux de survie des poussins (tableaux 5 et 6). Cette conclusion est renforcée, partiellement du moins, par le sexage des embryons morts après le dix-huitième jour d'incubation (depuis 1959). L'hétérogénéité observée ne semble donc pas attribuable à une variation entre familles du rapport des taux de survie embryonnaires ou postembryonnaires des ♂ ♂ et des ♀ ♀.

L'aptitude, pour certains reproducteurs, à donner un excès d'enfants ♂ ou ♀ n'apparaît pas transmise à la génération suivante. Sur la souche « Jouy », la « sex ratio » donnée par les reproducteurs de l'un ou l'autre sexe issus de familles à excès significatif de ♂ ♂ ou de ♀ ♀ est très voisine de 1/1.

Ces faits indiquent que nos observations doivent bien être un échantillon sans distorsion de la proportion des sexes génétiques à la fertilisation.

Une interprétation de nos résultats par des gènes ou accidents chromosomiques capables d'inverser le sexe sans anomalies apparentes est très peu vraisemblable. Il reste donc l'hypothèse de différences entre familles pour la proportion d'ovules produits porteurs ou non du chromosome X, par suite de conditions différentes fournies à l'ovule lors de sa méiose. Certains travaux antérieurs suggèrent la possibilité d'influences de ce genre exercées par des facteurs du milieu.

Dans cette optique, la variabilité qui apparaît liée en propre aux pères, sur nos données, conduit à l'hypothèse d'une influence, sur la ségrégation méiotique de l'ovule, du sperme environnant déposé par le mâle.

Les conséquences possibles de ces résultats sont discutées.

INTRODUCTION

La proportion des sexes chez les volailles à l'éclosion (« sex ratio secondaire ») ou à un âge ultérieur (« sex ratio tertiaire ») a surtout été étudiée pour sa valeur globale. Les résultats publiés sont assez nombreux et portent sur des effectifs parfois très élevés. Beaucoup sont voisins de la proportion 1/1, mais certains s'en écartent, dans un sens ou dans l'autre, même si l'on omet ceux, peut-être moins sûrs, qui reposent sur l'examen du cloaque à 1 jour. C'est ce qui ressort du tableau donné par HUTT (1949), p. 458, sur les proportions de mâles à l'éclosion observées par divers auteurs. Nous avons vérifié, par le calcul d'un χ^2 d'hétérogénéité, que les divergences entre les résultats de ces chercheurs sont, statistiquement, extrêmement significatives ($\chi^2 = 70,9$ pour 10 degrés de liberté ; $P \ll 0,001$).

Ces écarts ont été obtenus sur des races et des souches diverses, ce qui peut suggérer des différences d'origine génétique. Ainsi, CALLENBACH (1929), BYERLY et JULI (1935), et CREW (1938), cités par HUTT, ont tous trois noté une proportion plus grande de mâles chez des Rhode-Island que chez des Leghorns blanches. COLES (1957) observe un excès de poussins femelles dans un troupeau de Leghorns blanches, et, au contraire, un excès de mâles dans un croisement sexable.

Quelques auteurs ont recherché des différences entre familles (demi-frères et demi-sœurs ou frères et sœurs) pour la « sex ratio secondaire ». La plupart notent simplement un excès important de l'un ou l'autre sexe dans certaines familles, ce qui n'exclut pas l'hypothèse de fluctuations aléatoires. Seuls à notre connaissance HAZEL et LAMOREUX (1946) et LANDAUER (1957) ont fait une analyse statistique rigoureuse ; celle-ci ne leur révèle pas d'hétérogénéité significative entre familles de frères et sœurs. Par ailleurs, les données de CHAMPION (1960), réanalysées d'après les tableaux présentés par l'auteur, font apparaître un χ^2 d'hétérogénéité entre pères et intra-lignées de 49,85 pour 42 degrés de liberté, non significatif. COLES (1957) ne trouve pas non plus d'hétérogénéité entre familles sur des Leghorns.

Parallèlement à ces constatations, JULI (1932), cherchant une transmission héréditaire possible de proportions anormales des deux sexes, ne trouve pas de corrélation entre la « sex ratio secondaire » de la descendance des parents et celle de la descendance de leurs enfants, alors que HAYS (1954) observe une faible corrélation entre la « sex ratio » de la famille du père et celle de sa descendance.

Pour interpréter les variations constatées, au moins celles entre troupeaux, on peut penser à des différences d'éclosion entre les deux sexes, variables suivant les souches ; quelques résultats publiés suggèrent une mortalité embryonnaire un peu plus grande des ♀, d'autres n'indiquent pas de différence. Cette question a été passée en revue par HUTT (1949) et LANDAUER (1961).

Toutefois, cette interprétation n'apparaît pas prouvée, d'autant que plusieurs chercheurs, qui notent une différence de fréquence des deux sexes parmi les embryons morts, ne donnent pas la proportion parmi les poussins nés. De plus, en interprétant l'excès d'un sexe à l'éclosion par une différence de mortalité embryonnaire, on postule en même temps une proportion égale à la fertilisation. Or, cette hypothèse n'est pas strictement vérifiée. Ainsi, les données de COLES (1957) suggèrent un excès de femelles à ce stade dans un troupeau de Leghorns.

Au total, si certaines données de la littérature indiquent des variations entre troupeaux, on ne possède, en fin de compte, que peu de renseignements sur la possibilité de différences entre familles ainsi que sur leur interprétation éventuelle. Il nous est donc apparu utile d'analyser les données, nombreuses, que nous avons sur ce problème.

MATÉRIEL, ET MÉTHODES

Nos résultats portent au total sur près de 172 000 poussins pedigree issus de 1 388 pères et de 9 270 mères, et faisant partie de plusieurs souches, et races différentes, élevées, les unes à la Station de Jouy, de 1952 à 1962, d'autres dans l'élevage « S. A. R. G. A. S. », puis sur le domaine du Magneraud, entre 1949 et 1960 (résultats communiqués par le D^r L. P. COCHEZ), d'autres dans 5 élevages de sélection entre 1955 et 1961.

Certains cheptels étaient élevés au printemps, d'autres à l'automne. Chaque coq était accouplé à un nombre variable de poules, et chaque poule, dans une génération, n'était généralement accouplée qu'à un coq. Dans les quelques cas où deux pères se succédaient avec les mêmes mères, la descendance de chaque mère avec les deux coqs était comptée, pour l'analyse qui suit, comme deux familles distinctes.

Le sexe était déterminé à l'âge de 8 semaines et vérifié à 10 semaines, puis vers 5-6 mois pour les animaux notés « douteux » à 10 semaines, au moins dans la souche « Jouy ». Le diagnostic du sexe d'après l'apparence extérieure à partir de cet âge n'apparaît sujet qu'à des erreurs suffisamment rares pour ne pas influencer sensiblement sur la signification de nos résultats.

Aucune élimination d'animaux n'avait lieu avant l'âge de 10 semaines.

En outre, sur la souche « Jouy » (cf. plus loin), depuis 1959 inclus, le sexe est déterminé sur les embryons morts depuis 18 jours et sur les poussins morts de l'éclosion à 8 semaines d'âge.

Sur ces données, nous avons analysé la proportion des sexes à 8 semaines, par souches, par années pour chaque souche et par familles, à l'intérieur des souches et des années. La méthode employée était la décomposition du χ^2 en un χ^2 à un degré de liberté correspondant à la proportion du total, et en plusieurs χ^2 d'hétérogénéité successifs.

Toutes les familles étaient prises en considération, sauf celles d'effectif trop réduit (inférieur à 4 ou 5 individus).

RÉSULTATS

1. — Proportion des sexes par souche et par année intra-souches

La proportion d'ensemble des sexes, pour chaque « souche » étudiée (1), est indiquée par le tableau 1.

(1) Les souches dénommées « Jouy » et « Vilvert » sont des souches « synthétiques », créées à partir d'un croisement initial entre plusieurs races.

TABLEAU I

Sex ratio à l'âge de 8 semaines par souches

Lieu d'élevage	Souche et période analysée	Nombre de ♂	Nombre de ♀	Pourcentage des ♂	χ^2 vis-à-vis de la proportion 1/1	Probabilité
Station de Jouy	« Jouy » (1952 à 1962 inclus) cheptels éclos au printemps	19 984	19 994	49,99	0,003	> 0,95
	Autres cheptels	8 759	8 845	49,76	0,420	0,5-0,6
	Total	28 743	28 839	49,92	0,161	0,6-0,7
Station de Jouy	« Vilvert » (1952 à 1961 inclus)	14 024	13 528	50,90	8,929	< 0,01
Domaine S. A. R. G. A. S. ou du Magneraud	Wyandotte « S » (1949-59)	10 486	10 555	49,84	0,226	0,5-0,7
	Wyandotte « W »	3 050	2 949	50,84	1,700	0,10-0,20
	R. I. R. « S »	2 771	2 650	51,12	2,701	0,10-0,20
	R. I. R. « R »	5 416	5 329	50,40	0,704	0,30-0,50
	Sussex	1 856	1 900	49,41	0,515	0,30-0,50
	Autres souches	3 300	3 189	50,86	1,899	0,10-0,20
Autres élevages	R. I. R. « B » (1959-1960)	2 745	2 890	48,71	3,731	0,05-0,10
	Sussex « B » (1960)	799	827	49,14	0,482	0,30-0,50
	Wyandotte « D » (1961)	789	792	49,91	0,006	> 0,90
	Wyandotte « C » (1959-61)	2 743	2 678	50,50	0,779	0,30-0,50
	Marans blanche (1956-57)	1 700	1 887	47,39	9,749	< 0,01
	Marans Coucou (1955-59)	7 829	7 651	50,57	2,047	0,10-0,20
	Total	86 251	85 664	50,17	2,004	0,10-0,20

On constate que la plupart de ces souches ne présentent pas, sur l'ensemble des années étudiées pour chacune, d'écart significatif par rapport à la proportion 1/1, mais que la souche Marans blanche montre un excès de ♀♀ hautement significatif ($\chi^2 = 9,749$, $P < 0,01$) et qu'inversement la souche « Vilvert » comporte un excès significatif de ♂♂ ($\chi^2 = 8,929$, $P < 0,01$). L'analyse de l'hétérogénéité sur l'ensemble des 15 souches mentionnées dans le tableau donne d'ailleurs un χ^2 égal à 31, 887 pour 14 D. L., hautement significatif ($P < 0,01$).

Quant aux différences possibles entre années ou générations pour une même souche, le χ^2 d'hétérogénéité intra-souches est égal, sur l'ensemble des données, à 89,601 pour 65 D. L. ($P < 0,05$). Incidemment, on peut noter d'autre part qu'il n'apparaît pas de différence entre cheptels nés au printemps et à l'automne.

Certaines différences dans la « sex ratio » à 8 semaines apparaissent donc entre souches, et peut-être entre années pour une même souche, mais leur interprétation est difficile. Les troupeaux en question étaient élevés en des années et des lieux géographiques, avec des conditions zootechniques et un programme de sélection en partie différents. Pour chacun, l'environnement a pu varier sensiblement d'année en année, parallèlement à une évolution génétique due à la sélection exercée sur les

caractères économiques. On ne peut donc savoir si les différences observées proviennent du génotype ou du milieu. D'autre part, nous n'avons pas d'observations comparatives directes sur la mortalité embryonnaire des deux sexes dans toutes ces souches.

2. — *Différences de proportions entre familles intra-génération, pour chaque souche*

Notre but principal était d'analyser, à l'intérieur de chaque génération de chaque souche, les différences de proportions des sexes entre la descendance des divers coqs, et, dans la descendance de chaque père, entre les familles de frères et sœurs, pour tester si ces variations pouvaient être attribuées uniquement à des fluctuations aléatoires.

a) Le tableau 2 donne, par souches, les χ^2 d'hétérogénéité de la proportion des sexes à 8 semaines entre familles de même père intra-génération et entre famille de même mère intra-père.

TABLEAU 2

Analyse de l'hétérogénéité entre familles de demi-frères et demi-sœurs de même père et de frères-sœurs, intra-souches et intra-génération

Souche	Hétérogénéité entre familles de même père			Hétérogénéité entre familles de frères-sœurs intra-pères		
	Degrés de liberté	χ^2 d'Hétérogénéité	Probabilité	Degrés de liberté	χ^2 d'Hétérogénéité	Probabilité
« Jouy »	416	518,762	$\neq 3,6 \cdot 10^{-4}$	2241	2332,084	0,05-0,10
« Vilvert »	260	250,094	0,6-0,7	1280	1339,066	0,10-0,20
Wyandotte « S » ..	182	191,535	$\neq 0,3$	1304	1376,311	0,05-0,10
Wyandotte « W » ..	27	35,691	0,1-0,2	228	242,602	0,2-0,3
R. I. R. « S »	25	34,276	0,1-0,2	279	278,400	0,5-0,6
R. I. R. « R »	37	31,515	0,7-0,8	338	352,030	0,2-0,3
Sussex	23	12,268	$> 0,95$	149	137,728	0,7-0,8
Autres souches du						
Magneraud ...	55	45,574	0,8-0,9	327	327,717	0,4-0,5
R. I. R. « B »	20	10,366	$> 0,95$	190	221,493	0,05-0,10
Sussex « B »	8	10,084	0,2-0,3	81	93,093	0,10-0,20
Wyandotte « D » ..	11	20,693	0,02-0,05	125	117,001	0,6-0,7
Wyandotte « C » ..	29	30,361	0,3-0,5	222	261,003	0,02-0,05
Marans blanche ..	42	61,716	0,02-0,05	147	117,529	$> 0,95$
Marans coucou...	129	189,732	$2,8 \cdot 10^{-4}$	941	928,995	0,5-0,6
Total	1264	1442,667	$\neq 2,8 \cdot 10^{-4}$	7852	8125,052	0,01-0,02

On remarque une hétérogénéité hautement significative entre familles de pères dans les souches « Jouy » et Marans Coucou, et significative au seuil de 5 p. 100 sur les souches (d'ailleurs moins nombreuses) Wyandotte « D » et Marans blanche. De plus, le χ^2 d'hétérogénéité cumulé sur l'ensemble des souches est hautement significatif (au seuil 1 p. 1 000).

La « sex ratio » à 8 semaines de la descendance de certains ♂♂ au moins s'écarte donc de façon appréciable, dans plusieurs souches, de la proportion moyenne qui caractérise la souche une certaine année.

Quant aux familles de mères, l'hétérogénéité entre elles, considérée « intra-pères », est seulement significative au seuil 5 p. 100 sur l'ensemble des données, mais n'atteint nulle part ce seuil pour chaque souche considérée séparément. Ceci suggère donc la présence de quelques écarts systématiques de la proportion des sexes attribuables à certaines mères, mais moins important que ceux entre pères.

b) Ce degré de signification beaucoup plus grand des différences entre pères suggère qu'elles ne peuvent s'expliquer seulement par l'échantillonnage des mères accouplées à un même coq. Pour préciser ceci, nous avons considéré, pour chaque souche ainsi que pour le total des données, le rapport $F = \frac{\chi_1^2}{\nu_1} / \frac{\chi_2^2}{\nu_2}$ ou χ_1^2 et χ_2^2 représentent respectivement les χ^2 d'hétérogénéité entre pères intra-souches et intra-années, et entre mères intra-pères, ν_1 et ν_2 étant les degrés de liberté correspondants.

Dans l'hypothèse où l'hétérogénéité entre familles de pères n'est que le reflet de celle pouvant exister entre mères, F est une variable de Fisher-Snédecor à ν_1 et ν_2 degrés de liberté.

Le tableau 3 donne les rapports F par souches, et confirme qu'au moins pour deux d'entre elles, ainsi que pour l'ensemble des données, il apparaît une hétérogénéité hautement significative, liée en propre aux pères, en plus de celle qui existe peut-être entre mères.

TABLEAU 3

Rapport du χ^2 d'hétérogénéité entre pères intra-années et intra-souches au χ^2 d'hétérogénéité entre mères intra-pères, divisés par leurs nombres de degrés de liberté respectifs

Souche	Rapport $F = \frac{\chi_1^2}{\nu_1} / \frac{\chi_2^2}{\nu_2}$	Probabilité
« Jouy ».....	1,198	< 0,01
« Vilvert ».....	0,920	N. S.
Wyandotte « S ».....	0,997	N. S.
Wyandotte « W ».....	1,242	0,2-0,3
R. I. R. « S ».....	1,374	0,1-0,2
R. I. R. « R ».....	0,818	N. S.
Sussex.....	0,577	> 0,90
Autres souches du Magneraud.....	0,827	N. S.
R. I. R. « B ».....	0,445	> 0,95
Sussex « B ».....	1,097	N. S.
Wyandotte « D ».....	2,010	< 0,05
Wyandotte « C ».....	0,890	N. S.
Marans blanche.....	1,838	< 0,05
Marans coucou.....	1,490	< 0,01
Total.....	1,103	≠ 0,01

(1) Les nombres de degrés de liberté sont déjà mentionnés au tableau 2.

c) Enfin, si l'on considère l'hétérogénéité entre familles de frères et sœurs, intra-années et intra-souches, mais non intra-pères, elle apparaît, sur l'ensemble des données, hautement significative ($\chi^2 = 9\ 567,719$ pour 9 116 D. L., $P \neq 0,001$)

Il est donc clair, en conclusion, qu'en plus des différences entre souches, il existe, dans notre matériel, des variations systématiques entre familles à l'intérieur des souches (ou du moins de certaines d'entre elles), variations qu'il est possible, cette fois, de chercher à interpréter, ces familles étant reproduites et les œufs incubés ensemble, dans les mêmes conditions, pour chaque génération.

d) Un test accessoire sur l'hétérogénéité des familles concerne spécialement les mères particulières ayant donné, une certaine année, un excès très important de l'un ou l'autre sexe. Soit N le nombre total de mères cette année-là, χ_0^2 la valeur du χ^2 observé, vis-à-vis de la proportion 1/1, dans la descendance d'une certaine mère (anormale pour la « sex ratio »), et p la probabilité de dépasser par hasard cette valeur χ_0^2 (1). Le nombre des mères susceptibles, parmi les N en question, de donner un χ^2 aussi élevé peut être considéré comme distribué suivant une loi de Poisson de moyenne $m = Np$, et la probabilité de rencontrer au moins une mère répondant à ce critère est $P = 1 - e^{-m}$.

C'est ainsi que, dans la souche « Jouy », au printemps 1959, sur 95 mères, l'une a donné 28 ♂♂ pour 62 ♀♀, d'où un χ^2 corrigé de 12,100 et une probabilité P voisine de 0,025 d'obtenir par hasard au moins une telle mère. De même, en automne 1959, une mère sur 130 a eu 5 fils et 24 filles (P voisine de 0,05) et, en automne 1960, une sur 139 a donné 2 fils et 21 filles (P voisine de 0,015). Plus généralement, en groupant toutes les générations de la souche « Jouy », on trouve 4 familles donnant un χ^2 supérieur à 10, et la probabilité d'apparition d'un nombre au moins égal de telles familles est inférieure à 2 p. 100.

TABLEAU 4

*Nombre de familles de même père ayant donné un excès de ♂ ou un excès de ♀ significatifs respectivement aux seuils 5 p. 100 et 1 p. 100.
(Les nombres prévus théoriquement sont écrits entre parenthèses)*

Souche	Nombre total de familles de même père (sur l'ensemble des années)	Nombre de familles à excès significatif de ♂		Nombre de familles à excès significatif de ♀	
		au seuil 5 p. 100 (Probabilité d'apparition 0,025)	au seuil 1 p. 100 (Probabilité 0,005)	au seuil 5 p. 100 (Probabilité 0,025)	au seuil 1 p. 100 (Probabilité 0,005)
« Jouy ».....	452	20 (11,30)	6 (2,26)	19 (11,30)	3 (2,26)
« Vilvert ».....	241	9 (6,03)	3 (1,21)	12 (6,03)	2 (1,21)
Souches du Magneraud...	280	12 (7,00)	2 (1,40)	4 (7,00)	0 (1,40)
Marans Coucou.....	158	10 (3,95)	3 (0,79)	6 (3,95)	1 (0,79)
Autres souches.....	110	4 (2,75)	0 (0,55)	11 (2,75)	2 (0,55)
Total.....	1 241	55 (31,03)	14 (6,21)	52 (31,03)	8 (6,21)

(1) p est évidemment la probabilité pour que $\sqrt{\chi^2}$, variable normale réduite, dépasse en valeur absolue $\sqrt{\frac{2}{p}}$ et est donc donnée exactement par une table suffisamment détaillée de la loi normale.

e) Notons enfin que les écarts à la proportion 1/1 des 2 sexes à 8 semaines sont à peu près aussi souvent dans le sens d'un excès de ♀♀ que dans le sens d'un excès de ♂♂. Ceci est déjà suggéré par le fait que la proportion des sexes, dans l'ensemble, pour chaque souche, ne s'écarte pas très fortement de 1/1. Plus précisément, les nombres de familles de même père ayant donné un excès de ♂♂ et un excès de ♀♀ sont respectivement, sur l'ensemble de la souche « Jouy », de 206 et 191, et ne diffèrent donc pas sensiblement (les pères ayant donné un nombre exactement égal des deux sexes n'ont naturellement pas été comptés).

En outre, le tableau 4 donne par souches (les moins nombreuses étant groupées), les nombres de pères dont la descendance présente un excès de l'un des deux sexes significatif au seuil 5 p. 100 ou 1 p. 100, par rapport à la proportion 1/1, en détaillant s'il s'agit d'un excès de ♂♂ ou d'un excès de ♀♀.

On note, presque partout, un nombre plus grand que prévu, aussi bien de pères ayant un excès de descendants ♂ que de pères à excès de descendants ♀. On peut tester, par un χ^2 , les proportions observées de pères à excès significatif de chaque sexe pris séparément, par rapport aux proportions prévues, égale à 2,5 ou 0,5 p. 100 respectivement du nombre total des pères dans chaque souche. Il apparaît ainsi que, sur le total des données, ainsi que dans les souches « Jouy », « Vilvert » et sur l'ensemble des autres « souches », il y a un nombre très significativement supérieur à la prévision de pères à excès de filles ($P < 0,01$). Il en est de même quant aux pères à excès de fils, pour le total des données et pour les souches « Jouy », Marans Coucou et Vilvert.

3. — *Parallèle entre la proportion des sexes à 8 semaines et la mortalité (ou infertilité) antérieure*

La première hypothèse à tester pour expliquer les différences observées dans la proportion des sexes est celle de différences entre familles pour la mortalité embryonnaire ou postembryonnaire comparée des deux sexes, ou pour la fertilité comparée des ovules X et O.

a) Concernant la mortalité embryonnaire et la fertilité, nous nous sommes limités à la souche « Jouy », dont les résultats d'éclosion nous étaient facilement disponibles (1) ; elle était d'ailleurs spécialement intéressante à étudier de ce point de vue, étant l'une des deux populations où l'hétérogénéité entre familles de demi-frères et demi-sœurs de même père est hautement significative.

Dans cette souche, nous avons comparé, chaque année, le pourcentage d'éclosion (poussins nés/œufs mis en incubation) de la famille de même père ayant le plus grand excès de ♂♂ et de celle ayant le plus grand excès de ♀♀, à celui des autres familles. L'importance de l'excès de ♂♂ ou de ♀♀ était estimée d'après la valeur du χ^2 par rapport à la proportion 1/1 et non d'après le pourcentage de ♂♂. Ce pourcentage doit en effet être plus variable dans les familles d'effectif réduit, qui auraient donc ainsi eu plus de chances d'être classées comme familles à sex ratio « extrême ». Ceci aurait pu introduire un « biais » systématique dans notre comparaison, dans la mesure où, précisément, un faible effectif peut provenir, entre autres choses, d'une mauvaise éclosion.

(1) Sauf pour les années antérieures à 1955 (Documents détruits accidentellement).

Il était normal de faire la comparaison entre familles de même père puisque, ce sont essentiellement ces familles qui diffèrent entre elles, dans nos données, quant à la proportion des sexes.

Pour chaque année et pour le total, le tableau 5 donne le pourcentage d'éclosion des familles de même père à plus grand excès de ♂♂, à plus grand excès de ♀♀ et intermédiaires.

TABLEAU 5

Pourcentage d'éclosion des familles de même père ayant le plus de mâles, le plus de femelles et intermédiaires, par années et pour le total (souche Jouy)⁽¹⁾

Année et cheptel	Famille ayant le plus de ♂		Famille ayant le plus de ♀		Autres familles	
	Nombre d'œufs incubés	% d'éclosion	Nombre d'œufs incubés	% d'éclosion	Nombre d'œufs incubés	% d'éclosion
Automne 1955	92	51,09	82	62,20	2 586	55,61
Printemps 1956	203	75,86	199	54,27	3 556	61,59
Automne 1956	75	74,67	85	87,06	1 356	79,13
Printemps 1957 (a).....	384	87,76	435	88,05	3 142	77,18
Printemps 1957 (b).....	81	81,48	52	86,54	649	76,73
Automne 1957	324	72,53	275	75,64	2 988	66,87
Printemps 1958 (a).....	332	83,43	356	77,25	3 120	78,01
Printemps 1958 (b).....	189	68,78	73	82,19	1 859	72,67
Automne 1958	219	85,84	226	84,07	1 769	74,39
Printemps 1959 (a).....	551	71,14	544	62,50	5 053	78,31
Printemps 1959 (b).....	276	72,83	336	81,55	2 123	74,52
Automne 1959	369	72,36	335	64,78	3 178	65,45
Printemps 1960 (a).....	345	71,59	321	84,11	4 132	81,85
Printemps 1960 (b).....	79	74,68	104	77,88	804	76,24
Automne 1960	518	73,36	590	87,63	3 337	76,72
Printemps 1960 (Magn. (a))....	337	75,67	364	80,77	2 710	80,81
Printemps 1960 (Magn. (b))....	143	87,41	237	83,97	1 268	69,32
Printemps 1961 (a).....	402	87,06	287	89,90	4 405	68,65
Printemps 1961 (b).....	140	86,43	145	80,69	1 752	80,65
Automne 1961	231	87,88	305	82,62	3 603	78,30
Printemps 1961 (Magn. (a))....	357	78,15	337	70,03	2 737	80,93
Printemps 1961 (Magn. (b))....	346	75,72	335	80,30	2 526	77,04
Printemps 1962 (a).....	354	74,86	255	61,18	2 938	69,78
Printemps 1962 (b).....	247	75,71	286	69,26	1 958	80,13
Total	6 594	77,09	6 554	77,26	63 549	73,96

(1) Une partie du cheptel était éclos en mars-avril, une autre en mai (printemps « 2^e série »), une autre en automne ; une autre partie est reproduite sur le domaine de Magneraud depuis 1960.

On voit que le pourcentage d'éclosion, au total, est le même pour les familles ayant le plus de mâles que pour celles ayant le plus de femelles, mais qu'il est légèrement meilleur pour ces deux catégories groupées que pour les familles « intermédiaires ».

Cette dernière différence pouvait être une conséquence de l'hétérogénéité entre

années pour le taux d'éclosion, l'importance numérique relative des effectifs des 2 groupes comparés n'étant pas identique dans toutes les années.

Pour enlever cette difficulté d'interprétation, nous avons calculé, pour chaque génération, le χ^2 de contingence correspondant à la comparaison du taux d'éclosion chez les familles de même père à sex ratio « extrême » et chez celles à sex ratio « intermédiaire ». La racine carrée de cette quantité analogue à un χ^2 à 1 degré de liberté peut être considérée comme une variable normale, mais non réduite, car il existe une forte hétérogénéité statistique, comme on pouvait s'y attendre, entre les taux d'éclosions des différentes familles à l'intérieur de chaque année. A cette variable, que nous appelons t , nous attribuons le signe + si la différence de taux d'éclosion est en faveur des familles à sex ratio « extrême », et le signe — dans le cas contraire.

Soit \bar{t} la moyenne de ces variables, et S_t^2 l'estimation de la variance de cette moyenne à partir de nos données. La quantité $\frac{\bar{t}}{S_t}$ peut être considérée comme une variable de Student-Fisher à 23 degrés de liberté (le nombre de générations étudiées étant 24, réparties sur le printemps ou l'automne). Or, sa valeur est égale à + 0,976 ($P = 0,3 - 0,4$), ce qui indique l'absence de différence d'éclosion décelable entre familles à sex ratio « extrême » ou « intermédiaire ».

D'une façon analogue, on ne trouve, pour la comparaison intra-années entre familles contenant le plus et le moins de mâles, pas de différence significative ($t = -0,130$ pour 23 D. L., $P = 0,8 - 0,9$), comme le résultat global sur l'ensemble des années l'indiquait déjà ⁽¹⁾.

b) Nous avons fait, parallèlement, la même comparaison intra-années, cumulée pour toute la souche « Jouy », en ce qui concerne la mortalité des jeunes de la naissance à 8 semaines d'âge, ainsi qu'en groupant mortalité embryonnaire et mortalité des jeunes : Dans le premier cas, il n'y a aucune différence apparente entre les familles de même père à sex ratio « extrême » et celles à sex ratio « intermédiaire » ($t = + 0,258$ pour 23 D. L., $P = 0,7 - 0,8$), non plus qu'entre familles ayant le plus de ♂♂ et familles ayant le plus de ♀♀ ($t = - 0,341$ pour 23 D. L., $P = 0,7 - 0,8$), et il en est de même dans le second cas dont les résultats sont très semblables à ceux obtenus sur les pourcentages d'éclosion. De toute façon, la mortalité des jeunes était faible en pourcentage dans l'ensemble. Nous ne présentons donc pas pour elle un détail analogue au tableau 5, mais nous nous contentons de donner, dans le tableau 6, pour chaque année et pour le total, les pourcentages de survie à 8 semaines rapportés aux œufs incubés, pour les familles de pères à excès de ♂♂, à excès de ♀♀ et intermédiaires.

c) On ne peut donc raisonnablement pas supposer que l'excès de mâles ou l'excès de femelles caractérisant à 8 semaines la descendance de certains pères tire son origine d'un excès de mortalité, embryonnaire ou postembryonnaire, de l'un ou l'autre sexe. On ne peut pas non plus penser, plus précisément, à une mortalité plus grande des femelles dans les familles à excès de mâles à 8 semaines.

Si l'on voulait malgré tout expliquer un tel excès dans certaines familles par

(1) A noter qu'avec les effectifs considérés, les taux d'éclosion des différents groupes comparés peuvent être estimés avec un intervalle de confiance très petit, d'ordre de grandeur nettement inférieur à 1 p. 100, et il serait impossible de ne pas déceler, par exemple, une infériorité même relativement faible des familles à sex ratio extrême pour l'éclosion.

une mortalité des femelles supérieure à la moyenne, il faudrait supposer, dans ces familles, une mortalité des mâles qui soit, elle, inférieure à la moyenne du cheptel, puisque l'éclosion globale n'est pas modifiée ; et la situation devrait être analogue, mais en sens inverse, pour les familles à excès de femelles à 8 semaines. On ne voit pas comment une telle hypothèse pourrait être réalisée. Elle supposerait l'existence d'une sorte de mécanisme compensateur du taux d'éclosion d'un sexe par rapport à celui de l'autre, mécanisme dont la généralité semble bien invraisemblable.

TABLEAU 6

Pourcentage de survie jusqu'à 8 semaines, rapporté aux œufs mis en incubation, pour les familles de même père ayant le plus de mâles, le plus de femelles et intermédiaires, par années et pour le total (souche Jouy) (1)

Année et cheptel	Pourcentage (survivants à 8 semaines/œufs incubés)		
	Famille ayant le plus de ♂	Famille ayant le plus de ♀	Autres familles
Automne 1955	42,39	35,37	45,21
Printemps 1956	66,50	45,23	51,29
Automne 1956	62,67	74,12	68,73
Printemps 1957 (a)	79,95	73,10	66,36
Printemps 1957 (b)	64,20	69,23	60,86
Automne 1957	54,63	61,45	55,05
Printemps 1958 (a)	74,10	62,92	68,59
Printemps 1958 (b)	59,26	79,45	60,68
Automne 1958	85,39	83,19	72,13
Printemps 1959 (a)	69,69	59,19	73,54
Printemps 1959 (b)	69,93	77,98	59,35
Automne 1959	69,65	64,78	63,50
Printemps 1960 (a)	66,67	79,13	78,80
Printemps 1960 (b)	70,89	73,08	73,26
Automne 1960	70,46	84,07	73,12
Printemps 1960 (Magn.) (a).....	72,70	80,77	80,48
Printemps 1960 (Magn.) (b).....	84,61	82,70	67,41
Printemps 1961 (a)	85,32	83,97	65,49
Printemps 1961 (b)	65,00	64,83	67,12
Automne 1961.....	85,28	81,31	75,10
Printemps 1961 (Magn.) (a).....	75,35	69,73	79,69
Printemps 1961 (Magn.) (b).....	73,41	77,61	74,90
Printemps 1962 (a)	71,19	53,33	64,19
Printemps 1962 (b)	64,37	63,29	68,79
Total	71,55	71,51	67,63

(1) Les nombres d'œufs incubés sont déjà donnés dans le tableau 5.

D'une façon analogue, une différence de la probabilité de fertilisation des ovules X et O dans certaines familles semble exclue.

d) On pourrait penser, à première vue, qu'un test d'hétérogénéité entre familles ayant 100 p. 100 d'éclosion et de survie jusqu'à 8 semaines refléterait directement l'hétérogénéité des proportions zygotiques à la fertilisation. Cependant, ceci n'est

vrai que si, précisément, il n'existe pas d'hétérogénéité entre familles pour la mortalité embryonnaire comparée des ♂ et des ♀. On peut le montrer de la façon suivante :

Supposons qu'il n'y ait pas d'hétérogénéité entre familles dans la proportion des zygotes ♂ et ♀ à la fertilisation ; soit p la probabilité de formation d'un zygote mâle dans ces conditions.

Appelons r_i la probabilité d'éclosion et de survie d'un mâle dans la famille de rang i et d'effectif n_i ; nous désignons alors par $r_i \cdot d_i$ la probabilité d'éclosion et de survie d'une femelle dans cette même famille, et nous supposons que d_i peut varier suivant les familles.

En répétant le raisonnement que nous avons fait à propos de la sex ratio observée sur l'ensemble d'un cheptel (MÉRAT, 1962), on peut montrer que le nombre de mâles à 8 semaines dans la famille de rang i est une variable binomiale de paramètre

$$P = \frac{p}{p + (1 - p) d_i}$$
, dans l'hypothèse, en particulier, où cette famille a éclos et survécu à 100 p. 100. Ceci suffit à montrer que des variations du paramètre d_i suivant les familles sont une cause d'hétérogénéité statistique, qu'il s'agisse de celles ayant eu 100 p. 100 d'éclosion et de survie ou des autres. Autrement dit, pour ces familles particulières, une hétérogénéité significative constatée ne peut pas être attribuée, à priori, à une hétérogénéité au stade de la fertilisation avec plus de certitude que si l'on considère l'ensemble de toutes les familles.

C'est donc notre comparaison du taux d'éclosion dans les familles à sex ratio « extrême » ou non qui reste la meilleure indication de variations de la proportion des sexes à la fertilisation.

e) Enfin, une vérification directe, mais seulement partielle, de la relation entre éclosion et proportion des sexes était possible, toujours dans la souche « Jouy », sur les générations postérieures à 1958, où les embryons morts à partir du 18^e jour d'incubation étaient sexés par autopsie.

Le total des embryons morts à ce stade, et dont le sexe a pu être déterminé, se répartit, pour l'ensemble des années en question, en 998 ♂♂ et 1 056 ♀♀, les nombres correspondants parmi les poussins éclos étant respectivement 10 575 et 10 564. Il n'y a pas de différence significative de la proportion des ♂♂ dans ces deux groupes (χ^2 d'hétérogénéité = 1,638 pour 1 degré de liberté, $P = 0,2 - 0,3$).

D'autre part, nous avons calculé ce même χ^2 d'hétérogénéité entre les embryons morts et les poussins éclos pour chaque famille de même père. Dans l'hypothèse où il n'y a pas de différence entre ces deux groupes dans la descendance d'un père donné, cette quantité est distribuée effectivement comme un χ^2 à 1 degré de liberté et la somme de ces χ^2 pour n pères est un χ^2 à n degrés de liberté. Or, sur l'ensemble des années en question, la somme correspondante est égale à 121,409 pour 126 pères au total, soit également 126 degrés de liberté. La probabilité de dépasser une telle valeur est élevée ($P > 0,6$).

Rien ne permet donc de mettre en doute l'identité de la proportion des sexes chez les embryons morts et les poussins nés dans la descendance de chaque père, ce qui revient à dire que des différences entre pères ne s'expliquent pas par des variations du rapport des taux de survie des deux sexes suivant le père, du moins à ce stade de la vie embryonnaire.

Or, sur les seuls cheptels correspondants, les écarts entre pères sont apparents :

le χ^2 d'hétérogénéité entre pères intra-génération, en comptant cette fois les poussins nés plus les embryons sexés, est égal à 151, 119 pour 117 degrés de liberté ($P < 0,02$).

4. — *Concordance entre la détermination du sexe à 10 semaines et le sexerée*

Nous avons déjà noté qu'à l'âge de 10 semaines, dans les souches étudiées et spécialement dans la souche « Jouy », l'apparence extérieure des animaux (crête, plumage...) laissait rarement une incertitude sur leur sexe. (1) Les quelques individus incertains étant gardés avec les poulettes, et de nouveau examinés vers l'âge de 5-6 mois, il ne restait un doute que sur très peu d'animaux. Certains au moins devaient représenter des cas d'intersexualité, dont l'existence a été signalée à maintes reprises (cf. par exemple WIGHT, 1962). Ces cas n'étaient pas comptés dans nos données. De toute façon, leur petit nombre n'aurait pu influencer sensiblement sur nos résultats.

Sur la souche « Jouy », ces vérifications supplémentaires ne nous ont jamais permis, en particulier, de supposer la présence du gène Hf (« Hen-feathering ») qui aurait pu constituer une difficulté pour la reconnaissance du sexe dans certaines familles.

A titre de précaution subsidiaire, nous avons compté, dans la descendance des familles de pères à excès significatif de femelles, et toujours dans la souche « Jouy », le nombre de celles-ci ayant pondu avant l'âge de 10-11 mois, (2) et dont le sexe ne pouvait, pour cette raison, être mis en doute : au total, 437 sur 455 sont entrées en ponte avant cet âge, proportion voisine de celle du reste du troupeau.

5. — *Corrélation entre la « sex ratio » des parents et celle de leurs enfants*

Il était intéressant de savoir si les enfants des familles à excès de l'un ou l'autre sexe, mis eux-mêmes en reproduction, avaient plus de descendants ♂ ou ♀ que prévu.

Nous avons donc choisi, encore dans la souche « Jouy », les familles ayant eu un excès de poussins ♂, ou de poussins ♀, significatif au seuil 5 p. 100, vis-à-vis de la proportion 1/1. Les descendants ♂ et ♀ des familles du premier type mis en reproduction ont donné, dans l'ensemble, respectivement 219 enfants ♂ pour 236 ♀ et 132 ♂♂ pour 127 ♀♀, soit au total 351 ♂♂ pour 363 ♀♀, proportions toutes très voisines de 1/1 ; quant aux reproducteurs ♂ et ♀ issus de familles à excès de femelles, ils ont donné, dans l'ensemble, respectivement 870 ♂♂ pour 853 ♀♀ et 896 ♂♂ pour 899 ♀♀, soit au total 1 766 ♂♂ pour 1 752 ♀♀, ce qui est, également, extrêmement proche de 1/1. Le détail par années fournit la même réponse. Il apparaît donc clairement que, dans ce troupeau, les déviations de la proportion des sexes ne sont pas transmises à la génération suivante. Ce résultat s'accorde avec les observations de JULI (1932) et de HAYS (1954).

(1) En outre, dans la souche Marans Coucou, la barrure liée au sexe, produisant un dichromatisme sexuel, est une garantie supplémentaire pour l'identification du sexe.

(2) Parmi les ♀ ayant survécu jusqu'à maturité sexuelle ou jusqu'à la fin du contrôle de la ponte.

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

1^o) Nous avons déjà signalé que l'hétérogénéité très significative entre souches pour la « sex ratio » à 8 semaines n'est pas facilement interprétable, étant donné les différences existant, simultanément, dans le lieu, l'époque et les conditions d'élevage.

Concernant les différences entre familles intra-années et souches, leur réalité est attestée par le degré de signification statistique de nos résultats : il est raisonnable de conclure que le hasard ne suffit pas à les expliquer. Nous avons vu que ces variations ne doivent pas refléter des différences familiales dans le rapport des taux d'éclosion ou de survie des deux sexes, et que le sexe observé à 10 semaines et contrôlé plus tard reflète selon toute vraisemblance, et sans ambiguïté sauf cas très rares, le sexe génétique des animaux. Ceci nous amène à penser, en d'autres termes, que nos observations sont bien un échantillon sans distorsion de la proportion des sexes génétiques des zygotes à la fertilisation dans les différentes familles.

2^o) *L'hypothèse de certains gènes ou accidents chromosomiques capables d'inverser le sexe* ne semble guère pouvoir s'accorder avec l'absence de transmission d'une déviation de la « sex ratio » d'une génération à la suivante, que nous constatons sur nos données. Une telle éventualité n'a d'ailleurs jamais été signalée ou suggérée chez les volailles, à notre connaissance. De plus, l'absence d'anomalies visibles dans les caractères sexuels secondaires sur nos animaux rend cette hypothèse encore plus restrictive, donc encore moins vraisemblable.

En outre, il faudrait supposer à la fois des gènes « masculinisants » et des gènes « féminisants » dans la même population (notamment dans la souche « Jouy »), c'est-à-dire la réunion de deux éventualités très problématiques d'après tout ce qui est connu jusqu'à ce jour.

Il est bon de détailler cependant les possibilités pouvant a priori être envisagées.

L'hypothèse d'inversions du sexe liées à une formule chromosomique anormale (chez une partie des descendants de certaines familles) est à peu près sûrement à exclure, car une telle éventualité devrait produire une infertilité ou une létalité chez une fraction notable des sujets, ainsi que des anomalies visibles.

Il reste donc à considérer la possibilité d'un gène ou d'une réunion de plusieurs gènes à effet « inverseur du sexe », ceci à l'intérieur de chaque population présentant une hétérogénéité significative pour la proportion des sexes : nous considérons spécialement la souche « Jouy » de ce point de vue.

Tout d'abord, si le ou les gènes supposés étaient autosomaux, ou encore dans le cas de gènes « féminisants » liés au sexe, il devrait y avoir une hétérogénéité entre mères aussi bien qu'entre pères ; or, cette hétérogénéité est peu accusée dans nos résultats.

En ce qui concerne des gènes possibles à effet « masculinisant », ils devraient de toutes façons entraîner la présence, dans des familles à excès de ♂♂, d'un certain nombre d'enfants ♂ de formule XO, c'est-à-dire ayant un seul hétérochromosome. Ces ♂♂, dans le cas où ils seraient reproducteurs, auraient 25 p. 100 de leurs descendants sans chromosome X, donc non viables. Nous n'avons pu observer, dans la souche « Jouy », que 4 ♂♂ pouvant répondre à la question (reproducteurs issus de familles à excès significatifs de ♂♂) : ils ont donné 455 poussins nés avec 77 p. 100

d'éclosion (poussins nés/œufs incubés), pourcentage voisin de celui du troupeau les mêmes années. Ceci ne suggère pas l'existence de ♂♂ XO, mais d'autres données seraient nécessaires à l'avenir.

Dans le cas de gènes à effet « *féminisant* », à envisager pour expliquer les familles à excès de ♀♀, il est prévisible que, si ces gènes sont *récessifs* (qu'ils soient autosomaux ou liés au sexe), les ♀♀ F₁ issues de ces familles à excès de ♀♀ devront, au total, avoir un excès d'enfants ♂. En effet, les accouplements ayant eu lieu au hasard dans notre population, et le ou les gènes en question ayant certainement une fréquence assez faible, les coqs accouplés à ces ♀♀ F₁ ont peu de chances de porter le ou les récessifs en cause, et la descendance F₂ a peu de chances d'extérioriser l'effet des gènes éventuellement transmis par la mère, autrement dit de comporter un excès de ♀. Par contre, une proportion notable des ♀♀ F₁ auraient, dans notre hypothèse, la formule chromosomique XX, et donneraient donc exclusivement des ♂♂ dans leur descendance.

Si, par contre, les gènes « *féminisants* » hypothétiques en question étaient *dominants* (totalement ou partiellement), les ♀♀ F₁ de formule « normale » XO devraient avoir, dans leur descendance, un certain excès de ♀♀ en moyenne (certaines étant hétérozygotes pour les gènes en question), alors que les ♀♀ de formule XX, n'ayant que des enfants XX, auraient dans leur descendance, soit uniquement des ♂♂, soit un excès de ♂♂ ou au maximum une proportion égale des deux sexes (pour celles hétérozygotes pour les gènes « *féminisants* »). Ce qu'on devrait donc alors observer serait une hétérogénéité importante entre les différentes mères F₁ pour la proportion des sexes de leur descendance.

Or, nous avons indiqué plus haut que les descendants ♀ des familles à excès de ♀♀, mises en reproduction, ont donné au total, dans la souche « Jouy », 896 ♂ et 899 ♀, ceci pour 135 mères, ce qui ne fait évidemment apparaître aucun excès de ♂♂ et réfute pratiquement l'hypothèse d'un ou de plusieurs gènes « *féminisants* » récessifs.

D'autre part, l'hétérogénéité de la « sex ratio » donnée par ces 135 mères, intra-pères, est chiffrée par un χ^2 égal à 127,337 pour 120 degrés de liberté ($P = 0,3 - 0,4$). Cette absence de toute hétérogénéité apparente s'accorde difficilement avec l'hypothèse de gènes « *féminisants* » dominants.

En conclusion, l'hypothèse de gènes « *modificateurs du sexe* » improbable d'une façon générale, est, au surplus, contredite assez clairement par nos résultats en ce qui concerne les familles à excès de ♀♀.

3°) Tout ce qui précède suggère donc fortement l'existence de certaines différences entre familles pour la proportion d'ovules produits porteurs ou non du chromosome X.

Comme nous l'avions mentionné en introduction, les quelques données précédemment publiées sur l'analyse de différences entre familles pour la proportion des sexes n'ont pas abouti à des conclusions nettes, soit parce que des différences significatives n'apparaissaient pas, soit, souvent, parce qu'une analyse statistique précise n'était pas faite ; en outre, les relations entre « sex ratio » et taux d'éclosion par familles n'étaient pas recherchées en même temps.

Il est possible que des variations entre familles comme celles que nous observons n'apparaissent que dans certaines souches, certains troupeaux, voire certaines conditions. Ceci nous semble suggéré par la présence, dans nos résultats, d'une hété-

rogénéité nette à l'intérieur des souches « Jouy » et Marans et dans une souche de Wyandotte, mais non dans les autres souches. Cela pourrait aussi expliquer que HAZEL et LAMOREUX (1946), et LANDAUER (1957), sur des données plus limitées, n'aient pas constaté d'hétérogénéité significative entre familles, mais que nos données en aient fait apparaître une parce qu'elles provenaient de troupeaux divers, suivis chacun pendant un certain nombre de générations.

En fait, la possibilité de différences entre familles pour la proportion des sexes à la fertilisation semble avoir été rarement évoquée ; mais, en ce qui concerne l'ensemble d'un troupeau, COLES (1957) suggère, comme nous l'avons déjà cité, l'existence d'un écart global de la « sex ratio primaire » par rapport à la proportion 1/1.

Des modifications de la probabilité d'expulsion du chromosome X dans le globule polaire, à la méiose de la ♀, doivent être le reflet des conditions procurées à l'ovule lors de cette méiose. L'absence de transmission à la descendance de l'aptitude à produire un excès de ♂♂ ou de ♀♀ suggère que les facteurs en cause ne sont peut-être pas déterminés directement par le génotype des parents, et notamment de la mère.

En connexion avec cette hypothèse, il est précisément intéressant de rappeler que, comme le fait ressortir l'analyse statistique, l'hétérogénéité entre pères ne peut pratiquement pas être considérée comme le simple reflet des différences possibles entre familles de même mère : il y a des variations attachées spécifiquement à la descendance de certains pères. Étant donné que ces variations sont considérées à l'intérieur de chaque année et de chaque souche, et que, dans les différentes souches, il n'y avait pas de groupement systématique, avec le même mâle, de mères de même origine ou de caractéristique phénotypiques semblables, on est obligé de prendre en considération la possibilité d'une influence des coqs, ou de certains au moins, sur la proportion des sexes dans leur descendance. On ne voit guère le moyen d'expliquer un tel rôle du père que par l'intermédiaire d'une action du sperme sur l'environnement de l'ovule, à la méiose de ce dernier. Une telle hypothèse ne semble pas avoir été envisagée jusqu'à présent ; elle nous est cependant suggérée logiquement par nos données.

La possibilité de certaines influences extra-génétiques sur la « sex ratio primaire » des volailles est, sinon entièrement prouvée, du moins suggérée par plusieurs travaux. Divers auteurs font état de variations de la « sex ratio » de la descendance, à la suite de traitements administrés aux parents.

KURBATOV (1955), 1 à 2 mois après l'injection intramusculaire de tissus broyés à des parents Leghorn et New Hampshire, obtient un excès important de ♀ par rapport au lot témoin, et comparativement à la période préexpérimentale ; il n'y a pas de diminution de taux d'éclosion ou de fertilité par le traitement, et le taux de ponte des mères est augmenté.

FRAPS *et al.* (1956), par l'implantation sous-cutanée de tablettes de diéthylstilbestrol à 9 semaines d'âge à des poulettes et coquelets New Hampshire, obtiennent, 4 à 5 mois après, un excès de ♀ dans la descendance de ces animaux, comparés à un lot témoin. Les auteurs remarquent une faible diminution du taux d'éclosion accompagnant le traitement. PUN (1958), refaisant une expérience similaire, sur des Leghorns dorées, observe un résultat analogue, sans constater de baisse d'éclosion ou de fertilité en corrélation avec le traitement, et il conclut que l'influence exercée sur le sexe des poussins ne doit pas consister en un passage direct de l'hormone dans

l'œuf. C'est ce qu'admet également BEILHARZ (1960), qui utilise un croisement sexable. On peut aussi citer dans le même ordre d'idées SPICER (1954), mais ses données sont peu nombreuses et semblent peu concluantes. De même, TSUDA et *al.* (1951, cités dans *Animal Breeding Abstracts*, 1951), par injection de benzoate d'œstradiol à des poules, déclarent observer un excès de ♀ dans leur descendance, mais en même temps certaines altérations des gonades de poussins ♂, ce qui complique l'interprétation.

MELJNIKOV (1958), décrivant lui-même un travail japonais, mentionne des modifications importantes de la « sex ratio » des descendants de coqs et poules Leghorns une dizaine de jours après traitement de ces derniers, par voie orale, avec deux hormones (« méthylandrostediol » et « thyroïdine ») suivant différentes combinaisons. Les taux d'éclosion comparés ne sont pas indiqués.

POPIEL et SIKOZOWICZ (1956) font état de différences de « sex ratio » dans la descendance de reproducteurs mâles et femelles recevant une alimentation différente (« acide », opposée à « alcaline ») ; l'effet possible sur l'éclosion ne semble pas non plus précisé. SCHRÖDER (1960) et PARSHUTIN (1962) notent des effets analogues par adjonction de divers éléments dans la ration. Par contre, ni WILCOX (1959), ni COLES (1962) ne trouvent d'influence semblable de l'aliment donné aux reproducteurs.

Une influence du taux de ponte des ♀, avant ou pendant la période de reproduction, est suggérée par certains auteurs, dont COLES (1957), une ponte continue semblant s'accompagner d'un léger excès de ♀. COLES émet l'hypothèse d'une influence endocrine s'exerçant chez la mère pour modifier la « sex ratio primaire » de sa descendance. TIHOMIROVA (1955) indique la possibilité de différences de « sex ratio » liées au métabolisme basal des parents, mais elle observe en même temps certaines différences de fertilité.

Une observation très limitée suggérerait l'influence d'une perte de poids des ♂♂ (KALMAJAN, 1958, cité dans *Animal Breeding Abstracts*, 1960).

Des effets saisonniers possibles sur la « sex ratio secondaire » ont été discutés (EBBELL, 1950 ; COLES, 1957).

Enfin, d'après HAYS et SPEAR (1952) et HAYS (1954), l'âge des parents, et spécialement celui du père, influe sur la « sex ratio » de leur descendance, mais on doit noter qu'il peut également affecter la mortalité embryonnaire.

Quant à la possibilité d'une influence exercée par le ♂ sur la ségrégation du chromosome X à la méiose de la ♀, que nous conduisent à postuler nos propres résultats, elle pourrait peut-être suggérer une interprétation pour certains des travaux que nous venons de citer, où des traitements exercés sur le parent ♂ étaient dits avoir une répercussion sur la « sex ratio » de ses enfants (POPIEL et SIKOROWICZ, 1956 ; MELJNIKOV, 1958 ; HAYS, 1954, pour l'effet de l'âge du coq).

Nos résultats indiquent une direction possible de recherches nouvelles, consistant à modifier expérimentalement des facteurs tels que la quantité ou les caractéristiques du sperme inséminé aux ♀♀, la fréquence des accouplements, etc., et à observer l'influence éventuelle de telles modifications sur la « sex ratio » des enfants. Des précisions dans ce domaine auraient à la fois un intérêt scientifique, concernant l'analyse d'un déterminisme, au moins partiel, de l'expulsion du chromosome X dans le globule polaire, et un intérêt pratique, étant donné le gain considérable qu'apporterait une modification contrôlée de la proportion des sexes en élevage avicole.

Reçu pour publication en avril 1963.

SUMMARY

SEX-RATIO IN THE FOWL. II

The sex ratio at 8 weeks of age was analysed over about 172 000 pedigree chicks from several strains and breeds, by partitioning chi-squares, to detect possible variations between strains, years and families.

The sex was verified at 10 weeks of age, and later, at about 6 months, for a few dubious cases; it must, then, reflect without doubt, except for some rare birds, the genetical sex.

The sex ratio for each strain is given in table 1. Highly significant differences appear between strains ($P < 0.01$) and perhaps between years within strains ($P < 0.05$). Their interpretation is difficult, owing to the many factors which could differ between flocks.

Within strains and years, the variability between half-sib and full sib families is reflected in table 2. On the whole, and especially for 2 strains, a highly significant heterogeneity appears between half-sib families sired by the same male ($P < 0.001$); the heterogeneity between dams within sires reaches only the 5 per cent level of significance.

The F ratio including the between sires within strains and years and between dams within sires heterogeneity chi-squares confirms, on the whole and especially for some strains, a highly significant heterogeneity ($P \neq 0.01$) depending specifically on the sires (table 3).

There are significantly more than expected of sire families with a significant excess of males, as well as of females ($P < 0.01$ in the two cases — cf. table 4).

In the « Jouy » strain, the sire families having, each year, the greater excess of males, of females, and those with an intermediate proportion, differed neither by hatching percentage, nor by chick mortality (tables 5 and 6). This conclusion is reinforced, in part at least, by sexing the embryos dead after the 18th day of incubation (since 1959). The observed heterogeneity, then, does not seem to be attributable to a « between families » variation of the ratio of embryonic or post-embryonic survival rates of males and females.

The tendency for some parents to give an excess of ♂ or ♀ progeny does not appear to be transmitted to the next generation: In the « Jouy » strain, the sex ratio given by parents of either sex issued from families with a significant excess of males or females is very near 1/1.

These facts indicate that our data must be a nonbiased sample of the proportion of genetic sexes at fertilization.

An explanation of our results by genes or chromosomal accidents able to reverse sex without apparent abnormalities is not likely. There remains therefore the hypothesis of differences between families for the proportion of ova containing or not an X chromosome, because of different conditions afforded to the ovum during its meiosis. Some previous works suggest possible influence of that kind caused by environmental factors.

In this connexion, the variance which appears to depend specifically on the sires, in our data, leads to the hypothesis of an influence, on the meiotic segregation of ova, of the neighbouring sperm deposited by the male.

The possible consequences of these results are discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BEILHARZ R. G., 1960. The absence of sex-reverted males among progeny of α strogen — treated pullets. *Poult. Sci.*, **39**, 906-907.
- CHAMPION L. R., 1960. Sex ratios in 2 strains of Leghorns and their reciprocal crosses. *Poult. Sci.*, **39**, 876-881.
- COLES R., 1957. Further studies on the sex ratio in fowl. *Emp. J. exp. agric.*, **25**, 207-218.
- COLES R., 1962. Changes in the sex ratio of the domestic fowl. *Brit. Poult. Sci.*, **3**, 121-126.
- EBBELL, 1949. Sex proportion in Legbar day-old chicks. *World's Poult. Sci. J.*, **5**, 164-166.
- FRAPS R. M., SOHN H. N., OLSEN M. W., 1956. Some effects of multiple pellet implants of diethylstilbestrol in 9 week old chickens. *Poult. Sci.*, **35**, 665-668.
- HAYS F. A., 1954. Factors affecting sex ratio at eight weeks in Rhode Island Reds. *Poult. Sci.*, **35**, 230-234.
- HAYS F. A., SPEAR E. W., 1952. Relation of age of parents to mortality and sex ratio of chicks at eight weeks. *Poult. Sci.*, **31**, 792-795.
- HAZEL L. N., LAMOREUX W. F., 1946. Family sex ratios in the fowl. *J. Hered.*, **37**, 333-334.
- HUTT F. B., 1949. *Genetics of the Fowl*. Mc Graw Hill Book Co, New York (page 458).

- JULL M. A., 1932. Is the tendency to produce an excess of either sex in the domestic fowl inherited. *Poult. Sci.*, **11**, 20-22.
- KALMAJAN V. S., 1958. Effet de l'altitude sur la proportion des sexes (en russe). *Izv. Akad. Nauk. Armjansk. S. S. R., Biol. Sel.-hoz. Nauk.*, **11** (4), 97-100. (*Anim. Breed. Abstr.*, 1960, **28**, n° 322.)
- KURBATOV A. D., 1955. L'effet d'injection de tissus sur la « sex ratio » des volailles (en russe). *Dokl. Akad. Nauk. S. S. R.*, **103**, 731-732.
- LANDAUER W., 1957. Primary sex ratio of fowl. *Nature*, **180**, 1133-1140.
- LANDAUER W., 1961. The hatchability of chicken eggs as influenced by environment and heredity. *Monographie, Univ. Connecticut, Agric. Exp. Stat.*
- MELJNIKOV G. V., 1958. L'effet des hormones sur le « sex ratio » des volailles (en russe). *Pticevodstvo*, **8** (7), 40-41.
- MÉRAT P., 1962. Proportion des sexes (« sex ratio ») chez les volailles. I. Résultat global et considérations théoriques. *Ann. Zootech.*, **11**, 225-229.
- PARSHUTIN G. V., 1962. Influence de certains acides aminés sur la formation du sexe chez les volailles (en russe). *Zhivotnovodstvo*, **24** (6), 89-92.
- POPIEL K., SIKOROWICZ Z., 1956. L'effet d'une alimentation différente sur la proportion des sexes chez les volailles (polonais). *Pam. Inst. Zootechn. Polsce*, 1955, 61-73 (In *Anim. Breed. Abstr.*, 1956, **24**, n° 1355.)
- PUN C. F., 1958. The sex ratio in the progeny of oestrogen-treated parents in the Brown Leghorn. *Poult. Sci.*, **37**, 307-311.
- SCHRODER V. N., 1960. Base physiologique et biochimique de la « sex ratio » chez les animaux (en russe). *Zivotnovodstvo* **22** (2) 66-74.
- SPICER A., 1954. Stilboestrol and the control of sex in poultry. *Brit. Vet. J.*, **110**, 358-359.
- TIHOMIROVA M. M., 1955. Le sexe de la descendance en relation avec l'intensité du métabolisme basal chez la poule (en russe). *Pticevodstvo*, **5** (8), 38-39.
- TSUDA S., ODA R., TANGE M., 1955. Études sur la physiologie de la reproduction chez les oiseaux. III. Effets des œstrogènes sur le développement des organes reproducteurs mâles chez le poulet (Japonais). *Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, **15**, 101-112. (in *Anim. Breed. Abstr.*, 1955, **23**, n° 1951.)
- WIGHT P. A. L., 1962. Gonadal maldevelopment in a flock of Rhode Island Red fowls. *J. Endocrinol.* **23**, 341-349.
- WILCOX F. H., 1959. Blood pH and sex ratio in chickens. *Poult. Sci.*, **38**, 959-964.
-