



Massimo A. Picardello  
Universita' di Roma "Tor Vergata"  
Dipartimento di Matematica  
00133 Roma, Italy

# Génétique Féline : une Approche Combinatoire

Massimo Picardello

(Traduction française Marie-Bernadette Pautet)

<b>Introduction : les modèles combinatoires utilisés en génétique féline.</b> .....	2
<b>Couleurs à base d'eumélanine sans dilution (noir, chocolat, cannelle)</b> .....	3
<b>Couleurs à base d'eumélanine avec dilution (noir, chocolat, cannelle)</b> .....	5
<b>Couleurs phæomélaniques (orange, crème) et couleurs liées au sexe (tortie, bleu crème).</b> .....	6
<b>Les modificateurs de dilution : les couleurs caramel et abricot.</b> .....	8
<b>Couleurs épistatiques : le blanc et les taches blanches (gène pie).</b> .....	9
Le gène pie .....	9
Le gène de gantage des Sacré de Birmanie.....	10
La série allélique des gènes pie : génétique de la robe des Ragdoll.....	11
Le gène blanc .....	13
<b>Robes tabby : la théorie classique</b> .....	14
<b>Les couleurs silver (smoke, shaded, silver tabby).</b> .....	18
La théorie à un seul gène .....	19
Les autres couleurs prédites par la théorie à deux gènes : les golden .....	21
Conséquences non satisfaisantes de la théorie à deux gènes.....	22
La théorie du modificateur épistatique golden .....	22
La théorie [golden = brown ticked tabby] .....	22
La théorie du gène « bande large » .....	23
La théorie [golden = brown ticked tabby + modificateurs large bande] :	
Enfin un modèle génétique complet pour les smoke, les silver et les golden ! .....	23
Silver contre golden .....	25
La couleur de yeux chez les silver shaded et les golden : un exemple de persistance ? .....	25
Exemples de tables de combinaison (diagrammes de Punnett) chez les silver.....	26
Biochimie de la production d'eumélanine et de phæomélanine, les loci Agouti et Extension .....	28
Premiers exemples de couleurs ambre chez le chat .....	29
La génétique des couleurs ambre.....	31
<b>La théorie moderne pour les tabby – et une récapitulation pour les silver</b> .....	32
Combien de loci tabby ? .....	32
Comment les gènes du tabby tiqueté masquent les patrons tigrés ou classiques.....	34
Les polygènes contrôlant la distribution des bandes agouti :	
fréquence des bandes et gènes bande large.....	34
Les polygènes contrôlant la distribution des poils agouti.....	38
Récapitulation sur les silver shaded : le gene inhibiteur et la distribution des bandes.....	39
<b>Les couleurs Burmese et Siamois (sépie, mink, point); le gène Ojos Azules.</b> .....	40
<b>Génétique de la structure de la robe : poils longs, rex, wirehair, absence de poil.</b> .....	42
<b>Génétique de l'ossature et de la forme des oreilles :</b>	
polydactylie, manx, fold, curl, bobtail, munchkin.....	44
<b>Calculer le résultat des croisements sans se servir des tables.</b> .....	47

## Introduction : les modèles combinatoires utilisés en génétique féline.

Le but de cet article est de donner une approche simplifiée et synthétique de la génétique féline, ne requérant qu'un minimum de connaissances en biologie et en biochimie. A cette fin, nous utiliserons les modèles mendéliens pour la transmission génétique, qui considèrent qu'un petit nombre de gènes ont un effet en « tout ou rien » plutôt que graduel, selon la variante (*allèle*) du gène qui est prise en compte. Ainsi, on va modéliser l'ADN par des combinaisons de symboles, chacun représentant un gène. Attention, ce modèle mathématique sert à expliquer les tables de Mendel : les symboles peuvent correspondre à des gènes réels ou non, et dans tous les cas il s'agit là d'une simplification de la complexité biologique sous-jacente, qui repose non seulement sur quelques gènes majeurs, mais aussi sur une multitude d'autres gènes modificateurs. Chacun de ces modificateurs a un effet limité, mais ces effets s'ajoutent et conduisent à une variabilité qu'on ne saurait expliquer par l'action d'un seul gène.

Nous serons quelquefois amenés à présenter deux alternatives pour expliquer le même phénomène. Si ces deux modèles donnent le même résultat dans tous les cas, ils sont mathématiquement équivalents, bien que modélisant la réalité biochimique de manière distincte. Dans ce cas, nous ne chercherons pas à savoir lequel est véridique biologiquement parlant (vraisemblablement aucun : la réalité biologique est bien plus complexe !). Cependant, deux modèles similaires peuvent ne pas être totalement équivalents, ne serait-ce que parce qu'ils ont des effets statistiques différents au bout de plusieurs générations. Cela arrive souvent lorsqu'on compare un modèle basé sur un gène unique mendélien avec un autre modèle basé sur un ensemble de gènes modificateurs dont l'effet se combine. Afin de choisir parmi les différents modèles possibles celui qui collera le mieux aux observations, il faudrait disposer d'une base de données conséquente de résultats expérimentaux. Nous nous limiterons à des modèles simples qui ne revendiquent pas d'être très précis, mais qui ont l'avantage d'être simples à décrire tout en étant raisonnablement prédictifs des résultats observés.

Nous allons maintenant décrire les seules connaissances biologiques dont nous aurons besoin, et introduire le vocabulaire correspondant. Chaque cellule contient un noyau, entouré d'une membrane. Le noyau contient l'information héréditaire, sous la forme de filaments hélicoïdaux appelés *chromosomes* qui codent biochimiquement cette information. Certains segments des chromosomes codent des traits génétiques particuliers, et sont appelés *gènes*. L'emplacement d'un gène sur un chromosome est appelé un *locus* (pluriel *loci*). Un chat possède 19 paires de chromosomes, soit un total de 38 chromosomes. Les deux chromosomes d'une paire sont dits homologues (similaires). Les gènes des loci correspondants sur deux chromosomes homologues agissent sur le même caractère génétique. S'ils sont identiques, alors leur action sera la même ; dans le cas inverse, leur effet pourra différer. Des gènes différents sur le même locus de deux chromosomes homologues sont appelés *allèles*.

Une cellule peut se reproduire de deux manières différentes. Dans la première, aussi appelée **mitose**, la membrane du noyau se rompt, les chromosomes s'alignent au centre de la cellule et chacun d'eux crée une copie conforme de lui-même (sauf pour quelques rares erreurs de transcription, qui sont importantes pour expliquer les mutations et les recombinaisons génétiques). Chaque paire identique se sépare alors, et les deux jeux de chromosomes ainsi générés migrent vers des pôles opposés de la cellule. On obtient ainsi deux groupes identiques de 38 chromosomes localisés à des extrémités opposées de la cellule. Il ne reste plus à la cellule qu'à se diviser en deux nouvelles cellules identiques à la cellule mère

(cellules dites « diploïdes »). Ce mécanisme est celui qui permet la croissance des tissus biologiques.

Mais le mécanisme de reproduction qui va nous intéresser ici, en relation avec la reproduction sexuée, utilise une seconde méthode. La cellule y subit un processus de duplication différent, appelé **méiose**, au terme duquel on obtient deux cellules qui ne sont ni identiques entre elles, ni identiques à la cellule de départ. Ces cellules sont aussi appelées les gamètes, ou cellules germinales. Chaque gamète ne contient que 19 chromosomes, un pour chaque paire de chromosomes homologues, donc la moitié du patrimoine génétique originel. La méiose débute de la même manière que la mitose, à savoir la rupture de la membrane du noyau, et l'alignement des 38 chromosomes au centre de la cellule. C'est à partir de là que les deux méthodes divergent : lors de la méiose, les chromosomes homologues restent très proches l'un de l'autre (en fait, si proches qu'ils sont capables d'échanger des fragments, ce qui permet des recombinaisons génétiques). Puis l'un des deux chromosomes de chaque paire migre à une extrémité de la cellule, l'autre migrant à l'extrémité opposée, mais le choix de « qui va où » est aléatoire. On obtient ainsi deux groupes de 19 chromosomes, chaque groupe contenant les homologues de l'autre, mais la répartition entre les deux groupes est aléatoire. La cellule se sépare alors en deux, comme pour la mitose, mais chaque nouvelle cellule ne possède plus que 19 chromosomes, c'est une cellule germinale dite haploïde. Un tel gamète pourra fusionner avec le gamète d'un partenaire suite à un accouplement, afin de reconstituer une cellule diploïde de 38 chromosomes répartis en 19 paires de chromosomes homologues. Cette cellule résultant de la fusion de deux gamètes (un gamète femelle, ou ovule et un gamète mâle, ou spermatozoïde) est le résultat de la fertilisation : c'est la première cellule d'un nouveau chaton ! Chaque paire de chromosomes de cette cellule fertilisée contient un chromosome venant du père (via le spermatozoïde) et un autre venant de la mère (via l'ovule).

Ce mécanisme conduit au principe fondamental de la transmission héréditaire des caractères génétiques : pour chaque caractère génétique, la cellule du chaton contient une paire d'allèles, un de chaque parent. L'expression que prendra le caractère génétique chez le chaton (autrement dit, le *phénotype* du chaton) dépendra du choix des allèles transmis à la cellule fertilisée (autrement dit, du *génotype* du chaton), donc de la sélection des allèles transmis aux gamètes qui ont fusionné. Si ces allèles sont les mêmes, on dira que le chaton est *homozygote* pour le caractère en question. Si les allèles diffèrent, le chaton sera *hétérozygote*. Souvent, parmi deux allèles ayant des effets différents sur le même caractère génétique, l'un prédominera sur l'autre et imposera son effet : c'est ce qu'on appelle un gène *dominant*, l'autre étant appelé *récessif*.

## **Couleurs à base d'eumélanine sans dilution (noir, chocolat, cannelle)**

Commençons par introduire le gène B, responsable de la pigmentation noire de la robe du chat. Plus précisément, le gène B induit les cellules pigmentaires à la base des poils à produire un pigment appelé eumélanine, qui se présente sous la forme de molécules sphériques dont l'effet est de faire apparaître le poil noir. Le taux de production d'eumélanine dépend de la température : à plus basse température, les poils seront d'un noir plus intense. C'est pourquoi, chez beaucoup de chats noirs à poils longs, la couleur est plus pâle à la base du poil (donc dans la région plus chaude car plus proche du corps), alors que chez les chats noirs ayant des poils très courts (Devon Rex par exemple), la couleur sera plus foncée aux extrémités (face, oreilles, queue et pattes), qui sont les zones les plus éloignées des masses musculaires générant de la chaleur.

Le gène **B** a un allèle récessif, noté **b**. L'effet produit par cet allèle est de déformer les particules de pigment, qui deviennent alors plus allongées, ovales plutôt que sphériques. La couleur résultante est appelée chocolat. Il existe un autre allèle, noté **b<sup>l</sup>**, qui produit un effet d'élongation des particules encore plus marqué et une couleur résultante encore plus pâle : il s'agit de la couleur cannelle. Le gène **B** est dominant sur les autres allèles, et **b** est dominant sur **b<sup>l</sup>**.

Essayons de croiser un chat noir qui est homozygote **BB** avec une chatte chocolat homozygote **bb**. Remplissons une table dont les lignes correspondent aux gènes possibles du spermatozoïde, et dont les colonnes correspondent aux gènes possibles de l'ovule. Chaque case du tableau contient le génotype possible d'un chaton. Tous ces génotypes sont équiprobables. On voit dans cette table que tous les chatons sont phénotypiquement noirs, mais tous porteurs de chocolat.

	<i>B</i>	<i>B</i>
<i>b</i>	<b>Bb</b>	<b>Bb</b>
<i>b</i>	<b>Bb</b>	<b>Bb</b>

Si maintenant nous prenons les chatons issus de ce premier croisement, et que nous les faisons se reproduire entre eux. Que se passe-t-il ? En seconde génération, nous avons :

	<i>B</i>	<i>b</i>
<i>B</i>	<b>BB</b>	<b>Bb</b>
<i>b</i>	<b>Bb</b>	<b>bb</b>

Donc, les nouveaux chatons ont une chance sur 4 d'être noirs homozygotes, une chance sur deux d'être noirs hétérozygotes porteurs de chocolat, et une chance sur 4 d'être chocolat. Bien sûr, cela ne veut pas dire que chaque portée sera composée de 75% de chatons noirs et de 25% de chatons chocolat : cependant, cette répartition est la plus probable statistiquement au bout de nombreuses portées.

Pour finir, regardons le cas d'un croisement **Bb** x **Bb<sup>l</sup>**

	<i>B</i>	<i>b</i>
<i>B</i>	<b>BB</b>	<b>Bb</b>
<i>B<sup>l</sup></i>	<b>Bb<sup>l</sup></b>	<b>bb<sup>l</sup></b>

On obtient alors, avec des probabilités identiques (25%), des chatons noirs homozygotes, des chatons noirs porteurs de chocolat, des chatons noirs porteurs de cannelle et des chatons chocolat porteurs de cannelle.

**Exercice :** 1. Une chatte noire a eu un chaton chocolat. Quelles sont les couleurs possibles du père du chaton ? (se limiter aux trois couleurs déjà introduites)  
 2. Si le chaton est noir et la chatte chocolat, quelles sont les couleurs possibles du père du chaton ?

## Couleurs à base d'eumélanine avec dilution (noir, chocolat, cannelle)

Les trois couleurs que nous avons décrites ci-dessus existent en version diluée, résultant de l'action d'un gène appelé dilution maltaise, et note **d**. L'allèle dominant **D** ne dilue pas la couleur, mais l'allèle récessif **d** a pour effet de répartir les granules de pigment de manière différente dans le poil, ce qui visuellement rend la couleur plus pâle. Le noir devient ainsi du bleu (c'est-à-dire du gris bleuté), le chocolat devient du lilas et le cannelle devient du faon.

Le gène **d** modifie l'arrangement des particules de pigment, mais non leur forme. En fait, au lieu d'avoir des granules de pigment uniformément réparties, la dilution maltaise les regroupe en amas espacés. Son action porte donc sur un caractère génétique différent de la forme (sphérique ou allongée) des granules. Ce gène est de fait localisé sur un locus différent de **B**. Ainsi ces deux gènes, **B** et **d**, agissent de manière indépendante. La table suivante montre le résultat d'un mariage entre un chat bleu homozygote **BBdd** et une chatte noire porteuse de dilution (**BBDd** ; on dit souvent « noire porteuse de bleu »). Statistiquement, 50% des chatons seront noirs porteurs de dilution, et 50% seront bleus.

	<i>Bd</i>	<i>Bd</i>
<i>BD</i>	BBDd	BBDd
<i>Bd</i>	BBdd	BBdd

En général, l'interaction de deux gènes indépendants devrait nécessiter l'emploi d'une table à 4 rangées (pour représenter le contenu génétique des gamètes maternels) et à quatre colonnes (pour le contenu génétique des gamètes paternels). Par exemple, le croisement d'un chat noir porteur de chocolat et de bleu (**BbDd**) et d'une chatte bleue porteuse de faon (**Bb<sup>l</sup>dd**) donnerait la table suivante :

	<i>BD</i>	<i>Bd</i>	<i>bD</i>	<i>bd</i>
<i>Bd</i>	BBDd	BBdd	BbDd	Bbdd
<i>Bd</i>	BBDd	BBdd	BbDd	Bbdd
<i>b<sup>l</sup>d</i>	Bb <sup>l</sup> Dd	Bb <sup>l</sup> dd	bb <sup>l</sup> Dd	bb <sup>l</sup> dd
<i>b<sup>l</sup>d</i>	Bb <sup>l</sup> Dd	Bb <sup>l</sup> dd	bb <sup>l</sup> Dd	bb <sup>l</sup> dd

On peut déduire de cette table que 3/8 des chatons auront un phénotype noir (mais seront porteurs de différentes couleurs), 3/8 bleu, 1/4 chocolat et 1/4 lilas mais qu'il n'y aura aucun chaton cannelle et aucun chaton faon.

En fait, dans cette table, les quatre lignes sont identiques deux à deux. En fait, une table de deux lignes et quatre colonnes aurait suffi. Ceci vient du fait que la chatte est homozygote pour l'allèle **d**. Si nous voulions représenter le croisement de deux chats noirs, tous deux porteurs de chocolat et de bleu (**BbDd**), nous aurions par contre besoin d'une table 4 x 4. Le lecteur pourra la dessiner à titre d'exercice.

**Exercice :** Une chatte bleue donne naissance à un chaton lilas. Quelles sont les couleurs possibles du père du chaton, et de quelles couleurs peut-il être porteur ? (se limiter aux seules couleurs déjà introduites)

**Exercice :** 1. *Quelles sont les couleurs possibles des chatons issu du croisement d'un chat noir porteur uniquement de bleu et d'une chatte bleue homozygote, et quelles sont leurs probabilités respectives ?*

2. *Quelles sont les couleurs possibles des chatons issus du croisement d'un bleu homozygote et d'une chocolat homozygote, et quelles sont leurs probabilités respectives ?*

**Note.** Ce dernier exercice montre que les chatons issus d'un croisement bleu x chocolat peuvent être noirs. A première vue, cela peut paraître surprenant, ayant énoncé que le noir est dominant sur le bleu et sur le chocolat. Mais c'est bien correct : le gène chocolat et le gène de dilution sont sur des loci différents, et donc ils agissent de façon indépendante.

### **Couleurs phæomélaniques (orange, crème) et couleurs liées au sexe (tortie, bleu crème).**

Les lois de Mendel en génétique concernent les gènes ayant des effets bien marqués : le trait s'exprime ou ne s'exprime pas, bref c'est du tout ou rien. Les gènes de couleur déjà introduits se comportent de cette manière.

Un autre exemple de trait génétique marqué est le sexe : soit mâle, soit femelle. Cependant, le sexe n'est pas déterminé par un seul gène. Si c'était le cas, alors l'un des deux sexes serait dominant sur l'autre (une dominance partielle générerait des individus hermaphrodites). Les individus de la première génération appartiendraient tous au même genre, et l'espèce serait vite éteinte !

En fait, la détermination du sexe ne se fait pas sur un seul gène, mais sur un chromosome entier. Une paire particulière de chromosomes peut être constituée de deux chromosomes assez différents. L'un est plus grand, et a approximativement la forme d'un X. L'autre, plus petit, a une jambe du X qui manque : il ressemble à un Y. Le patrimoine chromosomique d'un mâle contient une paire XY, alors que chez une femelle il y a deux chromosomes X : XX. Ainsi, le résultat est bien tranché mais sans dominance d'un genre sur l'autre. Qui plus est, la table suivante montre qu'une condition nécessaire pour la survie de l'espèce est respectée : la probabilité d'être mâle ou femelle pour un individu est la même.

	X	Y
X	XX	XY
X	XX	XY

femelles mâles

Cependant, comme il manque sur le chromosome Y une des branches d'un chromosome X, les gènes dont les loci sont sur cette branche ne sont présents qu'en un exemplaire dans les cellules d'un mâle, i.e. un allèle manque. Cet état de fait change la façon dont ces gènes sont transmis héréditairement. Ils sont dits « liés au sexe ».

L'un des gènes de couleur est ainsi lié au sexe. C'est le gène orange, **O**, qui transforme les granules de pigment noir (eumélanine), approximativement sphériques, en granules de pigment différent (phæomélanine), plus allongées. Ce type de pigment est responsable de la couleur rousse intense de certains chats d'exposition (et également des couleurs dans la gamme des jaunes qu'on trouve dans les chats non sélectionnés tels que les chats errants par exemple).

L'allèle **o** ne change pas l'eumélanine en phæomélanine (il n'a pas d'effet). En principe, les génotypes **BO**, **bO** et **b<sup>l</sup>O** pourraient produire trois teintes d'orange de plus en plus pales, et quelquefois certaines personnes pensent distinguer les phénotypes correspondants. Mais la différence est si ténue qu'on préfère ne pas en tenir compte : toutes ces variantes seront dénotées comme du « roux ». De même, les dilutions maltaises correspondantes seront toutes notées « crème ».

Le gène orange est un peu particulier. Tout d'abord, il est lié au sexe : un mâle peut donc être **o** (phénotypiquement eumélanique) ou **O** (roux ou crème), mais pas les deux à la fois. Par contre, une femelle peut être **oo** (eumélanique), **OO** (rousse ou crème) ou **Oo**. C'est dans ce dernier cas que le second aspect particulier entre en jeu. L'allèle **O** n'est pas en fait dominant sur l'allèle **o**. Le génotype **Oo** ne donne pas des femelles rousses ou crème. En fait, dans les cellules produisant les pigments à la base de chaque poil, un seul des deux allèles orange portés par les deux chromosomes X est actif. L'autre est inactivé et n'a aucune action. Ainsi, les femelles **Oo** ont certains poils roux ou crème, et d'autres noirs ou bleus (ou les versions plus claires de ces couleurs). Le choix de l'allèle activé s'effectue aléatoirement. Cependant, cette décision est prise dans toutes les cellules somatiques pendant une période assez courte du développement précoce de l'embryon. A ce stade, il y a encore peu de cellules somatiques, et les répliquions ultérieures des cellules où l'allèle **O** est activé vont conserver ce choix ; il en est de même pour les cellules où l'allèle **o** est activé. C'est ainsi que nous pouvons voir de grandes zones rousses et noires (ou leurs diverses dilutions). Mais si l'activation se passe un peu plus tard au cours du développement, alors les deux couleurs seront plus intimement mêlées. On appelle les phénotypes correspondants écaille de tortue (ou tortie), écaille de tortue chocolat et écaille de tortue cannelle. Les versions diluées s'appellent bleu crème (ou plus rarement écaille de tortue bleu), lilas crème ou faon crème.

Nous avons donc décrit comment la transmission héréditaire des gènes liés au sexe diffère de celle des autres gènes. De fait, le principe de transmission indépendante des deux allèles est changé, comme nous allons le montrer. La table habituelle :

	<i>O</i>	<i>O</i>
<i>O</i>	<b>OO</b>	<b>OO</b>
<i>o</i>	<b>Oo</b>	<b>Oo</b>

est fausse. La table correcte est :

	<i>O</i>	-
<i>O</i>	<b>OO</b>	<b>O-</b>
<i>O</i>	<b>Oo</b>	<b>o-</b>

parce que les mâles n'ont jamais le génotype **OO**. Un mâle roux n'a qu'un allèle **O**. Pour rendre les choses plus claires, nous notons l'allèle manquant par un tiret. Ainsi, si on fait abstraction de la dilution maltaise et des allèles chocolat/cannelle, une femelle tortie croisée avec un mâle roux donnera, à probabilités égales, des chatons femelle roux ou tortie, et des chatons mâles roux ou noirs. Nous pouvons résumer ceci comme une règle : pour les traits héréditaires liés au sexe, les chatons mâles n'héritent le trait que de leur mère (dans le cas étudié ici, il s'agit de la couleur) alors que les chatons femelles héritent de leurs deux parents en proportion égale.

Voici un exemple plus complexe : le croisement d'un mâle noir porteur de chocolat et de dilution maltaise (**BbDdo-**) et d'une femelle bleu crème porteuse de fawn (**Bb<sup>l</sup>ddOo**):

	<i>BDo</i>	<i>Bdo</i>	<i>bDo</i>	<i>bdo</i>	<i>BD -</i>	<i>Bd -</i>	<i>bD -</i>	<i>bd -</i>
<i>BdO</i>	BBDdOo	BBddOo	BbDdOo	BbddOo	BBDdO-	BBddO-	BbDdO-	BbddO-
<i>BdO</i>	BBDdOo	BBddOo	BbDdOo	BbddOo	BBDdO-	BBddO-	BbDdO-	BbddO-
<i>b<sup>l</sup>dO</i>	Bb <sup>l</sup> DdOo	Bb <sup>l</sup> ddOo	bb <sup>l</sup> DdOo	bb <sup>l</sup> ddOo	Bb <sup>l</sup> DdO-	Bb <sup>l</sup> ddO-	bb <sup>l</sup> DdO-	bb <sup>l</sup> ddO-
<i>b<sup>l</sup>dO</i>	Bb <sup>l</sup> DdOo	Bb <sup>l</sup> ddOo	bb <sup>l</sup> DdOo	bb <sup>l</sup> ddOo	Bb <sup>l</sup> DdO-	Bb <sup>l</sup> ddO-	bb <sup>l</sup> DdO-	bb <sup>l</sup> ddO-
<i>Bdo</i>	BBDdoo	BBddoo	BbDdoo	Bbddoo	BBDdoo-	BBddoo-	BbDdoo-	Bbddoo-
<i>Bdo</i>	BBDdoo	BBddoo	BbDdoo	Bbddoo	BBDdoo-	BBddoo-	BbDdoo-	Bbddoo-
<i>b<sup>l</sup>doo</i>	Bb <sup>l</sup> Ddoo	Bb <sup>l</sup> ddoo	bb <sup>l</sup> Ddoo	bb <sup>l</sup> ddoo	Bb <sup>l</sup> Ddoo-	Bb <sup>l</sup> ddoo-	bb <sup>l</sup> Ddoo-	bb <sup>l</sup> ddoo-
<i>b<sup>l</sup>doo</i>	Bb <sup>l</sup> Ddoo	Bb <sup>l</sup> ddoo	bb <sup>l</sup> Ddoo	bb <sup>l</sup> ddoo	Bb <sup>l</sup> Ddoo-	Bb <sup>l</sup> ddoo-	bb <sup>l</sup> Ddoo-	bb <sup>l</sup> ddoo-

La moitié gauche de la table contient les génotypes des chatons femelles (deux allèles orange). On voit de suite, en regardant la moitié basse de cette moitié gauche, que 3 chatons sur 16 sont noirs (porteurs de couleurs diverses), 3 sur 16 sont bleus, 1 sur 16 est chocolat, 1 sur 16 est lilas, mais aucun n'est cannelle ou faon. La partie haute contient les couleurs tortie correspondantes : 3 chatons sur 16 sont tortie, 3 sur 16 sont bleu crème, 1 sur 16 est chocolat tortie, 1 sur 16 est lilas tortie, mais aucun n'est cannelle tortie ni faon tortie.

La partie droite de la table contient les génotypes des chatons mâles. Ici encore, la partie basse donne les probabilités de couleur pour les chatons eumélaniques : 3 chatons sur 16 sont noirs (et peuvent être porteurs de couleurs diverses), 3 sur 16 sont bleus, 1 sur 16 est chocolat, et 1 sur 16 est lilas. La partie haute donne des proportions identiques pour les mâles phæomélaniques. Toutefois, ces proportions se rapportent aux variantes génotypiques, et les seuls phénotypes correspondants sont : roux (un chaton mâle sur 4) et crème (un chaton mâle sur 4).

**Exercice.** *Le père d'une chatonne tortie est noir. Quelles sont les couleurs possibles de la mère, et de quels gènes de couleur peut-elle être porteuse ? (Ne prendre en compte que les couleurs déjà introduites).*

### Les modificateurs de dilution : les couleurs caramel et abricot.

Des preuves venant d'éleveurs de Sacré de Birmanie révèlent l'existence d'un gène qui modifie la façon dont s'exprime la dilution maltaise, rendant les couleurs plus rousses et leur donnant des reflets métalliques (particulièrement visibles chez les chats tabby). Ce phénotype semble être la conséquence d'un gène dominant **Dm** situé sur un autre locus que le gène de dilution maltaise (et donc se transmettant indépendamment de lui). Lorsqu'il agit sur des couleurs eumélaniques diluées (bleu, lilas et faon), **Dm** produit les couleurs caramel correspondantes ; sur les couleurs phæomélaniques, il donne ce qu'on appelle abricot. L'allèle récessif **dm** ne modifie pas les couleurs. Probablement, le gène agit à la fois sur la forme des granules de pigment et sur leur groupement.





*Sacré de Birmanie caramel lynx point basé sur du bleu.*

Clairement, la combinatoire est similaire à celle de la dilution maltaise : par exemple, le croisement de deux chats de génotype **BBddDmdm** donnera 75% de caramel basés sur du bleu et 25% de bleu.

*Exercice. Montrer qu'à partir du croisement de deux chats de génotype **BbddDmdm** on obtient 9/16 de caramel basé sur du bleu, 3/16 de caramel basé sur du lilas, 3/16 de bleu et 1/16 de lilas.*

### **Couleurs épistatiques : le blanc et les taches blanches (gène pie).**

Dans la seconde section, nous avons vu un exemple de dominance : l'allèle **B** est dominant sur l'allèle chocolat **b**. La dominance signifie que, parmi deux allèles du même gène, l'un impose son effet sur l'autre dans le phénotype. Nous avons aussi, par ailleurs, rencontré des gènes qui modifient le phénotype contrôlé par d'autres gènes situés sur un locus différent. Par exemple, le gène orange **O** transforme le noir en roux, et le gène de dilution maltaise transforme le noir en bleu et le roux en crème. Quelquefois, des personnes disent que le noir est dominant sur le bleu, mais ce n'est pas vraiment correct : l'allèle qui domine sur **d** n'est pas **B**, c'est **D**. L'effet de **D** recouvre et modifie celui de **B**. Ce phénomène est appelé *épistasie*. On peut dire que l'action épistatique de **O** sur **B** et sur ses allèles est la transformation de l'eumélanine en phæomélanine.

#### *Le gène pie*

Nous allons maintenant étudier deux autres cas d'épistasie. Le premier est celui du gène de taches blanches, ou gène pie, dont l'effet est d'enlever toute pigmentation des poils sur certaines zones du corps. Ce gène est épistatique sur tous les gènes de couleur que nous avons déjà introduits, et en fait sur tous les gènes de couleur que nous introduirons plus loin, la seule exception étant le gène blanc **W**, dont nous parlerons juste après, et qui dépigmente les poils sur tout le corps.

En fait, si les zones du corps où le gène **S** est actif ont des poils, alors ces poils sont blancs, mais la peau est également dépigmentée dans ces zones. Pour les zones sans poil, comme c'est le cas de la truffe et des coussinets, le cuir est dépigmenté, apparaissant donc de couleur rose. De plus, dans la phase initiale de répllication des cellules somatiques, si le gène **S** agit sur les cellules qui formeront le tissu oculaire, alors la dépigmentation donnera des yeux bleus ou bleu pâle lorsque l'œil sera terminé. Il peut aussi couramment arriver qu'un œil soit

bleu alors que l'autre est normalement coloré. Près des cellules qui donneront les yeux se trouvent les cellules qui donneront les tissus auditifs de l'oreille : souvent l'ouïe est déficiente du côté de l'œil bleu, cette déficience pouvant aller jusqu'à la surdité. L'allèle récessif *s* n'introduit aucune dépigmentation, la couleur étant partout normale.

La table suivante peut représenter par exemple le croisement d'un chat noir avec une chatte noire et blanche, hétérozygote **Ss**. La moitié des chatons sont noir et blanc, l'autre moitié sont tout noirs. Le lecteur pourra compléter la table en prenant en compte le gène **B**.

	<i>S</i>	<i>s</i>
<i>s</i>	Ss	ss
<i>s</i>	Ss	ss

Les effets du gène **S** peuvent être plus ou moins étendus, allant d'une petite tache blanche (bouton blanc, médaillon) à du blanc sur la quasi-intégralité du corps, dans les distributions de couleurs appelées arlequin ou van. Il y a un quasi-continuum d'effets possibles, qui sont partiellement dus à des polygènes. Cependant, des études récentes ont montré que les chats homozygotes **SS** ont plus de blanc que les chats hétérozygotes **Ss**, comme par exemple pour les chats van. Nous reviendrons bientôt sur ce point, en introduisant d'autres allèles de **S** pour expliquer les différentes robes des Ragdoll.

#### *Le gène de gantage des Sacré de Birmanie*

Il est important d'observer que le gène **S** contrôle la transmission génétique de la présence de taches blanches, mais pas leur taille ni leur disposition. En fait, il n'est pas très clair aujourd'hui si la position des taches est entièrement sous contrôle génétique ou non. Il est hors de doute que certaines dispositions de taches blanches sont souvent transmises aux chatons. Ceci est le cas pour le gantage des Sacré de Birmanie et des Ragdoll, ainsi que pour le **V** inversé sur la face des chats bicolores. De fait, les généticiens ont longtemps débattu de savoir si le gantage est causé par un gène spécifique, soit un allèle de **S**, soit un gène totalement différent situé sur un autre locus. Dans ce dernier cas, ce nouveau gène serait-il dominant ? Si c'était le cas, il y aurait des chats hétérozygotes pour le gantage. Les descendants de tels chats auraient 25% de chances de n'avoir aucun blanc. Or, on ne relate aucun cas de tels chatons dans les portées de Sacré de Birmanie ! Il faut dire que cela fait beaucoup de générations que les Sacré de Birmanie ne sont mariés qu'entre eux, et il est donc possible qu'ils soient tous homozygotes pour cet hypothétique gène pie de gantage.

Des articles récents (J.P. Maas, *Introduction into the Heredity of the Albino Series, Piebald Spotting and Epistatic White*, 1995), basés sur des expériences d'éleveurs néerlandais de Sacré de Birmanie, soutiennent que les croisements expérimentaux entre des chats Sacré de Birmanie et des chats colourpoint sans blanc donnent des portées composées uniquement de chats sans blanc. Si c'est le cas, alors un gène de gantage spécifique des Sacré de Birmanie existe réellement : appelons-le **s<sup>b</sup>** (*b* pour *Birman*). En fait, si le gantage n'était qu'une conséquence du gène pie (qui est dominant), au moins la moitié des chatons de la première génération auraient des taches blanches. Mieux : le gène de gantage **s<sup>b</sup>** doit forcément être récessif !

Cependant, la défunte présidente de l'ANABi (Marie-Anne Taranger, communication privée) soutient que ces preuves sont fausses, et que la première génération de chatons

comprendait des chatons gantés et des chatons colourpoint. Si c'est le cas, alors la théorie la plus plausible serait que le gantage des Sacré de Birmanie est causé par l'action conjuguée du gène pie (soit en génotype hétérozygote **Ss**, ce qui cause des zones blanches relativement peu étendues, comme nous le verrons bientôt, ou en génotype homozygote **SS**), et d'un autre gène de contrôle situé à un autre locus. Ce second gène aurait l'effet de réduire l'expression du blanc aux gants, en contrôlant la forme des zones blanches : nous pourrions l'appeler **mit**, de *mitted* (ganté). La forme des gants chez les Sacré de Birmanie étant stable, ce gène de contrôle **mit** serait alors récessif, et tous les Sacré de Birmanie seraient homozygotes **mit mit**. Il s'en suit que les chatons issus d'un croisement entre deux Sacré de Birmanie de génotype **SS mit mit** seront des Sacré de Birmanie. Par contre, le croisement entre deux Sacré de Birmanie de génotype **Ss mit mit** donnerait 75% de chatons Sacré de Birmanie et 25% de chatons colourpoint (sans blanc). Mais cette distribution de couleurs dans une portée ne se rencontre pas en pratique. On peut expliquer cette divergence en supposant que, en raison des remariages entre eux, tous les Sacré de Birmanie aujourd'hui sont homozygotes **SS** : mais croiser des Sacré de Birmanie à des chats colourpoint sans blanc produirait des Sacré de Birmanie hétérozygotes, ce qui fait que nous ne pouvons toujours pas expliquer la divergence. Nous devons donc abandonner la théorie suggérée par Mme Taranger. D'autres divergences entre la théorie et ce qu'on observe en pratique existent : lorsqu'on croise un Sacré de Birmanie **SS mit mit** avec un chat colourpoint sans blanc **ss Mit Mit**, tous les chatons seraient colourpoint avec une robe bicolore, mais non gantés, donc ne ressemblant pas à des Sacré de Birmanie. Nous croyons donc que le gène de gantage **mit** n'existe pas.

Cependant, même le modèle proposé par J.P. Maas, qui semble plus sain, a des inconvénients. Car l'existence d'un gène récessif spécifique du gantage des Sacré de Birmanie conduit à des conséquences génétiques bizarres. En effet, cela reviendrait à dire qu'il existe au moins deux gènes principaux produisant des taches blanches (celui du gantage des Sacré de Birmanie et l'autre pour les taches blanches variées). Leur action conjuguée pourrait donner naissance à des chats entièrement blancs dont les chatons auraient une faible probabilités d'être entièrement blancs (bien qu'il faille reconnaître que cet événement serait assez rare). Ceci est en conflit avec l'évidence statistique de la transmission héréditaire chez les chats blancs, que nous aborderons plus loin.

#### *La série allélique des gènes pie : génétique de la robe des Ragdoll*

Le gantage existe aussi chez d'autres races que les Sacré de Birmanie, par exemple chez les Ragdoll. Il est fort probable que la robe des Ragdoll ne dérive pas du même gène de gantage : il y a des effets supplémentaires, dont la bande blanche sur le ventre des Ragdoll gantés. Compte tenu des interactions entre le gène pie standard, le gène causant la robe gantée des Ragdoll semble être situé sur le même locus que le gène pie **S**.

Au cours des années récentes, la génétique de la répartition du blanc chez les Ragdoll a été bien étudiée et comprise (voir, par exemple, les articles de Robin Pickering, pg. 73-86, and Roy Robinson, pg. 93-95, in *The definitive Guide to Ragdolls*, , L. Wallace, R. Pickering & D. Pollard, editors, Ragdoll World U.K., 1995). Cette compréhension a été facilitée par le fait que les croisements entre Ragdoll bicolores, *mitted* (gantés) et colourpoint (sans blanc) sont fréquents. La première génération issue d'un croisement entre un chat *mitted* et un chat sans blanc contient des chatons colourpoint et des chatons *mitted*. Le gantage des Ragdoll est donc dû à un gène épistatique sur la couleur sans blanc. Lorsque le parent *mitted* est hétérozygote, la moitié de ses chatons n'aura (statistiquement) aucune tache blanche. Lorsqu'il est homozygote, tous ses chatons seront *mitted*.

Nous allons maintenant voir que le gène de gantage des Ragdoll, que nous notons  $s^m$  (m pour mitted), semble être partiellement récessif par rapport à  $S$ . La dominance partielle de  $S$  sur  $s^m$  peut expliquer les divers degrés de blanc trouvés chez les Ragdoll. Au total, en plus des Ragdoll colourpoint (sans blanc), qui sont homozygotes  $ss$ , il y a cinq autres génotypes. Les Ragdoll mitted ont le génotype  $s^m s$  (hétérozygotes pour l'allèle de gantage du Ragdoll !). Leur phénotype contient beaucoup plus de blanc que chez les Sacré de Birmanie : typiquement, sont blancs non seulement les pieds, mais aussi les pattes arrière et une bande étroite sous le ventre allant du menton à la base de la queue. Le génotype  $Ss$  donne la robe bicolore idéale, avec moins d'un tiers de blanc sur le dos, des pattes blanches et le ventre presque exclusivement blanc, ce blanc s'étendant sur la face par une flamme en forme d'un V inversé. Le génotype  $s^m s^m$  cause un renforcement du gantage, appelé *high mitted* : l'apparence est proche des bicolores (en exposition féline, ces chats sont classés bicolores), avec éventuellement moins d'un tiers de blanc sur le dos, quelquefois des taches blanches sur les pattes, et du blanc sous le ventre allant souvent jusqu'au V inversé sur la face. Tous les autres génotypes produisent des Ragdoll avec davantage de blanc, qui concourent en tant que bicolores, bien que leur répartition de couleur soit loin d'être idéale par rapport au standard du bicolore. Le phénotype des Ragdoll  $Ss^m$  est ce qu'on appelle *mid-high white*, avec typiquement plus d'un tiers de blanc sur le dos, la flamme blanche en V inversé sur la face, des pattes et un ventre blanc avec occasionnellement quelques taches de couleur sur les pattes. Finalement, les Ragdoll  $SS$  ont un phénotype qualifié de *high white*, qui n'est ni plus ni moins qu'une robe Van. En fait, les allèles pour les taches blanches agissent non seulement sur les Ragdoll, mais aussi sur les autres races, et les phénotypes correspondants se voient dans toutes les races qui reconnaissent les pelages avec des taches blanches (sauf les Sacré de Birmanie, où il est demandé de ne pas avoir d'autres taches blanches que le strict gantage). La raison pour laquelle l'étude a été poussée plus loin chez les Ragdoll est que le standard de la race distingue et décrit précisément les différentes répartitions de blanc reconnues. Mais c'est très probable que la robe Van d'autres races, comme par exemple les Turcs de Van, résulte du même génotype.

**Exercice :** Prouver que les probabilités des robes lors de croisements entre Ragdoll sont les suivantes :

- sans blanc x sans blanc :	100% sans blanc (colourpoint)
- sans blanc x mitted :	50 % sans blanc, 50% mitted
- sans blanc x bicolore :	50% sans blanc, 50% bicolore
- mitted x mitted :	50% ganté, 25% sans blanc, 25% high mitted
- bicolore x bicolore :	50% bicolore, 25% sans blanc, 25% high white
- mitted x bicolore :	25% sans blanc, 25% mitted, 25% bicolore, 25% mid-high white
- sans blanc x high mitted :	100% mitted
- sans blanc x mid-high white :	50% bicolore, 50% mitted
- sans blanc x high white :	100% bicolore
- mitted x high mitted :	50% mitted, 50% high mitted
- mitted x mid-high white :	25% mitted, 25% bicolore, 25% high mitted, 25% mid-high white

- *mitted x high white* : 50% *bicolore*, 50% *mid-high white*
- *bicolore x high mitted* : 50% *mitted*, 50% *mid-high white*
- *bicolore x mid-high white* : 25% *mitted*, 25% *bicolore*, 25% *mid-high white*, 25% *high white*
- *bicolore x high white* : 50% *bicolore*, 50% *high white*
- *high mitted x high mitted* : 100% *high mitted*
- *high mitted x mid-high white* : 50% *high mitted*, 50% *mid-high white*
- *high mitted x high white*: 100% *mid-high white*
- *mid-high white x mid-high white*: 50% *mid-high white*, 25% *high mitted*, 25% *high white*
- *mid-high white x high white* : 50% *high white*, 50% *high white*
- *high white x high white*: 100% *high white*

### *Le gène blanc*

La transmission des robes entièrement blanches est due à l'action du gène **W**, qui provoque une dépigmentation totale du corps. La robe est donc entièrement blanche, la truffe et les coussinets sont rose. La couleur des yeux peut ou non être affectée. Si elle l'est, alors un œil ou les deux yeux deviennent bleus ou bleu pâle, et il est possible que le chat soit sourd du côté de l'œil dépigmenté. L'allèle récessif **w** ne cause aucune dépigmentation, et permet à la couleur de s'exprimer. Le gène **W** est épistatique tu tous les autres gènes de couleur. En particulier, **W** est épistatique sur **S** : un chat génétiquement blanc peut très bien être porteur « taches blanches », ce qui bien sûr ne se verra pas dans son phénotype. Puisque **W** est épistatique, tous les chatons issus d'un chat blanc homozygote sont également blancs. Par contre, un chat blanc hétérozygote croisé avec un chat non blanc aura des chatons blancs et non blancs avec des probabilités identiques.

	<i>W</i>	<i>w</i>
<i>w</i>	<b>Ww</b>	<b>ww</b>
<i>w</i>	<b>Ww</b>	<b>ww</b>

blancs

Prenons un exemple dans le détail : le croisement d'un mâle blanc hétérozygote porteur homozygote de noir et porteur hétérozygote du gène pie (**Ww Ss BB o- DD**) avec une chatte tortie et blanche hétérozygote pour le gène pie et porteuse de dilution maltaise (**ww Ss BB Oo Dd**). Nous ne représenterons pas le gène **B** dans la table parce que ce n'est pas pertinent : les deux parents sont homozygotes **BB**, donc tous leurs chatons le sont aussi. La moitié gauche de la table contient les génotypes des chatons blancs (50%). La partie supérieure de la moitié droite et la partie gauche du quart restant contiennent les génotypes des chatons présentant des taches blanches (37.5%). Le bloc restant (4 cases par 2) en bas à droite dans la table contient les génotypes des chatons sans blanc : une moitié d'entre eux sont noirs, un quart sont roux et un quart sont tortie (femelles).

	<i>WSoD</i>	<i>WS - D</i>	<i>WsoD</i>	<i>Ws - D</i>	<i>wSoD</i>	<i>wS - D</i>	<i>wsOD</i>	<i>ws - D</i>
<i>wSOD</i>	WwSSOoDD	WwSSO-DD	WwSsOoDD	WwSsO-DD	wwSSOoDD	wwSSO-DD	wwSsOoDD	wwSsO-DD
<i>wSod</i>	WwSSOoDd	WwSSO-Dd	WwSsOoDd	WwSsO-Dd	wwSSOoDd	wwSSO-Dd	wwSsOoDd	wwSsO-Dd
<i>wSoD</i>	WwSSooDD	WwSSoo-DD	WwSsooDD	WwSso-DD	wwSSooDD	wwSSoo-DD	wwSsooDD	wwSso-DD
<i>wSod</i>	WwSSooDd	WwSSoo-Dd	WwSsooDd	WwSso-Dd	wwSSooDd	wwSSoo-Dd	wwSsooDd	wwSso-Dd
<i>wsOD</i>	WwSsOoDD	WwSsO-DD	WwssOoDD	WwssO-DD	wwSsOoDD	wwSsO-DD	wwssOoDD	wwssO-DD
<i>wsOd</i>	WwSsOoDd	WwSsO-Dd	WwssOoDd	WwssO-Dd	wwSsOoDd	wwSsO-Dd	wwssOoDd	wwssO-Dd
<i>wsoD</i>	WwSsooDD	WwSsoo-DD	wWwssooDD	Wwssoo-DD	wwSsooDD	wwSsoo-DD	wwssooDD	wwssoo-DD
<i>wsod</i>	WwSsooDd	WwSsoo-Dd	WwssooDd	Wwssoo-Dd	wwSsooDd	wwSsoo-Dd	wwssooDd	wwssoo-Dd

A ce stade, le lecteur devrait être en mesure de compléter les tables pour des croisements typiques de chats avec les gènes **S** et **W**, comme dans les exercices suivants. On peut même espérer qu'il saura aussi trouver les réponses sans avoir à écrire explicitement l'intégralité des tables.

**Exercice.** *La portée née d'une mère faon comporte un chaton blanc et deux chatons bicolores, lilas et blanc pour l'un, faon et blanc pour l'autre. Quelles sont les couleurs possibles du père de la portée, et de quels gènes de couleur peut-il être porteur ? (ne pas prendre en compte les couleurs non encore introduites).*

**Exercice.** *1. Quelles sont les couleurs possibles des chatons (et leurs probabilités) issus du croisement d'un chat bleu et blanc homozygote pour le bleu et hétérozygote pour le gène pie avec un lilas et blanc homozygote pour le lilas et hétérozygote pour le gène pie ?  
2. Même question dans le cas où le chat bleu et blanc, au lieu d'être homozygote bleu, est porteur de lilas ?*

## Robes tabby : la théorie classique.

Jusqu'à présent, nous avons parlé des couleurs solides ou particolores (plusieurs couleurs). Regardons maintenant la génétique des chats tabby. Dans cette section, nous allons nous intéresser à la théorie « classique », qui est basée sur l'existence d'un locus Tabby unique. La théorie « moderne » prend en compte au minimum deux loci, ainsi que le locus Extension et plusieurs modificateurs. Nous la présenterons donc plus loin, après les chapitres traitant des gènes Silver et Extension. Les lecteurs intéressés à connaître les phénotypes des chatons peuvent se dispenser de lire la nouvelle théorie sauf s'ils souhaitent prédire plus précisément les probabilités des patrons tabby ou celle d'obtenir plusieurs patrons différents dans la même portée.

Chaque poil tabby (ou mieux, agouti) comporte plusieurs bandes de couleurs. Au cours de la pousse du poil, les cellules qui produisent les pigments à la base du poil alternent entre deux phases. Dans l'une de ces deux phases, un pigment de couleur intense – granules quasiment sphériques – est produit. Dans l'autre phase, le pigment est plus allongé, plus clair et plus orangé. Ce phénomène d'alternance entre les deux phases est activé par un gène appelé le gène agouti **A**. Son allèle récessif, **a**, ne permet pas au mécanisme d'alternance des poils agoutis de s'exprimer, et sous-tend la robe des chats de couleur unie, ou solide. La version sauvage est celle du chat agouti ou tabby. En fait, l'allèle non agouti (**a**) renforce la production de la

couleur intense, et les bandes agouti sont ainsi remplies elles aussi de la couleur de base. C'est l'allèle **A** qui permet aux dessins de la robe agouti d'être visibles.

Chez un chat agouti, les poils sont agouti sur certaines parties du corps en fonction du patron de la robe. Sur les autres parties du corps, les bandes agouti des poils portent la couleur pleine (comme sur tous les poils des chats non agouti, de couleur solide). Ces zones s'appellent aussi les « marques tabby ». Il y a trois types de patrons tabby : tiqueté (« *ticked* »), à rayures (« *mackerel* ») et classique (« *classic* » ou « *blotched* », selon les associations). Chez tous les trois, on retrouve les mêmes marques sur la face et le front. Le patron *ticked*, comme celui de l'Abyssin, ne montre aucune marque sauf sur la tête (et de façon occasionnelle sur les pattes et la queue s'il n'est pas parfait) : tous les autres poils ont des bandes agouti, du moins où la pigmentation est suffisante pour rendre ceci visible (les poils sous le ventre sont souvent trop clairs pour rendre les bandes agouti visibles). Le patron *mackerel* donne des rayures parallèles sur le corps, les pattes et la queue. Le patron *classic* donne des marques plus larges, qui forment des spirales, des yeux de bœuf ou des formes de papillon sur les flancs. Ces trois patrons sont produits par trois allèles du gène tabby, dont la dominance est la suivante : *Ticked* (**T<sup>a</sup>**) est dominant. *Mackerel* (**T**) est récessif par rapport à *ticked* mais dominant sur *classic*. *Classic* (**t<sup>b</sup>**) est récessif.

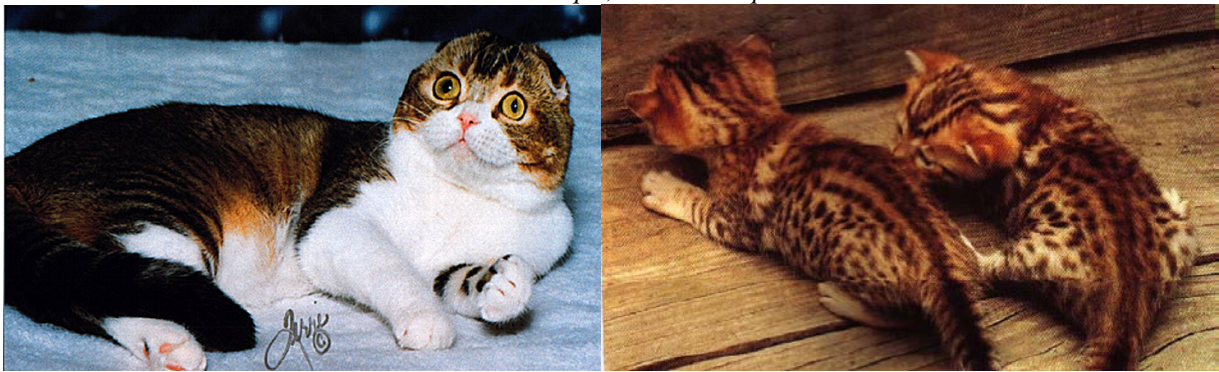
Il y a en fait deux autres patrons. L'un est le patron tacheté (« *spotted* »), où les lignes sont scindées en taches séparées, souvent alignées selon un patron *mackerel*. Les degrés de dominance des patrons spotted et mackerel sont similaires, et on pense qu'ils sont produits par le même allèle **T**, sous l'action d'un groupe de modificateurs (polygènes). Certaines races, comme par exemple le Bengale, en raison de son pool génétique original venant en partie de son ancêtre sauvage le chat léopard d'Asie (*Felis Bengalensis*), ont des patrons de taches très spécifiques avec des rosettes plus larges et non alignées sur un motif *mackerel*. Il est probable que ces patrons tachetés atypiques soient le résultat du gène **T** sous l'action modificatrice de polygènes, mais cela n'est pas prouvé. Un autre patron, qui apparut d'abord chez l'American Shorthair puis chez le Bengale, est le patron marbré (« *marbled* ») qui ressemble au patron classique mais avec des yeux de bœuf et des spirales très allongés et irréguliers et des lignes épaisses et souvent fermées. Peut-être ce patron est causé par le gène du tabby classique **t<sup>b</sup>** sous l'action de modificateurs, ou peut-être par un autre allele **t<sup>m</sup>** à dominance partielle : de fait, les chatons issus d'un croisement entre un tabby marbré et un tabby tacheté ont des rosettes et des taches irrégulièrement réparties partiellement selon le patron marbré. Il y a aussi le patron agouti, très proche du patron tiqueté et produit par le même gène, mais avec des colliers et des barres tabby (anneaux) sur les pattes et la queue, comme chez le Singapura.

Mis à part pour l'exception qui sera expliquée au prochain paragraphe, le gène agouti agit non seulement sur la robe des chats eumélaniques, mais aussi sur le cuir de la truffe, qui devient rouge brique (chez les brown tabbies) ou diverses teintes rosées, toutes avec un liseré de la couleur de base.





*Patrons classique, marbré et tiqueté.*



*Patrons rayé et tacheté.*

Pour finir, il y a encore un autre patron qui est apparu récemment chez le Chausie, et qui est peut-être dû aux gènes hérités de son ancêtre sauvage, le chat des marais, ou chat de la jungle (*Felis Chaus*): le patron « silver tip », ou « grizzled ». Ce patron, qui n'a pour le moment été trouvé que sur des chats eumélaniques (les seules couleurs acceptées pour les Chausie !), se traduit en général par des pattes et une face pleinement colorée (même le cuir de la truffe est noir, contrairement à ce qui arrive en général chez les chats tabby : voir le paragraphe suivant). Les poils du corps ont des bandes agouti (jusqu'à 5 bandes) où le microscope révèle une couleur jaune pâle, peu chaude, ce qui donne l'impression à première vue que le chat est silver, bien que cela n'ait rien à voir avec les gènes silver.



*Le même chat des marais, jeune adulte puis adulte plus âgé.*





*Chausie « Grizzled »*

Il n'est pas encore très clair si ce phénotype est une conséquence d'un nouvel allèle dominant sur le locus tabby (un allèle « grizzled ») ou bien d'un gène épistatique situé sur un locus différent, le locus extension E, que l'on rencontre également chez d'autres espèces comme le lapin, où l'allèle  $E^S$  (s pour « steel », acier) génère un patron acier similaire au patron « grizzled » des chats. Nous synthétiserons la génétique et les phénotypes créés par le locus Extension plus loin dans cette présentation. Le fait que la truffe des chats « grizzled » n'est pas rouge brique avec un liseré foncé conduit à faire l'hypothèse que le patron « grizzled » est la conséquence d'un allèle sur le locus épistatique Extension plutôt que sur le locus tabby. Dans tous les cas, même si la génétique sous-jacente au patron « grizzled » n'était pas la conséquence d'une action épistatique mais un nouvel allèle tabby, l'effet est dominant sur tous les autres.

Le gène agouti et le gène tabby sont à des loci différents. Le remplissage causé par l'allèle **a** du locus agouti est épistatique sur l'action des gènes tabby. Un chat de couleur solide porte un certain patron tabby, et le transmet génétiquement. C'est facile de s'en rendre compte : souvent, les dessins du patron tabby sont visibles sur les chatons noirs (ou smoke) avant que leur pigmentation n'atteigne sa pleine intensité. Même après ce stade, un chat noir, sous une lumière rasante, réfléchira la lumière de manière différente dans les zones remplies sous l'action du gène agouti, et ainsi on pourra apercevoir son patron sous-jacent.

La dominance d'un allèle tabby sur un autre n'est que partielle. Par exemple, un chat **Ta<sup>t</sup>b** est porteur d'un patron tiqueté sur un patron classique. Le patron résultant est tiqueté, mais il aura une mauvaise uniformité du ticking, ainsi que des marques aux pattes, sur la queue et sur la poitrine, qui ressemblent au patron classique. Sur les chatons ayant ce génotype, avant qu'il n'aient leur pleine pigmentation, on peut aussi voir le patron classique assez distinctement. La situation est similaire avec les chatons shaded silver **T<sup>a</sup>T** ou **Ta<sup>t</sup>b**, sur lesquels on voit souvent des marques fantômes assez nettes qui disparaissent en grandissant (les non uniformités dans leur pelage tiqueté d'adulte sont masquées par le gène inhibiteur, qui est décrit au chapitre sur les chats silver un peu plus loin).

La génétique des tabby roux et crème est la même. Cependant, le gène non agouti est beaucoup moins efficace sur les couleurs phæomélaniques que sur les couleurs eumélaniques. Il est donc rare que les marques tabby des chats roux ou crème soient masquées par son action. Certains généticiens prétendent que le gène **a** n'agit pas du tout sur les couleurs phæomélaniques, et que l'annulation partielle des marques chez les chats roux ou crème solides n'est due qu'à l'effet de polygènes. Dans tous les cas, une sélection très stricte est nécessaire pour réduire ou annuler les marques tabby phæomélaniques. Il est donc clair que

l'action cumulative de beaucoup de gènes (polygènes) est plus importante pour la génération des marques que l'action marquée d'un seul gène principal. Afin de réaliser la différence d'action qu'à le gène non agouti sur le roux, il suffit de regarder les tortie (ou tortie diluées), où il y a presque toujours des marques tabby dans les zones rousses (ou crème) qui disparaissent dans les zones noires (ou bleues).

Le tableau suivant représente la descendance d'un croisement entre un mâle brown classic tabby hétérozygote pour le gène agouti (**Aa BB o- DD t<sup>b</sup>t<sup>b</sup>**) avec une femelle tortie porteuse de dilution maltaise et des patrons ticked et mackerel (**aa BB Oo Dd T<sup>a</sup>T**). Puisque le père n'a que deux gènes hétérozygotes, on ne représente que quatre colonnes dans la table. Mais, comme la mère est hétérozygote sur trois gènes, il faut 8 lignes.

	$At^b oD$	$At^b - D$	$at^b oD$	$at^b - D$
$aT^a OD$	AaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> OoDD	AaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> O - DD	aaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> OoDD	aaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> O - DD
$aT^a Od$	AaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> OoDd	AaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> O - Dd	aaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> OoDd	aaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> O - Dd
$aT^a oD$	AaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> ooDD	AaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> o - DD	aaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> ooDD	aaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> o - DD
$aT^a od$	AaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> ooDd	AaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> o - Dd	aaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> ooDd	aaT <sup>a</sup> t <sup>b</sup> o - Dd
$aT OD$	AaTt <sup>b</sup> OoDD	AaTt <sup>b</sup> O - DD	aaTt <sup>b</sup> OoDD	aaTt <sup>b</sup> O - DD
$aT Od$	AaTt <sup>b</sup> OoDd	AaTt <sup>b</sup> O - Dd	aaTt <sup>b</sup> OoDd	aaTt <sup>b</sup> O - Dd
$aT oD$	AaTt <sup>b</sup> ooDD	AaTt <sup>b</sup> o - DD	aaTt <sup>b</sup> ooDD	aaTt <sup>b</sup> o - DD
$aT od$	AaTt <sup>b</sup> ooDd	AaTt <sup>b</sup> o - Dd	aaTt <sup>b</sup> ooDd	aaTt <sup>b</sup> o - Dd

La moitié gauche de la table montre les génotypes des chatons agouti. Ces chatons ne sont pas des tabby classiques, puisque l'allèle tabby transmise par la mère (ticked ou mackerel) est (partiellement) dominant sur l'allèle transmis par le père. Les chatons héritent donc leur patron tabby de leur mère, bien qu'il ne soit pas clairement visible sur elle en raison de son phénotype non agouti. La dominance partielle aura pour conséquence que les patrons des chatons pourront être imparfaits.

**Exercice.** 1. *Quelles sont les couleurs possibles (et les probabilités correspondantes) des chatons issus du croisement d'un brown classic tabby **Aa t<sup>b</sup>t<sup>b</sup> BB DD** avec un bleu mackerel tabby **Aa T<sup>b</sup> BB dd**?*

2. *Quelle serait votre réponse à cette même question si le brown classic tabby était hétérozygote pour la dilution maltaise ?*

## Les couleurs silver (smoke, shaded, silver tabby).

Considérons maintenant les couleurs silver, ou argentées : smoke, silver tabby, shaded silver et chinchilla (ainsi que leurs équivalents phœomélaniques, appelés caméos par certaines fédérations). Dans ces classes de couleur, le poil est dépigmenté à la base, blanc argenté sans aucun rufus. Cependant, chez certains silver tabbies, les poils sont pigmentés jusqu'à la racine dans les zones de marquage tabby. Les zones agouti d'un silver tabby sont d'un argenté pale, contrastant nettement avec le marquage. Un chinchilla parfait n'a aucune trace de marques

tabby, seule la pointe des poils est colorée (*tipping*). La même description est valable pour les shaded silver, mais le tipping s'étend alors sur approximativement un tiers de la longueur du poil, quelquefois un peu moins. La robe des smoke a une base argentée couvrant entre un tiers et la moitié de la longueur du poil approximativement, le reste du poil étant coloré.

#### *La théorie à un seul gène*

On pensait il y a quelque temps qu'un gène unique était responsable des couleurs silver. Ce gène, appelé inhibiteur et noté **I**, était considéré comme responsable de l'inhibition de la production pigmentaire ainsi que de l'annulation du rufus (coloration jaune rougeâtre trouvée chez les chats eumélaniques, en particulier dans les zones agouti des tabby bruns). Voilà comment un seul gène peut induire autant de couleurs différentes.

Les chats smoke sont des chats non agoutis dont la couleur pâlit et disparaît à la base des poils sous l'action du gène **I**. La couleur de la base du poil est d'un blanc argenté uniforme. La pigmentation est inhibée sur un tiers environ de la longueur du poil, quelquefois jusqu'à la moitié de la longueur chez certains chats.

Tous les autres chats silver sont agouti. Les shaded silver et les chinchillas ont un patron tiqueté. Le gène **I** transforme la couleur du poil en argenté à sa base, mais sans son action, le poil aurait tout de même des bandes plus claires, avec une pigmentation moins intense. Cependant, sur ces bandes agouti, le gène **I** annule aussi la coloration rougeâtre, les rendant argentées également. Ces deux effets se combinent et font apparaître le poil argenté sur environ les deux tiers de sa longueur si le gène **I** agit moyennement (shaded silvers), et sur toute sa longueur sauf l'extrémité (la dernière bande agouti de couleur pleine) si son action est forte (chinchillas). Le fait que les chinchillas eumélaniques et les shaded silver soient agouti est aussi évident si on regarde leur truffe, qui est rouge brique (ou rose foncé) avec le liseré foncé caractéristique des chats tabby.

Finalement, les silver tabby sont des chats agouti avec un patron classique, mackerel ou tacheté. Bien sûr, le gène **I** agit plus nettement sur les zones agouti que sur les marques tabby. Cela renforce encore le contraste du patron tabby.

Cependant, nous allons maintenant voir que le modèle génétique des silver tabby ne peut pas être complètement expliqué de manière satisfaisante par l'effet d'un seul gène. De fait, si un seul gène était responsable des silver, alors non seulement les smoke, mais aussi les marques tabby des silver tabby devraient être décolorées à la base du poil. Il existe des silver tabby chez qui c'est le cas, mais chez beaucoup d'autres les zones tabby sont colorées jusqu'à la racine. Le généticien Roy Robinson, dans son livre bien connu *Genetics for Cat Breeders* (Cambridge, 1972, 2<sup>nd</sup> édition), suggère que le remplissage de couleur qui se produit dans les zones de marques tabby contrecarre l'action inhibitrice du gène **I**. Mais l'explication n'est pas convaincante, car on observe tout le contraire chez les smoke, où le remplissage causé par le gène non agouti se produit sur tout le corps. Du moins, la théorie de Robinson n'explique pas pourquoi les marques tabby sont silver à la base chez certains silver tabby.

#### *La théorie à deux gènes*

Des théories plus récentes – voir l'article de J. Jerome, TICA Trend vol. 13 n. 6 (dec. 1992/jan. 1993), pg. 14 et TICA Yearbook 12 (1991), pg. 218 – soutiennent que les couleurs silver résultent de l'action combinée de deux gènes, l'un (effaceur, *eraser*) inhibe la pigmentation à la base du poil, tandis que l'autre (blanchiment, *bleaching*) élimine le rufus. Nous appellerons ce dernier gène « gène silver » et le noterons **Sv**. Le gène effaceur sera noté **I**,

mais il faut savoir que dans certains livres récents on trouve aussi la notation **Sh** pour la forme atténuée du gène **I** responsable des shaded silver, et la notation **Ch** pour sa forme renforcée responsable des chinchillas. Il n'y a aucune preuve que ces deux expressions de **I** soient dues à des allèles différents plutôt qu'à un groupe de polygènes. En fait, la transition entre les shaded silver et les chinchilla forme un continuum plutôt qu'un saut. Nous ne distinguerons donc pas les deux allèles **Sh** et **Ch**, et ne ferons pas non plus de distinction entre les génotypes des shaded silvers et des chinchillas en ce qui concerne les principaux gènes Mendéliens. Mais le lecteur pourra facilement adapter les résultats présentés ici à la notation **Sh/Ch** s'il le désire.

Nous pouvons maintenant décrire les génotypes des différentes couleurs silver sur la base de la théorie à deux gènes.

<i>Smoke</i>	<b>aa I- Sv -</b>	
<i>Shaded silver et chinchilla</i>	<b>A- T<sup>a</sup>T<sup>a</sup> I- Sv -</b>	
<i>Silver tabby mackerel ou spotted</i>	<b>A- TT I- Sv -</b>	si la base des poils dans les zones de marques tabby est argentée, que ce soit un silver tabby shell ou shaded, selon la quantité de silver
"	<b>A- TT ii Sv -</b>	si la base des poils dans les zones de marques tabby porte la pleine couleur et n'est donc pas silver
<i>Silver tabby classique</i>	<b>A- t<sup>b</sup>t<sup>b</sup> I- Sv -</b>	si la base des poils dans les zones de marques tabby est silver, que ce soit un silver tabby shell ou shaded, selon la quantité de silver
"	<b>A- t<sup>b</sup>t<sup>b</sup> ii Sv -</b>	Si la base des poils dans les zones de marques tabby porte la pleine couleur et n'est donc pas silver

Dans cette liste de génotypes, les gènes tabby sont supposés homozygotes chez les shaded, chinchillas, silver mackerel et silver spotted, puisque la dominance des gènes tabby n'est que partielle. Par exemple, le génotype **T<sup>a</sup>T** produirait un patron hybride, avec du ticking diffus en partiel recouvrement avec un patron mackerel (en particulier sur les pattes et la queue, mais quelquefois dans une certaine mesure sur les flancs). Cela résulterait en une mauvaise uniformité du agoutis chez un shaded silver ou un chinchilla. De tels chats sont enregistrés en tant que shaded silver ou chinchilla, mais leur répartition de couleur est loin d'être idéale.

Un silver tabby peut avoir un contraste excellent entre sa couleur de sous-poil et ses marques tabby même sans gène effaceur **I**, puisque le gène de blanchiment **Sv** transforme les bandes agouti jaune-rouge des zones de couleur de base en blanc argenté pale. Ces zones auront donc une apparence de silver, très claires. De plus, si **I** n'est pas présent, alors les marques tabby seront intensément colorées jusqu'à la racine. Cela renforcera encore le contraste, surtout sur les chats black silver tabby où l'absence de agouti rend le noir encore plus intense.

*Les autres couleurs prédites par la théorie à deux gènes : les golden*

Regardons ce qui se passe si on prend un génotype de shaded silver ou de chinchilla, mais sans le gène effaceur. Le génotype devient **A- T<sup>a</sup>T<sup>a</sup> ii Sv-**. Phénotypiquement, cela devrait correspondre à des tabby silver tiquetés qui ne sont pas shaded, c'est-à-dire dont les poils sont colorés près de la peau. A ce que nous savons, on n'a jamais vu de chats comme cela (plus de commentaires plus loin). Si nous effectuons le même exercice à partir de chats smoke, alors le génotype est **aa ii Sv-**, ce qui correspond phénotypiquement à des chats non agouti sans agouti (i.e. sans tons rouge orangé dans les couleurs eumélaniques, et sans teintes chaudes dans les couleurs phæomélaniques). De tels chats peuvent être issus de croisements entre des chats silver hétérozygotes pour le gène **I**. En effet, certains descendants à la deuxième génération auront le génotype **ii sv sv**. On obtient ainsi des chats de couleur solide à partir de lignées de chats smoke (non agoutis), et des chats tabby tiquetés à partir de lignées de shaded silver ou de chinchillas (disons par exemple homozygotes **AA T<sup>a</sup>T<sup>a</sup>**). Ces derniers auront une couleur similaire à celle des abyssins. On ne peut cependant pas s'attendre à trouver des chatons tabby tiquetés aussi chauds en couleur que des abyssins à partir de parents shaded ou chinchilla **Ii Sv sv**. Les shaded silver et les chinchilla sont en effet sélectionnés pour avoir le moins de rufus possible, donc en faveur de polygènes non-rufusant.

Mais, en croisant ensemble des chinchillas ou des shaded silver hétérozygotes pour le gène **Sv** et porteurs du gène effaceur **I**, on peut obtenir des chatons de génotype **I- sv sv**. Ce seront des tabby tiquetés avec une couleur de sous-poil pâle, mais sans les tons froids produits par l'allèle **sv** (et toujours sans ces tons chauds rouge orangés, en raison de la sélection polygénétique contre le rufus dans les lignées de shaded silver ou de chinchillas). La couleur du sous-poil est dorée plutôt que brun orangé. Chez les chats eumélaniques, ces couleurs sont appelées shaded golden. Les versions phæomélaniques étant phénotypiquement trop proches des chats tabby tiquetés roux ou crème qu'elles ne sont pas reconnues comme des classes de couleur en elles-mêmes.

De façon similaire, on peut obtenir des tabby golden, en croisant des silver tabby hétérozygotes pour l'allèle **Sv**. Comparons les génotypes des golden et des brown tabby :

*Shaded golden et chinchilla golden (golden shell):* **A- T<sup>a</sup>T<sup>a</sup> I- sv sv**

*Golden mackerel/spotted tabby:* **A- TT I- sv sv** (les racines des poils dans les zones de marques tabby sont dépigmentées : on obtient des golden tabby shell ou bien shaded, en fonction de la quantité de pigmentation)

*Brown mackerel/spotted tabby:* **A- TT ii sv sv** (les racines des poils dans les zones de marques tabby sont pigmentées)

*Golden classic tabby:* **A- t<sup>b</sup>t<sup>b</sup> I- sv sv -** (ici encore les racines de poils dans les zones de marques tabby sont dépigmentées : on obtient des golden tabby shell ou bien shaded, en fonction de la quantité de pigmentation)

*Brown classic tabby:* **A- t<sup>b</sup>t<sup>b</sup> ii sv sv** (les racines des poils dans les zones de marques tabby sont pigmentées).

### *Conséquences non satisfaisantes de la théorie à deux gènes*

Le lecteur doit cependant être averti que la théorie à deux gènes n'est pas entièrement satisfaisante. En fait, elle prédit certains phénotypes qui n'ont pour l'instant jamais été rencontrés. Par exemple, le génotype **aa I- sv sv** devrait correspondre à un "golden smoke", c'est-à-dire un smoke avec du golden plutôt que du silver en couleur de sous-poil. Mais personne n'a jamais vu un golden non agouti. Pour rester cohérent avec la théorie à deux gènes, on pourrait supposer que l'allèle **sv** est inactivé chez les chats non agoutis. Dans ce cas, les génotypes des chats de couleurs eumélaniques solides sans rufus différeraient des mêmes chats avec rufus uniquement sur la base de polygènes.

Nous avons également rencontré un autre effet dont on peut douter, sur les silver (pas sur les golden). Le génotype **A- T<sup>a</sup>T<sup>a</sup> ii Sv -** devrait correspondre à des silver dont la base du poil n'est pas dépigmentée (pas « shaded »), et avec un patron tiqueté. Nous avons vu que le gène **I** transforme les bandes agouti en bandes silver. On peut facilement voir plusieurs bandes alternées silver et noires dans les zones agouti des tabby black silver mackerel ou classiques, sans dépigmentation à la base. Mais les tabby tiquetés devraient avoir ces bandes alternées sur tout le corps. Or, aucun tel chat n'a été observé à notre connaissance. On pourrait peut-être faire l'hypothèse que l'allèle **Sv** est actif uniquement en présence du gène **I**, et alors modifie et renforce son effet.

Les deux hypothèses additionnelles faites ci-dessus pour essayer de « sauver » la théorie à deux gènes reviennent à dire que la série allélique **Sv/sv** est activée par l'allèle **I**. Il n'y a pas eu assez de recherche expérimentale pour le moment pour justifier cette conjecture.

### *La théorie du modificateur épistatique golden*

Telle que présentée dans la section précédente, la théorie à deux gènes devient mathématiquement équivalente à un autre modèle génétique introduit il y a assez longtemps. Ce modèle explique les golden en supposant qu'un second gène **g** a une action épistatique sur **I** (de façon similaire à ce qui est fait pour expliquer la dilution maltaise par une action épistatique de l'allèle **d** sur le gène **B** et sa série allélique). L'autre allèle **G** n'aurait aucune (pas de pigmentation golden à la base du poil).

Pour finir, il est important de réaliser que le gène **Sv** annule le rufus dans les couleurs eumélaniques beaucoup plus que dans les couleurs phæomélaniques. Le tipping de certains red smoke et red shaded silver est de teinte chaude (particulièrement chez les red smoke).

### *La théorie [golden = brown ticked tabby]*

Un autre modèle génétique considère simplement les golden shaded comme des tabby tiquetés (en fait, on devrait dire « tabby agouti », qui est la traduction du nom officiel donné par la TICA « *agouti tabbies* » aux chats de patron tiqueté sans barres aux pattes, mais nous utiliserons ici le terme « tabby tiqueté » ou « *ticked tabby* », qui évoque le nom de l'allèle tabby donnant ce patron et qui est plus couramment utilisé par les autres fédérations). Comme la pigmentation est sensible à la température, la couleur est habituellement plus pale près de la peau. Ceci est vrai chez tous les chats, dont les tabby tiquetés (entrouvrez le poil d'un abyssin !). Les phénotypes des golden et des tabby tiquetés sont souvent très similaires. Cette théorie est très attractive, car elle répond à beaucoup des questions non expliquées par la théorie à un gène ou par la théorie à deux gènes. La seule chose que n'explique pas cette

théorie est la raison pour laquelle certains tabby tiquetés n'ont qu'une légère dépigmentation à la base du poil alors que d'autres (typiquement, les golden) ont le poil dépigmenté sur une plus grande longueur. Mais ceci pourrait être le résultat de polygènes. De fait, les golden sont issus de lignées de silver shaded et de chinchillas, et ces chats sont sélectionnés pour une bande dépigmentée la plus grande possible, non seulement grâce au gène inhibiteur mais aussi sous l'effet de polygènes de dépigmentation. Ainsi, deux chinchilla ou silver shaded hétérozygotes pour le gène inhibiteur produiront des chatons tiquetés dépigmentés à la base, tels que les golden.

Cependant, nous garderons la théorie à deux gènes, parce qu'elle est plus satisfaisante pour expliquer l'existence de deux types de silver tabby : les silver tabby avec des marques agouti colorées jusqu'à la racine du poil et ceux dont les marques agouti sont dépigmentées à la racine. Mais, pour toutes les autres caractéristiques phénotypiques, le modèle génétique assimilant les golden à des tabby tiquetés donne les mêmes probabilités que la théorie à deux gènes, et est donc un modèle sain et intéressant (le fait que les golden aient des yeux de couleur différente des tabby tiquetés usuels sera expliqué plus loin dans ce chapitre).

#### *La théorie du gène « bande large »*

Continuons cette présentation des différents modèles génétiques envisageables pour les silver et les golden en introduisant un modèle alternatif basé sur deux gènes, mais avec un effet différent de celui de la théorie à deux gènes présentée plus haut (voir les contributions de Heather Lorrimer sur *Internet Fancier's List*, en mars et avril 1995). En fait, l'un des deux gènes est le même que précédemment, c'est le gène silver qui annule la pigmentation rufus. L'autre est un gène dominant dont l'effet est d'élargir les bandes agouti, et il est noté **Wb** (« *wide-band* », bande large). Cependant, la variation que l'on trouve dans la longueur du tipping semble suggérer que l'élargissement de la bande agouti est due à l'effet d'un groupe de polygènes. Cette théorie résout le problème des golden smoke qui n'existent pas (le gène bande large n'agissant bien évidemment que sur les chats agoutis !), mais n'est pas capable d'expliquer le phénotype des smoke, qui n'ont pas de rufus mais sont dépigmentés à la base des poils sans pour autant être agouti. Il existe cependant une variante intéressante de cette théorie, qui fonctionne très bien : nous allons la décrire.

*La théorie [golden = brown ticked tabby + modificateurs large bande] :  
Enfin un modèle génétique complet pour les smoke, les silver et les golden !*

Revenons un peu à la théorie qui veut qu'un shaded golden soit un tabby tiqueté (« agouti tabby » en TICA). C'est la théorie la plus convaincante que nous ayons rencontrée jusque là, à ceci près qu'elle n'explique pas la dépigmentation partielle à la racine du poil, un point crucial pour le phénotype des golden. Mais les chats enregistrés comme golden ont des niveaux de dépigmentation variables, voire pour certains quasiment aucune dépigmentation. Cette constatation nous amène à considérer que la dépigmentation chez les golden n'est pas la conséquence d'un seul gène principal d'action tranchée (dépigmentation ou couleur pleine). Au contraire, la dépigmentation des golden serait le résultat de l'action d'un ensemble de polygènes, dont l'effet est graduel (et donc, dans certains cas extrêmes, hélas quasiment nul...). Or, un candidat de choix pour ce jeu de polygènes est l'ensemble de modificateurs large bande introduits dans la section précédente. Les golden shaded ne seraient alors rien d'autre que des tabby tiquetés avec effet large bande (sauf pour la couleur des yeux sur laquelle nous

reviendrons plus loin). Si c'est le cas, alors tout s'explique logiquement : les golden doivent être obligatoirement agoutis (pas de golden smoke !), et partiellement dépigmentés à la base du poil (l'étendue de la dépigmentation étant variable d'un chat à l'autre en fonction de l'effet cumulatif des polygènes large bande). Bien sûr, ceci sous-entend que des golden shaded parfaits peuvent naître du croisement de silver shaded hétérozygotes pour le gène silver et homozygotes pour le patron tiqueté. Que se passe-t-il si ces silver shaded sont hétérozygotes pour le patron tiqueté également, par exemple s'ils sont porteurs de patron mackerel ? Alors, si les parents n'étaient pas shaded mais brown tabby, on devrait voir des barres tabby sur leurs pattes, car l'allèle du patron tiqueté n'est dominant qu'incomplètement sur le patron mackerel. Mais ce sont des silver shaded, et leur marquage est très atténué. En fait, certains silver shaded ont des marques tabby fantômes sur leurs pattes. Mais leurs chatons golden sont brown tabby ! Ces chatons porteurs du patron mackerel auront des marques tabby assez visibles sur leurs pattes, ce qui n'est pas désirable chez les golden shaded mais assez fréquent. D'un autre côté, les modificateurs large bande transforment les autres patrons tabby (tacheté, mackerel et classique) en golden tabby, respectivement tacheté, mackerel et classique. Dans ces variétés de couleur, les zones agouti sont partiellement dépigmentées à la base et sont d'une couleur abricot très chaude.

Nous avons donc à ce stade une théorie convaincante pour les golden. Mais nous devons revoir et changer notre théorie pour les silver ! Plutôt que de considérer deux gènes, l'un causant une dépigmentation, l'autre rendant le poil argenté, nous devons maintenant utiliser un seul gène, dont l'effet est de rendre le poil argenté et ainsi causer une dépigmentation que l'on observe, par exemple, chez les smoke. Nous n'introduisons pas de gène effaceur causant la dépigmentation mais pas le silver, car alors nous avons vu que la théorie prédit l'existence de golden smoke (i.e. chats non agouti, sans rufus, dépigmentés à la base du poil). Il semble à première vue que nous ayons alors perdu la belle explication fournie par la théorie à deux gènes pour justifier le fait que les marques tabby de certains silver tabby sont dépigmentées à la base du poil et d'autres non. Mais en fait il n'en est rien : la quantité variable de dépigmentation dans les marques tabby peut s'expliquer par l'effet de modificateurs similaires (voire peut-être exactement les mêmes) aux modificateurs large bande, dont l'action graduelle ne s'applique que sur les chats tabby. Par abus de notation, nous considérerons que ces modificateurs additionnels appartiennent à la même famille de polygènes que les modificateurs large bande (bien qu'en principe, nous ne devrions pas, puisqu'ils agissent sur les zones de marques tabby, alors que les modificateurs large bande agissent sur les zones de poils agoutis. Mais beaucoup de chats golden ont également une dépigmentation large bande dans les zones de marques tabby...) Avec cette approche, le nouveau modèle consiste à garder le gène effaceur ou inhibiteur **I** (en le considérant comme responsable des deux effets comme dans la théorie à un seul gène) et à remplacer le gène du silver **modificateurs** par un groupe de polygènes, dénotés **Wb** (comme pour « wide-band », bande large). Ce qui est particulièrement appréciable dans ce modèle est que l'action graduelle des modificateurs large bande peut aussi expliquer la différence entre les phénotypes des silver shaded et des chinchilla ! Cependant, en tant que polygènes, ces modificateurs ne suivent pas une simple loi de transmission mendélienne comme les gènes uniques : pour étudier ce modèle du point de vue mathématique, nous aurions besoin de résultats statistiques, et il n'est pas facile de quantifier les phénotypes observés. Nous ne pourrions donc pas prédire les résultats par de simples tables.



### *Silver contre golden*

Il n'est pas inutile de remarquer que la théorie à un gène, dans sa version revue et corrigée présentée au paragraphe précédent, de même que les autres théories déjà exposées, rend impossible le fait qu'un chat soit à la fois silver et golden : le silver est causé par le gène inhibiteur que les golden n'ont pas. Les silver shaded et les golden ont par contre tous deux des gènes « effaceurs » sous la forme de modificateurs de type bande large. Dans la dernière version de la théorie qui a été exposée ci-dessus, l'effet golden est dû à l'action suppressive des gènes bande large sur un poil agouti : si le patron tabby est tiqueté, alors nous aurons un golden parfait, de coloration uniforme sans marques, mais si le patron est mackerel, tacheté ou (pire) classique, alors des zones plus ou moins étendues de marques pigmentées seront visibles, et orange à la base. On pourrait qualifier ces patrons de tabby golden (respectivement mackerel, tacheté ou classique). Parce que les zones où l'effet sur la pigmentation naturelle des modificateurs bande large sont moins étendues, ces couleurs tabby golden sont plus difficiles à déterminer, en particulier chez les chatons. La difficulté s'accroît encore lorsque le patron n'apparaît qu'en tant que marques fantômes chez de jeunes chats hétérozygotes pour l'allèle tiqueté, et certains livres d'origine (à la TICA en particulier) ne les acceptent pas en tant que tels.

Pour terminer, observons que les gènes bande large créent des bandes agouti longues, dont la couleur est phœomélanique : c'est donc très difficile, voire impossible, d'en déterminer la présence chez les chats phœomélaniques. Si les bandes ne sont pas si larges, c'est plus simple, tout comme chez les chats tortie au patron tiqueté.

### *La couleur des yeux chez les silver shaded et les golden : un exemple de persistance ?*

Nous avons remarqué que les golden et les tabby tiquetés étaient très similaires. Cependant, la couleur d'yeux usuelle des tabby tiquetés est cuivre (persans), or, noisette ou vert (abyssins). Chez les chinchillas et les silver shaded eumélaniques, les yeux sont émeraude ou vert bleu, alors qu'ils sont cuivre ou or chez les mêmes chats en version phœomélanique. A force de croisements choisis et de sélection, les yeux cuivre ont été introduits chez les chinchillas et les silver shaded eumélaniques. Le standard correspondant (« pewter »), est reconnu par la plupart des associations félines européennes, mais pas encore par la TICA.

La différence entre les golden et les tabby tiquetés eumélaniques est faible en ce qui concerne le pelage, mais évidente dans la couleur des yeux (émeraude vs cuivre). Les silver tabby ont des yeux verts ou or/vert, le vert étant préféré (la plupart des associations européennes acceptent également le cuivre). Les shaded silver et les tabby silver ont des yeux cuivre, et les tortie correspondantes ont les yeux soit cuivre ou émeraude (chez les tortie shaded) ou verts (chez les torbie silver), la couleur cuivre étant préférée.

L'existence des pewter prouve que la couleur émeraude des yeux des chats silver n'est pas produite par les gènes silver. Dans une large mesure, la couleur des yeux est contrôlée par un gène principal mendélien (bien que des polygènes soient également actifs) ; cependant, les silver shaded eumélaniques à yeux cuivre sont rares. Donc, bien que la robe et la couleur des yeux soient contrôlés par des gènes différents, leurs probabilités ne sont pas indépendantes. Une relation persistante entre les couleurs de la robe et des yeux existe chez les shaded et les chinchillas. Une explication plausible de cette relation pourrait être que les principaux gènes responsables du silver d'une part et de la couleur émeraude des yeux d'autre part sont situés sur le même chromosome, et ainsi sont souvent transmis ensemble ou pas du tout. Cet état de

fait s'appelle persistance, et change la probabilité conjointe de transmission héréditaire de deux caractères. Pour que cette relation cesse, il faut qu'un événement relativement rare se produise : la recombinaison (i.e. l'échange de portions de chromosomes) entre le chromosome portant les deux gènes et son chromosome apparié, pendant la phase d'appariement précédant la méiose. Il faut cependant garder en mémoire que la probabilité de recombinaison devient d'autant plus grande que les deux loci du même chromosome auxquelles elle s'applique sont plus éloignés. A partir d'une certaine distance, on peut quasiment considérer que les deux gènes seront hérités indépendamment l'un de l'autre. Ainsi, la persistance observée dans la couleur des yeux, telle qu'expliquée ici, tendrait à suggérer que les loci pour le silver et pour la couleur des yeux sont situés sur le même chromosome, et assez proches l'un de l'autre. Une alternative assez satisfaisante pourrait être que la couleur des yeux est contrôlée par un groupe de polygènes n'ayant aucun rapport avec le silver, mais dont la sélection a abouti à une quasi-uniformité spectaculaire chez les silver shaded.

*Exemples de tables de combinaison (diagrammes de Punnet) chez les silver*

Le gène **I** (et, pour les adeptes de la théorie à deux gènes, le gène **modificateurs** également) est épistatique sur la série allélique **B**, sur la série orange et sur leurs dilutions maltaises. Le silver est donc épistatique sur les couleurs solides, tant eumélaniques que phæomélaniques, mais pas sur le blanc (**W**) ni sur le gène pie (**S**). En fait, **S** comme **W** sont épistatiques sur le silver. Par exemple, dans le phénotype correspondant au génotype **W- B- A- T<sup>a</sup>T<sup>a</sup> I- (modificateurs)**, le blanc masque le silver shaded, mais la couleur d'yeux peut être bleue (à cause de l'action du gène **W**) ou émeraude.

Considérons un croisement typique. Faisons en d'abord la table dans le cadre de la théorie à deux gènes. Le père est un mâle blanc, non agouti, porteur homozygote de noir et hétérozygote tiqueté porteur de mackerel. Son génotype est donc **Ww aa BB T<sup>a</sup>T ii sv sv**. La mère est une silver shaded hétérozygote pour les gènes agouti, inhibiteur et effaceur, et est porteuse de mackerel : **Aa BB T<sup>a</sup>T Ii Sv sv** (c'est plutôt rare dans la réalité, car les tabby hétérozygotes ne produisent pas les plus belles couleurs de silver shaded). Comme d'ordinaire, la table ne fera pas figurer les gènes **BB** puisqu'ils sont communs aux deux parents.

	<i>W a T<sup>a</sup> i sv</i>	<i>W a T i sv</i>	<i>w a T<sup>a</sup> i sv</i>	<i>w a T i sv</i>
<i>w A T<sup>a</sup> I Sv</i>	WwAaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> Ii Sv sv	WwAaT <sup>a</sup> Tii Sv sv	wwAaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> Ii Sv sv	wwAaT <sup>a</sup> Tii Sv sv
<i>w A T<sup>a</sup> I sv</i>	WwAaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> Ii sv sv	WwAaT <sup>a</sup> Tii sv sv	wwAaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> Ii sv sv	wwAaT <sup>a</sup> Tii sv sv
<i>w A T<sup>a</sup> i Sv</i>	WwAaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> ii Sv sv	WwAaT <sup>a</sup> Tii Sv sv	wwAaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> ii Sv sv	wwAaT <sup>a</sup> Tii Sv sv
<i>w A T<sup>a</sup> i sv</i>	WwAaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> ii sv sv	WwAaT <sup>a</sup> Tii sv sv	wwAaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> ii sv sv	wwAaT <sup>a</sup> Tii sv sv
<i>w A T I Sv</i>	WwAaT <sup>a</sup> Tii Sv sv	WwAaTTii Sv sv	wwAaT <sup>a</sup> Tii Sv sv	wwAaTTii Sv sv
<i>w A T I sv</i>	WwAaT <sup>a</sup> Tii sv sv	WwAaTTii sv sv	wwAaT <sup>a</sup> Tii sv sv	wwAaTTii sv sv
<i>w A T i Sv</i>	WwAaT <sup>a</sup> Tii Sv sv	WwAaTTii Sv sv	wwAaT <sup>a</sup> Tii Sv sv	wwAaTTii Sv sv
<i>w A T i sv</i>	WwAaT <sup>a</sup> Tii sv sv	WwAaTTii sv sv	wwAaT <sup>a</sup> Tii sv sv	wwAaTTii sv sv
<i>w a T<sup>a</sup> I Sv</i>	WwaaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> Ii Sv sv	WwaaT <sup>a</sup> Tii Sv sv	wwaaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> Ii Sv sv	wwaaT <sup>a</sup> Tii Sv sv
<i>w a T<sup>a</sup> I sv</i>	WwaaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> Ii sv sv	WwaaT <sup>a</sup> Tii sv sv	wwaaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> Ii sv sv	wwaaT <sup>a</sup> Tii sv sv
<i>w a T<sup>a</sup> i Sv</i>	WwaaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> ii Sv sv	WwaaT <sup>a</sup> Tii Sv sv	wwaaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> ii Sv sv	wwaaT <sup>a</sup> Tii Sv sv
<i>w a T<sup>a</sup> i sv</i>	WwaaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> ii sv sv	WwaaT <sup>a</sup> Tii sv sv	wwaaT <sup>a</sup> T <sup>a</sup> ii sv sv	wwaaT <sup>a</sup> Tii sv sv
<i>w a T I Sv</i>	WwaaT <sup>a</sup> Tii Sv sv	WwaaTTii Sv sv	wwaaT <sup>a</sup> Tii Sv sv	wwaaTTii Sv sv
<i>w a T I sv</i>	WwaaT <sup>a</sup> Tii sv sv	WwaaTTii sv sv	wwaaT <sup>a</sup> Tii sv sv	wwaaTTii sv sv
<i>w a T i Sv</i>	WwaaT <sup>a</sup> Tii Sv sv	WwaaTTii Sv sv	wwaaT <sup>a</sup> Tii Sv sv	wwaaTTii Sv sv
<i>w a T i sv</i>	WwaaT <sup>a</sup> Tii sv sv	WwaaTTii sv sv	wwaaT <sup>a</sup> Tii sv sv	wwaaTTii sv sv

La moitié gauche de la table contient les génotypes des chatons blancs. Dans la troisième colonne, la première case correspond à des silver shaded, la seconde à des golden shaded, la troisième à des silver non dépigmentés à la base du poil (cas non rencontré dans la nature, voire remarques au sujet des points non satisfaisants de la théorie à deux gènes) et la quatrième des tabby tiquetés (nous faisons abstraction de la couleur des yeux ici). Les quatre cases suivantes reprennent les mêmes couleurs, mais avec un patron hybride tiqueté mackerel (l'apparence générale sera proche des chats tiquetés, car  $T^a$  est partiellement dominant sur  $T$ ). La neuvième case contient des smoke, la dixième les mystérieux "golden smoke" (jamais rencontrés dans la pratique mais prédits par la théorie), la onzième des chats noirs unis sans rufus, et la douzième des chats noirs unis qui pourraient avoir des traces de rufus. Les quatre dernière cases de la troisième colonne reprend encore les mêmes couleurs, avec des gènes de patron différents, mais ceci n'a pas d'influence sur l'apparence du chaton car le patron est masqué par le fait que le chat ne soit pas agouti ( $aa$ ).

Regardons maintenant la dernière colonne. Les quatre premières cases donnent les mêmes couleurs que les cases voisines de la troisième colonne, sauf pour une hybridation partielle du patron tiqueté avec le patron mackerel, et de même pour toutes les cases de la moitié inférieure de la quatrième colonne, où cependant l'hybridation n'est pas visible parce que les chatons ne sont pas agouti (en fait, les quatre dernières cases en bas donnent un génotype de patron mackerel et non hybride, mais non visible dans le phénotype). Finalement, la cinquième case de la quatrième colonne correspond à des silver mackerel tabby, la sixième à des golden mackerel tabby, la septième à des silver mackerel tabby qui ne sont pas shaded (ceux-ci n'ont plus n'ont jamais été observés), et la huitième à des golden mackerel tabby (jamais observés non plus).

Si maintenant on écrit la table correspondant au même croisement, mais dans le cadre de la théorie fédératrice avec un seul gène silver effaceur, l'inhibiteur  $I$ . Nous ne pouvons pas inclure dans la table l'effet des polygènes, bien sûr, en particulier ceux qui sont responsables de l'élargissement de la bande dépigmentée chez les chats agouti.

	$W a T^a i$	$W a T i$	$W a T^a i$	$w a T i$
$w A T^a I$	$WwAaT^aT^aIi$	$WwAaT^aTi$	$wwAaT^aT^aIi$	$wwAaT^aTi$
$w A T^a i$	$WwAaT^aT^ai$	$WwAaT^aTii$	$wwAaT^aT^ai$	$wwAaT^aTii$
$w A T I$	$WwAaT^aTi$	$WwAaTTi$	$wwAaT^aTi$	$wwAaTTi$
$w A T i$	$WwAaT^aTii$	$WwAaTTii$	$wwAaT^aTii$	$wwAaTTii$
$w a T^a I$	$WwaaT^aT^aIi$	$WwaaT^aTi$	$wwaaT^aT^aIi$	$wwaaT^aTi$
$w a T^a i$	$WwaaT^aT^ai$	$WwaaT^aTii$	$wwaaT^aT^ai$	$wwaaT^aTii$
$w a T I$	$WwaaT^aTi$	$WwaaTTi$	$wwaaT^aTi$	$wwaaTTi$
$w a T i$	$WwaaT^aTii$	$WwaaTTii$	$wwaaT^aTii$	$wwaaTTii$

La moitié gauche de la table contient des chats blancs hétérozygotes, porteurs d'agouti (moitié haute) ou non (moitié basse) et porteurs de patrons tiquetés, mackerel ou hybrides. Les rangées correspondent en alternance aux porteurs de silver ou non. La moitié droite de la table contient la même information génétique pour les chats non blancs. La moitié haute contient les chats agoutis. Dans la première rangée, l'avant-dernière colonne correspond à des silver shaded (ou chinchillas) et la dernière à des silver shaded (ou chinchillas) au patron tabby hybride (et

donc, en toute probabilité, avec des marques indésirables aux pattes et à la queue). Les cases correspondantes de la seconde rangée reprennent les mêmes couleurs sans silver : il s'agit donc de tabby tiquetés (golden, si la couleur des yeux est bleu-vert) ; attention aux golden ayant des marques tabby dans la dernière colonne. Dans la troisième rangée, les mêmes cases donnent respectivement des silver shaded au patron hybride et des silver mackerel tabby. Dans la rangée suivante, nous aurons respectivement des tabby tiquetés (de piètre qualité) ou golden, et des tabby mackerel. Le quart en bas à droite de la table représente les chats non agoutis. Les rangées contiennent en alternance des chats smoke et des chats de couleur solide.

On voit tout de suite que la description du résultat est plus simple avec ce modèle qu'avec la théorie à deux gènes et n'introduit pas de couleurs non existantes dans la réalité.

**Exercice.** *Quelles sont les couleurs (et leurs probabilités) des chatons issus d'un croisement entre un silver tabby  $Aa t^b t^b Bb o- Ii Sv Sv$  et une tortie smoke  $aa T^b BB Oo Ii Sv sv$ ?*

### **Le locus Extension et les couleurs ambre**

Cette section donne un aperçu de la génétique des couleurs ambre, ces couleurs dues à l'action des gènes du locus Extension. Pour une introduction plus poussée, le lecteur pourra lire la présentation donnée par le Dr. Adriana Kajon, "[The Extension Locus – or – An Intro to X-Colors](#)".

#### *Biochimie de la production d'eumélanine et de phæomélanine, les loci Agouti et Extension*

La pigmentation de la robe et de la peau est due aux variantes de la mélanine, un pigment synthétisé dans les mélanocytes. Comme nous l'avons déjà vu, il existe deux grandes variantes de mélanine, l'eumélanine (forme ronde, donnant naissance aux colorations dans les tons brun noir) et la phæomélanine (plus allongée, donnant naissance aux colorations rouge orangé).

La production de mélanine résulte de la liaison d'une hormone (la MSH, ou hormone de stimulation des mélanocytes, « *melanocyte stimulating hormone* ») à son récepteur spécifique, le MC1R (« *melanocortin receptor* »). Ce récepteur est codé par des gènes se trouvant à un locus spécifique appelé locus Extension. Lorsqu'il y a liaison entre la MSH et son récepteur, le mélanocyte synthétise de l'eumélanine. Jusqu'à présent, nous avons introduit deux loci responsables pour la production de phæomélanine : le locus Orange sur le chromosome X, qui empêche toute production d'eumélanine en faveur de la phæomélanine, et le locus Agouti, qui induit des transitions périodiques entre production d'eumélanine et de phæomélanine. Le gène Agouti (et les modificateurs « bande large » associés) fonctionnent en codant une protéine, l'ASP (« *agouti signal protein* ») antagoniste de la MSH : cette protéine se lie au MC1R, empêchant de ce fait la MSH de s'y lier aussi. Ce phénomène peut se produire de façon récurrente au cours du temps, causant les bandes agouti (phæomélaniques, orangées) sur le poil.

La synthèse de l'eumélanine plutôt que la phæomélanine est aussi régulée par l'enzyme tyrosinase : lorsque le niveau de tyrosinase devient plus faible dans le mélanocyte, c'est la phæomélanine qui est produite. Les gènes du locus Extension contrôlent le niveau de tyrosinase dans le mélanocyte.

Chez la plupart des mammifères, l'allèle dominant **E** sur le locus Extension génère de forts taux de tyrosinase, d'où résulte une pigmentation eumélanique. L'allèle récessif **e**, au contraire, dans sa forme homozygote **ee**, conduit à de faibles taux de tyrosinase, d'où résulte une pigmentation phæomélanique. Chez les humains, il y a plusieurs allèles sur le locus Extension, qui sont responsables des variations de couleur des cheveux roux et de la peau claire. Un cas intéressant existe aussi chez le lapin, où un allèle dominant, **E<sup>S</sup>**, cause une distribution du pigment tout le long du poil sauf à l'extrémité. Cela donne les couleurs « silver tip » ou « grizzled ». Cet allèle est dominant sur l'allèle pleine couleur du locus Extension, qui est noté **E<sup>D</sup>** chez le lapin. Ces allèles sont tous deux dominants sur d'autres, qui causent une production de phæomélanine ou qui répartissent les couleurs des poils différemment sur différentes parties du corps. L'action des allèles Extension est indépendante de celle du locus Agouti, et peut ainsi apparaître également dans le génotype d'animaux non agoutis.



*Lapin britannique acier*



*Chat des marais Grizzled*



*Chausie Grizzled*

#### *Premiers exemples de couleurs ambre chez le chat*

De nouvelles couleurs produites sous l'effet du locus Extension sont sûrement apparues il y a longtemps chez les chats, mais elles ont été observées et étudiées de façon cohérente uniquement pendant la dernière décennie du XX<sup>ème</sup> siècle, dans les élevages de Chats des Forêts Norvégiennes. On a vu la robe de plusieurs chats changer de couleur au cours de leur croissance, passant du noir ou du bleu à quelque chose ressemblant à du roux ou du crème, respectivement. Pas tout à fait cependant, car les coussinets restaient noirs ou gris ardoise. On a observé ce phénomène à la fois chez des chats de couleur solide et chez des chats tabby. On trouve quelques photos illustrant bien cela à l'adresse « [The Extension Locus – or – An Intro to X-Colors](#) ». Les éleveurs ont fait des croisements expérimentaux pour déterminer la génétique de ces couleurs, dites « couleurs x ». Des croisements avec des Sacré de Birmanie chocolat point n'ont donné que des brown tabby et des bleu tabby : on peut en déduire que le génotype des couleurs x n'est pas dû à des allèles sur le locus B comme les couleurs chocolat, cannelle, lilas ou faon (non plus qu'à des allèles récessifs par rapport à celles-ci), qu'il n'est pas dû non plus à des allèles sur le locus Albinos, comme les patrons siamois (non plus qu'à des allèles récessifs par rapport à ceux-ci). D'autres croisements expérimentaux ont été effectués entre des chats solides de couleur x et des chats solides non de couleur x : aucun tabby n'est né. Ceci montre que les couleurs x ne sont pas le résultat de gènes agouti.





*Evolution du même chat ambre au cours du temps*

Comme nous l'avons déjà remarqué, ce serait difficile voire impossible d'observer l'action du locus Extension (qui change les couleurs noir brun en couleurs orangées) sur des chats purement phœomélaniques. Par contre, c'est facile de distinguer des chats de couleur x de pleine densité de couleur (noirs à la naissance, puis évoluant petit à petit vers le roux) de chats ambre dilués (bleus à la naissance). Ces deux couleurs sont maintenant dénommées ambre et ambre clair, respectivement. Aucun cas d'ambre chocolat, cannelle, lilas ou faon n'a encore été observé, mais c'est probable que cela soit dû au fait qu'en Scandinavie, les Chats des Forêts Norvégiennes ne sont pas reconnus en chocolat, cannelle, lilas ou faon (dans d'autres espèces, les couleurs x existent en chocolat).

### *La génétique des couleurs ambre*

La combinatoire associée à la génétique des couleurs ambre est maintenant modélisable. L'allèle dominant **E** donne des chats normalement colorés, l'allèle récessif **e** produit dans sa forme homozygote **ee** des chats ambre.

#### **Exercice.**

1. *Quelle est la probabilité d'avoir des chatons ambre à partir de deux parents ambre ?*
2. *Quelle est la probabilité d'avoir des chatons ambre à partir du croisement d'un chat ambre avec un chat non ambre mais porteur d'ambre ?*
3. *Si on croise ensemble deux chatons non ambre issus du mariage précédent (une fois adultes !), quelle est la probabilité d'avoir des chatons ambre dans leur descendance ?*

*Le patron « grizzled » : un nouvel allèle dominant au locus Tabby ou au locus Extension*

Nous avons introduit le patron « grizzled » dans la section traitant des loci Agouti et Tabby. Une explication possible pour ce patron est de le voir comme conséquence d'un nouvel

allèle dominant sur le locus Tabby. Rappelons-nous que certains chats « grizzled » ont le museau noir (là où un chat tabby a normalement des marques visibles ou du tipping) et qu'ils n'ont pas de liseré foncé autour de leur truffe rouge (le liseré étant une autre caractéristique typique des chats tabby). Néanmoins, une observation des poils révèle des bandes agouti (bandes phæomélaniques entre les bandes eumélaniques).

Une explication alternative des couleurs « grizzled » est de supposer l'existence d'un autre allèle dominant sur le locus Extension, comme l'allèle  $E^S$  donnant la couleur acier chez les lapins (voir plus haut), qui serait dominant sur  $E$  et sur  $e$ , et dont l'action consisterait à redistribuer la pigmentation colorée le long de la gaine du poil. Le fait que plusieurs bandes « agouti » ont été observées chez les chats « grizzled » indique cependant que l'action d'un tel allèle serait assez différent de celle de l'allèle  $E^S$  du lapin qui ne dépigmente que les extrémités.

Pour décider laquelle de ces deux hypothèses (modèle Extension ou modèle Agouti) convient le mieux, il conviendrait de croiser des chats « grizzled » à des chats ambre. Il y a pour l'instant très peu de chats ambre : ceci conduit à penser que la plupart des chats ne sont pas hétérozygotes pour l'allèle récessif ambre  $e$  sur le locus Extension. Donc, si le patron « grizzled » est dû à l'allèle  $E^S$ , i.e. si le patron a un génotype  $E^S E$  or  $E^S E^S$ , alors certains des chatons seront « grizzled », aucun ne serait ambre, mais tous seraient porteurs de l'allèle ambre. En deuxième génération, il y aurait à la fois des chats ambre et des chats « grizzled », mais aucun chaton qui soit les deux à la fois. Par contre, si le patron « grizzled » est dû à un allèle « grizzled » sur le locus Tabby, alors on peut estimer que le parent « grizzled » est « normal » sur le locus Extension, c'est-à-dire  $EE$  : aucun chaton ne serait ambre mais certains seraient porteurs ambre, et certains chatons seraient « grizzled ». En deuxième génération, il y aurait des chatons qui seraient à la fois ambre et « grizzled ». Bien sûr, voir les extrémités dépigmentées sur les poils ambre serait plus difficile que de les voir sur des poils noirs, mais ce serait sûrement possible, surtout avant que les poils ambre ne deviennent complètement roux.

Puisque le phénotype des Chats des Forêts Norvégiennes (où la plupart des chats ambre sont répertoriés) est très différent de celui du Chausie (avec les couleurs « grizzled »), voire opposé dans beaucoup d'aspects, aucun éleveur n'a pour le moment été intéressé à mettre ce programme en œuvre.

## La théorie moderne pour les tabby – et une récapitulation pour les silver

### *Combien de loci tabby ?*

L'explication classique de la génétique des tabby, expliquée dans une des sections précédentes, est basée sur l'existence de trois allèles différents sur le même locus, ces allèles montrant une dominance partielle dans l'ordre  $T^a$ ,  $T$ ,  $t^b$ . Si c'est le cas, deux chats au patron tiqueté ne pourront avoir ensemble que des chatons tiquetés si l'un d'eux est homozygote, et dans le cas contraire (les deux parents hétérozygotes), alors les chatons n'auront que deux patrons possibles : tiqueté (avec une probabilité de 75%) ou l'un des deux autres (avec une probabilité de 25%), ce patron étant mackerel ou tacheté si l'un des parents est porteur de l'allèle  $T$ , et classique si aucun des deux ne l'est. Sur de jeunes chatons, la dominance partielle entre les allèles peut rendre le patron difficile à identifier car son effet peut être graduel, mais chez des adultes ce n'est pas le cas. Nous pouvons donc nous attendre à trouver statistiquement les



probabilités énoncées ci-dessus. Cependant, de nombreuses observations révèlent que les trois patrons peuvent co-exister dans la même portée. Pour plus de détails sur ces observations, le lecteur pourra se référer à l'article [Genetics of the silver tabby and shaded patterns, in particular in the American Shorthair](#), par le Dr. Carol Johnson, qui nous servira également de référence importante pour le reste de ce chapitre. Pour plus de détails, le lecteur pourra également lire l'article du Dr. Heather Lorrimer, [Tabby pattern inheritance](#).

Nous devons en conclure que l'allèle du tabby tiqueté est situé sur un locus distinct, et est partiellement épistatique sur l'action des allèles mackerel/tacheté et classique qui sont sur l'autre locus. Ceci conduit à considérer (au minimum) deux loci pour le patron tabby. Le mode de transmission héréditaire du patron ne change pas énormément par rapport à la théorie classique plus simple (c'est pourquoi nous l'avons introduite en premier), sauf que maintenant nous savons expliquer la présence conjointe des trois patrons au sein d'une même portée.

Mais il y a un autre changement, plus subtil celui-là. Souvent, nous rencontrons des chats tiquetés avec des barres sur la poitrine, le cou, les pattes et la queue, ainsi que des marques sur la tête. Prenons les exemples opposés de l'Abyssin sans barres et du Singapura, qui a des barres sur les semelles des pattes arrière, à l'intérieur des pattes avant et sur la queue. L'association féline TICA inclut même dans sa description commune de couleurs (« *Uniform Color Description* ») deux patrons tabby différents pour les distinguer : la version « ticked », où tous les poils (sauf sous le ventre) sont tiquetés, sans présence de barres, et la version « agouti », avec barres aux pattes et à la queue. La théorie classique du tabby rend compte des chats tiquetés ayant des barres (le patron agouti selon la TICA) par le génotype  $T^aT$ , avec un allèle mackerel partiellement récessif. Mais ceci n'est pas acceptable pour deux raisons. Premièrement, la dominance partielle du patron tiqueté sur le patron tigré devient de plus en plus marquée avec l'âge, or chez les Cependant plus âgés les barres ne s'atténuent pas. Deuxièmement, si c'était le cas, la probabilité de transmission du patron agouti devrait être de 50%, avec 25% de chats tiquetés sans barre et 25% de chats mackerel. Mais personne n'a jamais vu de Cependant sans barres, et encore moins de Cependant tigrés !

Il faut donc trouver une autre explication au patron « agouti » (chat tiqueté avec barres résiduelles aux pattes et à la queue, stables génétiquement) : un allèle séparé semble plus approprié, ou plus vraisemblablement un petit groupe de polygènes pour mieux expliquer les statistiques de transmission observées. Si on parle d'un seul gène, alors le plus naturel est de penser au second locus tabby, celui qui porte l'allèle pour le patron tiqueté. On peut aussi envisager un troisième locus (de fait, si on prend l'hypothèse d'un groupe de polygènes, alors il nous faut bien trouver autant de loci que de gènes...). Nous nous retrouvons donc avec une pléthore de loci pour expliquer les patrons tabby ! Pour simplifier, dans la suite nous allons prendre l'hypothèse de deux loci principaux complétés par des loci secondaires traités comme polygènes complémentaires.

Afin de rester cohérent avec la notation classique, nous continuerons à noter  $T^a$  le gène du tabby tiqueté, situé donc sur le nouveau locus. Cependant, remarquons que cet allèle rend tous les poils (sauf ceux du ventre) tiquetés, effaçant ainsi le patron tabby partiellement démasqué tel que déterminé par les gènes mackerel/tacheté ou classique de l'ancien locus Tabby (sauf pour quelques marques résiduelles sur les pattes, la queue et la tête). Pour cette raison, et pour éviter toute confusion aux dépens de l'introduction d'une notation sans compatibilité descendante, le Dr Johnson, dans son article [Genetics of the silver tabby and shaded patterns, in particular in the American Shorthair](#) appelle le nouvel allèle U (pour "Unstriped", non rayé), et elle nomme  $u$  l'allèle récessif correspondant sur le même locus : l'allèle  $u$  ne fait rien

pour effacer le patron, en d'autres termes il ne rend pas tiquetés les poils des marques tabby. Nous préférons ici noter cet allèle récessif  $t^a$ . Nous obtenons ainsi les génotypes suivants :

$T^a - t -$	patron tiqueté, masquant partiellement ou totalement le patron mackerel/tacheté
$T^a - t^b t^b$	patron tiqueté, masquant partiellement ou totalement le patron classique
$t^a t^a$	$t t$
$t^a t^a$	$t t^b$
$t^a t^a$	$t^b t^b$

patron mackerel ou tacheté (partiellement) dominant sur le patron classique  
patron classique (ou marbré: dans ce cas peut-être il faut écrire  $t^m$  a la place de  $t^b$ )

### *Comment les gènes du tabby tiqueté masquent les patrons tigrés ou classiques*

La nouvelle théorie que nous venons de présenter concernant le tabby tiqueté demande un peu plus d'approfondissement. Dans l'ancienne théorie, l'allèle tiqueté était partiellement dominant sur les autres allèles (mackerel/tacheté et classique). L'action des allèles récessifs était supposée visible à la naissance, partiellement ou totalement, pour s'atténuer au fur et à mesure que le chaton grandit. Si le chat était homozygote  $T^a T^a$ , alors les chatons devaient être entièrement tiquetés dès la naissance, puisqu'il n'y avait pas de codage génétique d'autres patrons.

Mais avec la nouvelle théorie, il y a toujours un codage des autres patrons, puisque les allèles correspondants sont présents sur un autre locus. Comment le masquage peut-il s'expliquer ? Cette action de masquage est-elle plus prononcée lorsque le locus Tabby est homozygote pour  $T^a$ , comme c'est le cas chez les Abyssins qui se reproduisent en donnant toujours un patron tiqueté sans barres, et doivent donc être homozygotes  $T^a$ , ou bien peut-on s'attendre à voir quelque patron fantôme sur les flancs, avec des rayures ou des ocelles résiduelles ? Il semblerait que la seconde réponse est la bonne : tous les Pixiebob ont un patron très effacé, et doivent donc être homozygotes  $T^a$ , mais ils montrent tous des taches visibles, du moins en tant que chatons.

On peut donc dire que certains chats homozygotes  $T^a T^a$  montrent des marquages résiduels et d'autres non. On peut donc en conclure que la présence ou l'absence de ces marques n'est pas déterminée uniquement par le nouveau locus Tabby : ici encore, nous sommes amenés à conclure que cette action est contrôlée par d'autres gènes, vraisemblablement par des groupes de polygènes.

Afin de mieux comprendre l'action de masquage du patron, les prochaines sections vont s'intéresser à la façon dont le patron tabby peut être modifié. Ces modifications concernent la répartition des bandes agouti au sein de chaque poil ou la localisation des poils agouti sur le corps. Nous allons devoir introduire des gènes supplémentaires adéquats pour expliquer ces modifications.

### *Les polygènes contrôlant la distribution des bandes agouti : fréquence des bandes et gènes bande large*

Sur chaque poil des zones agouti, alternent des bandes ayant la pleine couleur de base du chat (eumélanique ou phæomélanique) et des bandes agouti. Ces dernières sont phæomélaniques, et résultent de l'action de la protéine ASP, protéine antagoniste de l'hormone de stimulation des mélanocytes, MSH) sur les récepteurs mélanocortiques, comme nous l'avons expliqué au chapitre précédent. Par exemple, regardons un poil eumélanique. Au-dessus d'une certaine quantité d'ASP, la cellule pigmentaire arrête de fabriquer de l'eumélanine et se met à produire de la phæomélanine à la place, mais suite à ce changement la quantité d'ASP diminue et après

un certain temps la production de pigment change à nouveau pour revenir à une production d'eumélanine. Ainsi, la pointe du poil est toujours eumélanique, et le reste du poil montre des bandes alternées. La fréquence des bandes est inversement proportionnelle au temps nécessaire pour que la quantité d'ASP dépasse le seuil de génération de phæomélanine puis redescende en dessous de ce seuil. Ce laps de temps n'est pas le même sur tous les poils, et varie même entre bandes du même poil, rendant possible une distribution irrégulière des bandes d'un poil à l'autre : la longueur, position et le nombre de bandes peut varier. L'effet « bande large » introduit pour expliquer les golden représente un exemple de cette variabilité : la bande agouti située près de la peau est longue, ce qui signifie que la période pendant laquelle le pigment de cette bande se fabrique est longue ; on pourrait également dire que la fréquence est faible (cependant, les probabilités de transmission observées semblent indiquer que les gènes bande large seraient à un locus différent des gènes contrôlant la fréquence des bandes agouti que nous allons présenter maintenant, et donc ces gènes se transmettent indépendamment).

L'effet de masquage du tabby tiqueté sur les autres patrons tabby est lié à la fréquence des bandes agouti. Le facteur important, ici, n'est pas la longueur des bandes agouti comme dans le cas de la compréhension des smoke et des golden ; c'est la synchronisation entre les bandes. Si les follicules pigmentaires des poils voisins sont synchrones dans leurs niveaux d'ASP, alors ces poils auront leurs bandes au même endroit et de même taille. Lorsque c'est le cas, le ticking semble alors plus uniforme et généralement plus foncé. C'est ce qui se passe chez les Abyssins. Ils ont un ticking très uniforme : tous les poils au sein d'une large zone ont plus ou moins le même nombre de bandes, et les bandes homologues de différents poils ont approximativement la même taille. La base des poils chez un Abyssin non silver présente une bande très rousse et relativement large, qui crée cette magnifique couleur abricot des lièvre et des sorrel, ou cette base donnant le beau contraste des bleus. L'effet d'ensemble est une couleur uniformément tiquetée sur les flancs, jusqu'à la limite du ventre où le ticking s'arrête net et où les poils deviennent plus pâles. Chez un abyssin bleu, la couleur du ventre a une teinte rosée, ce qui donne un contraste de couleur étonnant. Il est intéressant de remarquer qu'un effet de contraste similaire existe souvent chez les abyssins silver, bien que la sélection se soit faite sur une durée beaucoup plus courte (la variété silver n'ayant été reconnue que récemment par quelques grandes associations comme la TICA). Plus d'un abyssin silver montre en effet un ticking relativement uniforme sur les flancs, en raison de la synchronisation entre les bandes agouti, et un contraste très marqué avec le ventre blanc comme neige.

C'est tout l'inverse qui se passe dans des races telles que l'American Shorthair ou le Persan, par exemple. Dans ces races, le patron silver shaded doit idéalement paraître étincelante. Pour y arriver, on favorise par sélection une fréquence la plus aléatoire possible des bandes agouti. Le manque de synchronisation entre les bandes fait ressortir le silver plus aléatoirement et plus efficacement, et ceci aide grandement à obtenir l'aspect étincelant recherché (chez les Persans, la longueur du poil renforce cet effet, en permettant une plus grande variabilité de la distribution des bandes et de leur alignement, en raison du recouvrement graduel des poils).

Il doit y avoir un gène qui contrôle la fréquence des bandes, car cet effet est transmis génétiquement. Plus vraisemblablement, puisque la localisation et le nombre de bandes agouti varient considérablement, il s'agit sûrement d'un groupe de polygènes plutôt que d'un gène unique. Cependant, le nombre n'en est sûrement pas très grand, car la transmission héréditaire est très prédictible (un nombre important de polygènes donnerait des probabilités de transmission plus complexes avec des effets plus graduels. Voir par exemple le livre de Roy Robinson, *Genetics for Cat Breeders*, 2<sup>nd</sup> édition, chapitre 4, ou bien le résumé qui en a été fait par l'auteur de cet article dans [Inbreeding for closed stud systems](#). Dans la mesure où le caractère qu'on cherche à sélectionner est contrôlé par plusieurs gènes et non un seul, la

sélection et la fixation du caractère requiert plus de générations (et même considérablement plus, si le nombre de gènes est grand) que s'il s'agissait d'un gène unique.

Bien que vraisemblablement nous ayons ici à faire à un petit groupe de polygènes (ou un groupe d'allèles), nous allons supposer qu'il ne s'agit que d'un gène unique, pour simplifier.

Dans son article [\*Genetics of the silver tabby and shaded patterns, in particular in the American Shorthair\*](#), le Dr. Johnson appelle ce gène *Confusion*. Pour raccourcir la notation, nous le noterons **F** (pour fréquence). L'allèle dominant **F** cause la synchronisation de la distribution des bandes agouti, et l'allèle récessif **f** la répartition désordonnée de ces bandes.

L'action de **f** est donc un outil puissant pour masquer un patron rayé, tacheté ou classique. De fait, le contraste des marques tabby est obtenu par la synchronisation qui aligne les bandes de pleine couleur de poils adjacents. Un patron classique parfait devrait être associé avec une synchronisation des bandes colorées (**F**- ou même **FF**) pour en renforcer le contraste ; ceci s'applique aussi pour des motifs tels que les spots des Bengale (c'est la raison pour laquelle les éleveurs de Bengale ont tendance à préférer un manque de ticking : en fait, ils souhaitent ne pas avoir trop de bandes de haute fréquence désorganisées en parallèle des bandes de basse fréquence à l'intérieur des spots). Citons en particulier quatre races où on sélectionne le patron classique pour un contraste maximum, et donc où la synchronisation est recherchée (**FF**) : les Persans, les Exotics, les American Shorthair et les Bengale (marbrés).

Regardons en particulier ce qu'implique de vouloir sélectionner d'excellents silver shaded après avoir fait un croisement avec un brown tabby ou silver tabby. C'est une question qui intéresse les éleveurs d'American Shorthair, et qui a été abordée dans l'article du Dr. Johnson, mais sans calcul précis des probabilités. La question est de savoir combien de générations il faut attendre avant de retrouver le patron silver shaded parfait, par sélection. Nous allons étudier cette question de façon plus précise en calculant les probabilités. Nous n'allons pas écrire les tables complètes de combinaisons (diagrammes de Punnet), mais nous calculerons les probabilités en multipliant les résultats des tables partielles. Le lecteur encore mal familiarisé avec cette technique pourra aller lire le dernier chapitre de cet article avant de continuer.

Le croisement d'un chat ayant une distribution aléatoire des fréquences des bandes agouti, de génotype **ff** (par exemple un American Shorthair silver shaded ou un Persan) avec un chat ayant une distribution synchronisée de ces bandes, de génotype **F**- ou **FF** (par exemple un American Shorthair brown classic tabby ou silver classic tabby) donne typiquement des chatons ayant tous un tipping synchronisé à la première génération, mais tous ces chatons sont porteurs de **f**. Lorsqu'on recroise ces chats entre eux, on obtient 25% de chats avec une répartition aléatoire des bandes agouti en seconde génération : ces chats, s'ils sont shaded silver, auront une robe avec un ticking d'apparence scintillante au lieu d'avoir un tipping noir bien marqué. Si au départ on prend un excellent silver shaded, ce chat aura sûrement un génotype de chat tiqueté (**T<sup>a</sup>T<sup>a</sup>**), comme nous l'avons expliqué au chapitre sur les silver : c'est effectivement dans ce cas que l'effet de masquage d'un patron tabby tigré, tacheté ou classique sera maximal. Alors, en première génération, tous les chatons seront hétérozygotes **T<sup>a</sup>t<sup>a</sup>**, ce qui signifie, s'ils sont silver, que ce seront des silver shaded au patron médiocre, avec des barres et des marques fantômes résiduelles. Tous les chatons de la première génération étant hétérozygotes **Ff**, ce seront d'assez bons tabby classique, des tabby tiquetés trop foncés ou bien encore des silver shaded avec un fort tipping. En seconde génération, un quart des chatons devraient être sans ticking (**t<sup>a</sup>t<sup>a</sup>**), comme par exemple des silver tabby classiques, la moitié seront tiquetés hétérozygotes (**T<sup>a</sup>t<sup>a</sup>**), donc des silver shaded avec un piètre tipping ou bien des brown tabby tiquetés avec des marques résiduelles, enfin le quart restant seront homozygotes **T<sup>a</sup>T<sup>a</sup>**, donc silver shaded ou brown tabby tiqueté. Si le but est de sélectionner d'excellents silver shaded, l'attention devrait se porter sur ces chatons-là. Cependant, ils n'auront pas tous

une qualité de pelage excellente, car il faudrait pour être d'excellents silver shaded avec un pelage scintillant il devraient avoir une répartition aléatoire des bandes, autrement dit être homozygotes **ff**, et ceci n'arrive que dans 25% des cas. Donc, en deuxième génération, il y aura statistiquement 25% de 25% des chatons qui auront le patron désiré, c'est-à-dire un chaton sur 16.

A la première génération du croisement d'un silver shaded avec un brown tabby au patron classique, tous les chatons silver seront hétérozygotes (*pourquoi ? la réponse à cette question est laissée au lecteur en guise d'exercice*). Donc, en croisant deux silver shaded de cette première génération, nous n'aurons encore que 75% des chatons qui seront silver. Si le but est de retrouver un beau patron silver shaded scintillant, en multipliant les probabilités nous voyons que les chances sont de 25% de 75%, autrement dit de 3 chatons sur 16 à la seconde génération. Mais, pour obtenir ces probabilités en seconde génération, nous avons dû nous restreindre à ne croiser entre eux que les chats silver de première génération. Or, ils ne seront tous silver que si leur parent silver shaded est homozygote pour le silver (**II**), sinon seule la moitié des chatons seront silver, et le fait que nous devons choisir deux chats dans cette moitié pour les croiser entre eux réduira d'un facteur  $\frac{1}{4}$  les probabilités d'obtenir ce que nous cherchons. Même en se limitant au cas d'un ancêtre homozygote pour le ticking et pour le silver, nos chances d'obtenir ce que nous voulons ne sont encore que d'un  $\frac{1}{16}$  fois  $\frac{3}{16}$ , ce qui fait  $\frac{3}{256}$  ou encore environ un sur 85. Or, même dans toute une vie, une chatte ne donne pas naissance à 85 chatons ! Bien sûr, on peut travailler avec plusieurs couples à la première génération, mais nous avons déjà vu que le nombre de chats appropriés en première génération était sérieusement limité.

Si le croisement originel est fait entre un silver shaded et un silver tabby au patron classique, alors certains chatons de première génération, voire tous, seront homozygotes pour le silver, et ceci augmente la probabilité de trouver de beaux éléments à croiser entre eux, mais il est clair que pour retrouver un bon patron silver shaded il faudra aller au moins jusqu'à la troisième, voire quatrième génération. Il est également possible que ce soit un échec si la chance n'est pas au rendez-vous et que les croisements à l'intérieur de la lignée ne sont pas maintenus. Pour que le projet aboutisse, il convient de croiser un chat de première génération avec un autre chat qui ne soit pas né des mêmes parents, d'utiliser un excellent silver et de choisir le chat le plus homozygote possible pour augmenter nos chances : **II T<sup>a</sup>T<sup>a</sup> ff**. Le croisement d'un tel chat avec l'un des chats de première génération (de génotype **I- T<sup>a</sup>t<sup>a</sup> Ff**) donne une probabilité d'un huitième d'obtenir le résultat désiré ; nous devons donc diviser par 8 la probabilité déjà faible de succès à la première génération ( $\frac{1}{16}$ ), et la probabilité d'obtenir un chaton de bonne qualité à la seconde génération est de  $\frac{1}{16}$  fois  $\frac{1}{8}$ , soit une chance sur 128 : c'est donc quasiment impossible d'arriver à notre but en deux générations même en partant d'un croisement avec un silver shaded parfait.

Bien sûr, cette estimation de 3 à 4 générations pour retrouver un patron shaded parfait après un croisement avec un silver tabby ou un brown tabby classique, en s'aidant de croisements en seconde et troisième génération avec des silver shaded parfaits, prend uniquement en compte le facteur synchronisation des bandes agouti, en supposant de plus que ce caractère soit mendélien et non contrôlé par un groupe de polygènes. S'il s'agit de polygènes, alors il faudra encore plus de générations pour retrouver le patron recherché, comme nous l'avons expliqué plus haut.

Mais tout ceci n'est pas tout à fait exact. Nous avons oublié deux problèmes : la persistance des barres et rayures sur la poitrine, le cou, les pattes et la queue et le besoin en gènes bande large pour obtenir des silver shaded parfaits, comme expliqué dans le chapitre sur les silver.

Nous devons donc corriger ces imperfections par une sélection supplémentaire. Pour comprendre comment, nous allons devoir prendre en compte un autre gène, qui va faire l'objet de la section suivante.

### *Les polygènes contrôlant la distribution des poils agouti*

L'autre facteur génétique important pour établir un patron silver shaded sans marques est d'éviter une synchronisation locale des poils agouti. Pour comprendre ce point, prenons un silver tabby classique, ou un brown tabby classique, au patron parfait. Les marques sont colorées de façon intense par la couleur génétique de base, disons noir par exemple ; les zones agouti, par contre, sont constituées de poils agouti seulement, soit pales (pour les silver tabby), soit avec du rufus (pour les brown tabby). La transition entre les marques et les zones agouti est nette. Si le patron n'était pas parfait, cette transition pourrait être moins nette : les marques seraient atténuées par des poils agouti. Nous avons déjà vu, au chapitre sur les silver, qu'on peut avoir une bande argentée à la base des poils dans les marques tabby ; un phénomène similaire peut aussi se produire chez les brown tabby. Cette bande à la base du poil n'est pas visible tant qu'on n'écarte pas les poils, et donc elle ne rompt pas le dessin ; les poils agouti, par contre, qui ont beaucoup de bandes, seront visibles et atténueront le dessin. Cette atténuation est ce que les éleveurs de Bengale réfèrent comme ticking, ce qui est assez mal choisi dans la mesure où les Bengale, comme tous les chats tabby, ont toujours des poils tiquetés dans les zones agouti. Par ticking, les éleveurs de Bengale désignent la présence de zones de poils agouti à l'intérieur des taches noires.

Sauf dans le cas des Bengale brown tachetés ou marbrés, cette présence de poils agouti à l'intérieur des marques tabby est souvent désirable pour obtenir un silver shaded parfait : en effet, elle aide à effacer les marques résiduelles sur le torse. Ceci correspond, là encore, à éviter l'ordre dans la répartition des poils agouti : c'est une non synchronisation de zone. Nous devons introduire un nouveau gène pour prendre en compte cette non synchronisation de zone. Ici encore, en raison de la grande variabilité rencontrée parmi les distributions de poils agouti, nous devrions considérer que nous avons à faire à un groupe de polygènes, but, pour simplifier, nous allons faire comme si nous avions un gène unique mendélien, que nous appellerons **Ad** (pour *Agouti area distribution*, ou distribution des zones agouti). Le Dr. Johnson, dans son article [\*Genetics of the silver tabby and shaded patterns, in particular in the American Shorthair\*](#) appelle ce gène *Chaos*. L'allèle dominant **Ad** introduit un manque de synchronisation (désordre), et l'allèle récessif **ad** conduit à une synchronisation locale des poils, donc à des rayures, taches ou ocelles non atténuées. En raison de cette dominance, le croisement d'un silver shaded clair et d'un silver tabby donnera en première génération des chatons n'ayant pas de marques sur le torse. Remarquons qu'au contraire, le manque de synchronisation dans la fréquence de distribution des bandes agouti étant contrôlé par un gène récessif **f**, tous ces chatons auront vraisemblablement un ticking assez uniforme, qui va être très visible. Bien sûr, tout ceci n'est vrai que dans le cadre de notre théorie simplificatrice qui prend comme hypothèse le fait que ces deux facteurs soient contrôlés par deux gènes mendéliens, et non par des polygènes.

En prenant en compte notre nouveau facteur, le projet d'élevage décrit plus haut, où on croisait un silver shaded de pelage bien scintillant sans marques résiduelles avec un tabby classique, et où on cherchait à retrouver un excellent patron shaded, devient plus difficile. Le silver shaded a pour génotype **Ad Ad** – mais le tabby classique a pour génotype **ad ad**. En première génération, les chatons seront **Ad ad**, ou bien pour moitié **ad ad** si toutefois le parent silver shaded est hétérozygote pour le gène **Ad**. Comme nous l'avons indiqué plus haut, le génotype **Ad ad** permet un bon effacement des marques sur le torse, mais nous devons éliminer de notre



programme reproducteur les chatons **ad ad**. En gardant donc deux chats **Ad ad** et en les croisant entre eux, nous obtiendrons donc une seconde génération avec 25% de chatons **ad ad**, qui ne nous intéressent pas pour notre objectif, 50% de chatons **Ad ad**, corrects mais non parfaits, et qui ne sont pas intéressants pour continuer la lignée car ils donneront de nouveau le jour à des chatons **ad ad**, et finalement 25% de chatons **Ad Ad** qui représentent ce que nous recherchons. La prise en compte du gène **Ad** introduit ainsi une réduction supplémentaire du taux de réussite de notre programme, par un 1/4. Le nombre de générations nécessaires pour retrouver le patron shaded parfait augmente en conséquence : nous étions partis d'une estimation de 4 générations (3 dans le cas d'un croisement extérieur avec un silver shaded parfait au patron très clair en seconde et troisième génération), qui passe maintenant à 5 générations (4 devraient suffire dans le cas d'un croisement extérieur à la lignée avec un silver shaded parfait au patron très clair en seconde et troisième génération, et en répétant les croisements à l'intérieur de la lignée avec autant de couples de première génération que possible). Une attente assez longue...

Le locus de distribution des zones agouti contrôle l'effacement des marques sur le torse. Les barres aux pattes et sur la queue, ainsi que les colliers, sont plus persistants et sont vraisemblablement sous contrôle de gènes situés sur d'autres loci distincts, et agissant donc indépendamment (ou de gènes différents dans le même groupe de polygènes, situés à des loci différents).

Ceci rend encore notre objectif d'élevage tel que décrit plus haut (retrouver un patron shaded parfait) encore plus long à atteindre. En réalité, il sera encore plus long que nous l'avez décrit jusqu'à présent, parce que nous devons prendre en compte les gènes bande large, déjà introduits au chapitre sur les silver. Nous en reparlerons à nouveau dans la prochaine section, qui dresse un bilan sur les chats silver sur la base de la théorie moderne développée pour les chats tabby.

#### *Récapitulation sur les silver shaded : le gène inhibiteur et la distribution des bandes*

Reprenons les conclusions du chapitre consacré aux silver, dans le but de les analyser à la lumière de la théorie moderne sur les chats tabby que nous venons de décrire, et de poursuivre notre étude des croisements à faire pour retrouver un patron silver shaded clair et étincelant. Nous venons de parler d'un gène dont l'effet est d'effacer toutes marques sauf sur les pattes, la queue, le cou et la colonne vertébrale, et nous avons également introduit des gènes contrôlant la fréquence des bandes sur les poils agouti ainsi que la distribution des zones agouti, dont l'effet est respectivement de clarifier le patron en le rendant étincelant, et de casser les marques tabby résiduelles. Tout ceci, cependant, peut s'appliquer aussi bien aux tabby tiquetés, où souvent ce n'est pas la précision du patron qui est recherchée : chez l'Abyssin, par exemple, on recherchera un rufus intense mais un patron tiqueté avec le moins de marques résiduelles possibles, donc une désorganisation des zones agouti mais pas de variation dans la fréquence des bandes sur chaque poil.

Pour un tabby tiqueté silver, il faut en plus le gène silver **I-** qui va inhiber la pigmentation (pas de rufus, sauf s'il provient de polygènes secondaires). Mais ce n'est pas encore suffisant pour avoir une couleur silver shaded parfaite, parce que le tiquetage donne un pelage trop foncé. Chez un silver shaded parfait, la base claire du poil doit être longue : c'est le résultat des polygènes bande large. La base du poil est donc blanche sur une grande longueur, et les bandes colorées proches de l'extrémité du poil disparaissent : la robe devient étincelante (poivre et sel), et la couleur est restreinte aux extrémités des poils (sauf éventuellement pour une voire deux bandes additionnelles, étroites, proches de l'extrémité). Chez les brown tabby qui ne sont pas silver, l'action des polygènes bande large donne naissance aux golden.

Si nous revenons à notre programme d'élevage destiné à retrouver un excellent patron silver shaded après un croisement avec un chat silver tabby ou brown tabby, nous devons maintenant prendre en compte les probabilités de transmission des polygènes bande large, qui sont un peu plus complexes que si nous avions à faire à un gène mendélien unique. Le chat silver tabby ou brown tabby n'a pas forcément l'effet bande large très marqué (s'il l'a, ce sera, soit un silver tabby avec des zones agouti très pales, soit un golden tabby. En raison de la difficulté à distinguer chez le très jeune chaton un golden tabby d'un brown tabby non golden, certaines associations dont la TICA n'enregistrent pas les golden tabby en tant que tels, sauf pour la variante tiquetée qui est appelée golden shaded). Si l'ancêtre utilisé pour le croisement extérieur n'a pas de bande large, les chances de retrouver le patron parfait diminuent encore, et peuvent nécessiter une génération de plus que calculé précédemment. Bien sûr, si plusieurs éleveurs coopèrent sur ce programme et que le nombre de chatons disponibles à chaque génération soit plus important, la sélection simultanée pourra être plus efficace et réduire le nombre de générations qu'il faudra attendre avant d'obtenir le résultat recherché à quatre plutôt que cinq ou six. Répétons que tout ceci ne tient que si nous faisons l'hypothèse qu'après le premier croisement, les éleveurs évitent de marier des chats trop apparentés mais les croisent avec d'autres chats des mêmes lignées, descendants de l'ancêtre silver shaded « parfait » initial, donc avec pas mal de consanguinité mais sans perdre le patron silver shaded apporté par l'ancêtre tabby classique.

### **Les couleurs Burmese et Siamois (sépia, mink, point); le gène Ojos Azules.**

Toutes les robes introduites jusqu'à présent sont colorées avec une pleine densité de couleur (avec éventuellement une dépigmentation silver ou golden). Il existe une autre famille de gènes, appelée la famille albinos, qui agit sur la distribution de la couleur et donne différentes intensités de pigmentation. La famille albinos contient un gène dominant, l'allèle pleine couleur **C**, et plusieurs autres : l'allèle burmese **c<sup>b</sup>**, l'allèle siamois ou colourpoint **c<sup>s</sup>**, l'allèle albinos aux yeux bleus **c<sup>a</sup>** et l'allèle albinos aux yeux rouges **c**. L'allèle burmese est partiellement dominant sur l'allèle colourpoint. Ils sont tous deux dominants sur **c<sup>a</sup>**, lui-même dominant sur **c**. Ces deux derniers allèles sont rares, et on ne dispose pas d'assez de preuves expérimentales pour savoir si la dominance de **c<sup>a</sup>** sur **c** est partielle ou totale.

L'allèle **c<sup>b</sup>** rend la pigmentation plus claire : les granules de pigment sont plus allongées, et la couleur résultante est légèrement rougeâtre. Dans une robe idéale, les extrémités (museau, oreilles, pattes et queue) devraient avoir la même couleur que le reste du corps, mais comme la pigmentation est liée à la température, elles sont souvent plus foncées. On appelle ce groupe de couleurs (tant dans leurs variantes eumélanique, phæomélanique et les tortie correspondants) *sépia*. On ne dit pas « noir sépia » mais « *seal sépia* », ou encore « zibeline » (« *sable* » en anglais). Dans certaines races, seules les couleurs sépia sont acceptées. Il s'agit du Burmese (zibeline, bleu sépia, chocolat sépia, etc.) et du Singapura (tabby tiqueté zibeline). La couleur d'yeux est également influencée par **c<sup>b</sup>**. Par exemple, les Burmese ont les yeux or ou chartreuse (dans les teintes jaune vert), mais ni cuivre ni verts.

L'allèle **c<sup>s</sup>** donne les couleurs point, comme chez le siamois ou l'himalayen. Le corps est d'une couleur claire (typiquement, d'un ivoire assez chaud chez les couleurs eumélaniques foncées, et blanc crème chez les couleurs eumélaniques plus pales ou chez les couleurs phæomélaniques). Les extrémités ont une couleur intense, mais avec des reflets rougeâtres. Les extrémités d'un chat colourpoint génétiquement noir sont seal plus que noires. Toutes les



couleurs ont leur équivalent colourpoint. La couleur d'yeux est changée également : elle est bleue chez les chats colourpoint.

Le génotype  $c^b c^s$  donne un phénotype intermédiaire, où les extrémités sont d'une couleur intense avec des reflets rougeâtres et où le corps est plus pâle mais dans les mêmes tons. L'apparence générale est plus pâle que chez les burmese et a un contraste moins marqué que chez les siamois. On appelle ces couleurs « *mink* », et elles sont typiques des tonkinois. La couleur d'yeux est aigue-marine (entre bleu vert et vert bleu...).

Les deux derniers allèles correspondent à ce qu'on appelle albinos. L'allèle  $c^a$  bloque toute pigmentation tant sur le corps que sur les extrémités, qui deviennent blanches, et rend les yeux bleus. L'allèle  $c$  bloque la pigmentation partout : le corps et les extrémités sont blancs, et les yeux sont transparents et donc apparaissent rouge rose à cause des vaisseaux sanguins de la rétine.

La transmission génétique des gènes du groupe albinos est simple. Voici quelques tables assez évidentes. Si on croise deux chats de couleur solide, l'un porteur de Burmese et l'autre porteur de colourpoint, le quart des chatons sera homozygote pour la pleine couleur, le quart sera de couleur solide mais porteur de burmese, le quart sera de couleur solide mais porteur de colourpoint, et le quart sera mink.

	$C$	$c^b$
$C$	$CC$	$Cc^b$
$c^s$	$Cc^s$	$c^b c^s$

Dans le second exemple, on examine le croisement entre un siamois homozygote avec un burmese porteur de colourpoint. On obtient alors moitié de chatons colourpoint et moitié de chatons mink. Bien sûr, si la morphologie des parents est de type siamois et burmese, les chatons auront des types intermédiaires, qui peuvent être de piètres tonkinois.

	$c^b$	$c^s$
$c^s$	$c^b c^s$	$c^s c^s$

Enfin, si on regarde le croisement de deux chats homozygotes, l'un pour le colourpoint, l'autre pour le sépia, alors tous les chatons seront mink.

En ce qui concerne les yeux bleus, nous avons vu qu'ils peuvent résulter des gènes  $c^s$ ,  $c^a$ , et  $W$ . Mais on a également découvert récemment un autre gène  $Oa$ , dont les seules conséquences semblent être de rendre les yeux bleus et le bout de la queue blanche. Ce gène est caractéristique d'une race, les Ojos Azules. On a identifié récemment des effets dangereux du gène Ojos Azules sur la santé du chat, aussi les projets d'élevage de la race ont-ils été abandonnés.

**Exercice.** Quelles peuvent être les couleurs (et leurs probabilités respectives) des chatons issus du croisement d'un brown tabby porteur de colourpoint  $Aa t^b t^b Bb o- Cc^s$  et d'une seal mink tortie  $aa T^b BB Oo c^b c^s$  ?

## Génétique de la structure de la robe : poils longs, rex, wirehair, absence de poil.

Les traits somatiques contrôlés par les principaux gènes mendéliens ne se limitent pas à la couleur de la robe. Examinons la structure du pelage. Tout d'abord, la longueur de poil est sous contrôle d'un gène principal noté **L**. L'allèle dominant **L** donne un poil court, l'allèle récessif **l** un poil long. L'effet de **l** est amplifié ou atténué par un ensemble de gènes modificateurs, ce qui fait que l'on rencontre beaucoup de longueurs de poil différentes (court, mi-long, long, etc.) Par exemple, croisons un persan **ll** à un exotique shorthair hétérozygote pour **L** (c'est-à-dire porteur poil long).

	<i>l</i>	<i>l</i>
<i>L</i>	L <i>l</i>	L <i>l</i>
<i>l</i>	ll	ll

Statistiquement, la moitié des chatons sont des persans et l'autre moitié des exotiques shorthair porteurs du gène poil long. Les chatons à poil long sont bien génétiquement des persans, parce qu'ils ont deux allèles poil long et la partie du génotype contrôlant leur morphologie est la même pour les persans et les exotiques. Les règles d'inscription d'une très grande association féline, la CFA, sont en contradiction avec ce fait.

Il y a aussi d'autres gènes qui contrôlent la texture du poil. Un groupe de gènes particulièrement intéressant contient ceux qui produisent des poils ondulés. On les appelle les gènes de la famille Rex, et ils incluent le gène Cornish Rex **r**, le gène Devon Rex **re** et le gène Selkirk Rex **Rs**. La notation est ici cohérente avec notre emploi des majuscules et des minuscules pour les différents gènes, ce qui signifie que **r** et **re** sont récessifs mais que **Rs** est dominant.

Le gène Cornish donne un pelage sans poils de garde, n'ayant qu'un sous-poil court, dense et doux dessinant des vagues parallèles régulières. Le gène Devon laisse sous-poil et poils de garde, mais tous deux sont ondulés et fragiles, et la robe est moins dense que chez le Cornish Rex. Les ondulations des poils ne sont pas périodiques, ce qui fait qu'on ne voit pas de vagues dans le pelage comme chez le Cornish Rex. Enfin, le pelage du Selkirk Rex est composé de poils mi-longs et bouclés dont la forme ressemble à celle d'un tire-bouchon.

La génétique des divers gènes rex est simple. Analysons quelques exemples. La moitié des chatons issus du croisement entre un étalon Cornish Rex et une chatte de pelage normal porteuse de Cornish Rex auront un pelage de type Cornish Rex, l'autre moitié auront un pelage normal (mais seront porteurs de **r**):

	<i>R</i>	<i>r</i>
<i>r</i>	R <i>r</i>	R <i>r</i>

De même, le croisement d'un Devon Rex avec un chat au pelage normal mais porteur **re** produira moitié de chatons au pelage de type Devon Rex, et moitié au pelage normal, mais porteurs **re**:

	<i>Re</i>	<i>re</i>
<i>re</i>	Re re	Re re

Si maintenant on croise un Selkirk Rex hétérozygote pour **rs** avec un chat au pelage normal (donc homozygote **rs**), on obtiendra statistiquement moitié de chatons au pelage de type Selkirk Rex, et moitié au pelage normal. Ces derniers ne sont bien évidemment pas porteurs de Selkirk Rex, puisque **Rs** est dominant!

	<i>Rs</i>	<i>rs</i>
<i>rs</i>	Rs rs	Rs rs

Les trois gènes rex sont situés à des loci différents, ils interagissent donc de façon indépendante. Par exemple, si on croise un Cornish Rex non porteur de Devon (**rr ReRe**) avec un Devon Rex non porteur de Cornish (**RR re re**): tous les chatons auront un pelage normal, mais ils seront tous porteurs de Cornish et de Devon.

	<i>r Re</i>
<i>R re</i>	R r Re re

En deuxième génération, si on reproduit entre eux les chatons issus du croisement précédent, on obtient :

	<i>R Re</i>	<i>R re</i>	<i>r Re</i>	<i>r re</i>
<i>R Re</i>	RR Re Re	RR Re re	R r Re Re	R r Re re
<i>R re</i>	RR Re re	RR re re	R r Re re	R r re re
<i>r Re</i>	R r Re Re	R r Re re	r r Re Re	r r Re re
<i>r re</i>	R r Re re	R r re re	r r Re re	r r re re

La première rangée et la première colonne correspondent aux chatons à pelage normal, ainsi que la troisième case de la seconde rangée et la deuxième case de la troisième rangée. Les deuxième et quatrième cases de la deuxième colonne correspondent aux chatons qui ont un pelage de type Devon, et les deux dernières cases de la troisième colonne aux chatons qui ont un pelage de type Cornish. La dernière case de la deuxième rangée donne des chatons dont le pelage est de type Devon, la dernière case de la troisième rangée des chatons dont le pelage est de type Cornish, enfin la dernière case en bas à droite correspond à des chatons dont le pelage possède à la fois les caractéristiques du Cornish et celles du Devon. Il peut s'avérer difficile d'identifier de tels chatons ; leur pelage devrait être d'une texture intermédiaire, avec un motif partiel de vagues et des boucles irrégulières sur les autres parties du corps, des poils de garde épars et une structure de poil frêle.

On connaît également un autre gène qui affecte la structure du poil : le Wirehair (**Wh**). Il s'agit d'un gène dominant qui produit des poils raides et nodules, vrillés vers l'extrémité. Cette structure de poils est distinctive de la race American Wirehair, qui est presque une version wirehair de l'American Shorthair. La table qui suit montre le résultat d'un croisement entre un American Wirehair hétérozygote (**Wh wh**) et un American Shorthair (**wh wh**): 50%

des chatons seront des American Wirehair hétérozygotes, l'autre moitié des American Shorthair.

	<i>Wh</i>	<i>wh</i>
<i>wh</i>	Wh wh	wh wh

Finalement, il y a un autre gène dominant qui affecte la structure du poil et donne des poils ondulés: le Laperm, avec texture lâche, y boucles rebondants. Depuis que les structures de poils sont différentes, les trois gènes dominants Selkirk, Wirehair et Laperm sont probablement des gènes différents.

Pour finir, citons le gène récessif d'alopécie qui stoppe presque complètement la pousse des poils. Il ne reste qu'un fin duvet sur tout le corps du chat, sauf à l'arrière des oreilles, sur le dessus du nez, la queue et les pattes. L'allèle dominant **Hr** produit un pelage normal. Cette alopécie est la caractéristique distinctive du Sphinx, une race homozygote pour **hr**. Si un Sphinx est croisé avec un chat de pelage normal (disons homozygote **Hr Hr**), tous les chatons auront un pelage normal et seront porteurs de **hr**. En croisant les chats obtenus de cette façon, nous obtiendrons en seconde génération 25% de chatons sans poils, 50% de chatons à pelage normal mais porteurs **hr** et 25% de chatons homozygotes pour le pelage normal (donc non porteurs de **hr**). On peut arriver à ce résultat en dessinant la table correspondante :

	<i>Hr</i>	<i>hr</i>
<i>Hr</i>	Hr Hr	Hr hr
<i>hr</i>	Hr hr	Hr hr

Les gènes Devon Rex (*re*) et d'alopécie (*hr*) sont situés sur le même locus : les allèles de pelage normal **Hr** et **Re** coïncident, et l'ordre de dominance sur le locus est le suivant : **Hr**, **re**, **hr**. Le pelage de type Devon Rex est donc dominant sur l'alopécie.

Il existe un autre gène produisant une alopécie, c'est le gène Peterbald **Pd**. Il s'agit d'un gène dominant, qui est situé sur un locus différent de **hr**, et donc qui agit indépendamment. Un chat peut donc être nu sous l'effet d'un seul ou de deux gènes **hr** et **Pd** : pour éviter d'obtenir des phénotypes basés sur des génotypes peu prédictibles, les croisements de Sphinx et de Peterbald (ces derniers étant encore appelés Sphinx du Don) ne sont pas autorisés en championnat. Des modificateurs (ou des allèles différents sur le même locus) donnent des chats qui ne sont pas nus mais qui ont des poils relativement clairsemés, rigides et bouclés (« *brush coat* »).

## **Génétique de l'ossature et de la forme des oreilles : polydactylie, manx, fold, curl, bobtail, munchkin.**

Certaines caractéristiques somatiques liées à la structure osseuse ou aux cartilages sont sous contrôle de plusieurs gènes mendéliens principaux. Ces gènes peuvent potentiellement être dangereux, car ils peuvent causer des anomalies ou des déviations par rapport à la normale dans des domaines importants pour la survie. Nous allons ici restreindre notre attention sur six d'entre eux, tous dominants. Le lecteur a vraisemblablement assimilé la transmission des caractères basés sur des gènes dominants, nous allons donc nous dispenser d'écrire

explicitement les tables dans cette section.

Le premier gène que nous allons étudier est le gène de polydactylie, noté **P**, qui produit un nombre de doigts plus important que la normale, donc plus de 5 doigts aux pattes avant et/ou plus de 4 doigts aux pattes arrière. L'allèle récessif **p** correspond au bon nombre de doigts. Il existe aussi des chats qui ont moins de doigts que la normale. Ce n'est pas clair si ce phénomène résulte de l'action d'un gène principal, et si ce gène hypothétique serait sur le même locus que le gène de polydactylie. Nous l'ignorerons donc pour l'instant. Les chats polydactyles ou les chats avec un nombre anormal de doigts ne sont acceptés en championnat que dans quelques races. Ils sont acceptés dans la classe de chats de maison, car ces derniers ayant très peu de consanguinité, il n'y a pas de fixation génétique du caractère. De toutes façons, ils doivent être stérilisés avant l'âge adulte pour concourir.

Nous allons ensuite étudier le gène Manx **M**, qui produit des chats sans queue ; son allèle récessif **m** donne une queue normale. Malheureusement, ce gène n'est pas seulement dangereux potentiellement : il est dangereux tout court, car il peut causer des anomalies sévères au niveau des os de la hanche et une faiblesse des os des pattes arrière. Il est la plupart du temps léthal à l'état homozygote. Les chatons Manx homozygotes meurent souvent avant la naissance (quelquefois de manière si précoce qu'il y a résorption du fœtus). Tous les chats Manx (ainsi que les Cymric, leur version aux poils longs) sont hétérozygotes **Mm**. Pour éviter d'avoir des morts prénatales fréquentes et dangereuses, le croisement entre deux chats Manx est fortement déconseillé. Les programmes d'élevage sont basés sur des croisements entre races avec des chats de type proche du Manx mais à la queue normale, tels que les British Shorthair ou les American Shorthair, ou même encore mieux les chats nés de lignées de Manx mais qui ont une queue, donc qui sont homozygotes **mm**). Le gène **M** agit à des degrés divers : il y a des Manx qui n'ont pas de queue du tout, d'autres dont la queue est réduite à un moignon voire même un peu plus longue. Toute queue visible extérieurement est pénalisée en championnat TICA.

Un autre gène agissant sur la forme de la queue (mais sans avoir d'effets dangereux) est le gène Bobtail, pour exemple celui qui produit la queue en pompon des Bobtail Japonais (récessif). Dans certaines associations, la queue recourbée causée par le gène Bobtail est également acceptée dans d'autres races (par exemple, l'American Bobtail en TICA, mais dans cette race il s'agit d'un gène différent: dominant). Il s'agit de gènes qui ne sont vraisemblablement pas des allèles du gène Manx (donc ils sont à un locus différent). Le fait que les deux gènes du Japonais Bobtail et du Manx ne soient pas sur le même locus serait facilement démontrable en croisant des Japanese Bobtail avec des Manx, mais – comme on peut facilement le comprendre – les éleveurs ne sont pas très intéressés à faire ce genre de croisements. Le gène Bobtail n'a pas de symbole officiel. Nous le noterons ici **jb**. Plusieurs variations de ce gène existent dans diverses autres races de chats de type Bobtail, pour exemple Pixiebob et Kurilean Bobtail : probablement dans quelques races (notamment, American Bobtail et Kurilean Bobtail) les différences soient dues principalement à un groupe de polygènes.

Nous allons maintenant considérer deux gènes qui modifient le cartilage des oreilles. Il s'agit du gène Fold **Fd** et du gène Curl **Ac**. Les allèles récessifs **fd** et **ac** produisent des oreilles normales. L'allèle **Fd** fait plier les oreilles vers l'avant, comme une casquette, pour les ramener près du crâne. Il s'agit là de la caractéristique distinctive des Scottish Fold. L'allèle **Ac** courbe les oreilles vers l'arrière, et c'est le signe déterminant des races American Curl (poil court ou poil long). Le gène Fold est particulièrement dangereux parce qu'il cause également des déformations du crâne (les deux moitiés peuvent être disjointes), et des problèmes osseux dans

les hanches, les pattes arrière et la queue (les vertèbres peuvent s'épaissir et se souder, empêchant par leur rigidité le chat de marcher normalement, voire causer la mort par dégénérescence osseuse). Sous sa forme homozygote, le gène est la plupart du temps létal et les chatons meurent avant la naissance. Pour éviter ce risque, les Scottish Fold ne sont pas croisés entre eux : on les marie habituellement avec des British Shorthair ou des American Shorthair, ou bien de préférence avec des *Scottish Fold straight*, c'est-à-dire des chats issus de lignées de Scottish Fold (donc bien dans le type désiré) mais avec des oreilles droites (donc homozygotes **fd fd**). Par contre, le gène de l'American Curl ne semble présenter aucun effet dangereux.

Les gènes Fold et Curl sont situés sur des loci différentes, et interagissent en tant que gènes indépendants. Le lecteur désireux de s'entraîner peut éditer la table de croisement entre un Scottish Fold et un American Curl poil court, dans les deux cas où ce dernier est homozygote **Ac Ac** ou hétérozygote **Ac ac**. Bien sûr, le Scottish Fold sera hétérozygote **Fd fd** (la version homozygote **Fd Fd** étant létale !). Dans le premier cas, les génotypes des deux parents sont **fd fd Ac Ac** pour l'American Curl et **Fd fd ac ac** pour le Scottish Fold. Dans le second cas, ils seront respectivement **fd fd Ac ac** et **Fd fd ac ac**. Nous ne donnerons que le résultat du second croisement (le plus compliqué). On voit immédiatement que 25% des chatons auront des oreilles normales, 25% des oreilles pliées vers l'avant (Fold), 25% des oreilles recourbées vers l'arrière (Curl) et le quart restant entre ces deux extrêmes. Il est difficile d'imaginer quelle est l'apparence des phénotypes intermédiaires entre Fold et Curl...et finalement heureusement que nous n'avons pas d'évidence expérimentale, car ce type de croisement n'est pas de ceux qui attirent les éleveurs (sauf peut-être quelqu'un friand d'anomalies génétiques). L'exercice d'adaptation de ces résultats au cas d'un American Curl homozygote est laissé au lecteur.

Pour finir, le gène Munchkin (ou devrait-on dire Dachshund ?) est un gène dominant qui a été identifié récemment, et fixé. La race Munchkin n'est pas acceptée en championnat à la TICA, mais on peut rencontrer des Munchkin dans les expositions en tant que nouvelle race, et un nombre croissant d'éleveurs affiliés à la TICA en élève. L'origine du nom vient de la nouvelle *The Wonderful Wizard of Oz*, où il désigne une sorte de nains. Le phénotype du Munchkin a des points communs avec celui de la race canine Dachshund. Le gène produit des pattes très courtes, donnant un chat avec le corps très bas sur ses pattes, et une démarche un peu serpentante. Il ne s'agit pas de nanisme, seules les pattes sont raccourcies : la taille du corps est normale. Il est indubitable que le gène Munchkin change considérablement la structure osseuse, mais les éleveurs de Munchkin semblent avoir rassemblé assez de données pour inférer le fait que le gène n'est pas dangereux, c'est-à-dire qu'il ne provoque pas de déformations osseuses dangereuses pour la santé ou de limitations de mouvement importantes (par exemple, les Munchkin sont capables de sauter sans problème). Il faudra encore attendre pour avoir de véritables preuves concluantes, mais dans une certaine mesure, le fait que pour certains la race Munchkin paraisse inacceptable peut s'expliquer par leur apparence bizarre. Les mêmes réticences ont dû exister chez les Dachshund au début. Le gène Munchkin n'a pas encore de symbole officiel.

Nous allons compléter cette section en observant qu'une caractéristique somatique liée à l'ossature, et probablement due à un gène principal, est assez courante chez les chats de race : le nœud à la queue. Il s'agit d'une forme anormale d'ossification de la queue. Il se produit lorsque deux vertèbres caudales consécutives s'assemblent en formant un angle. Il s'agit là d'un critère de disqualification chez toutes les races, mais qui est toléré chez les chats de maison pour les mêmes raisons que celles expliquées plus haut au sujet de la polydactylie.

## Calculer le résultat des croisements sans se servir des tables.

Jusqu'à présent, nous avons analysé les résultats d'un croisement entre des génotypes plus ou moins complexes en utilisant des tables contenant une case pour chaque combinaison possible des gènes impliqués. Cette méthode est lente et fastidieuse : nous avons souvent besoin d'obtenir rapidement les résultats sans écrire.

Le résultat est trivial lorsque les génotypes sont simples et n'impliquent qu'un ou deux gènes. Par exemple, rappelons-nous ce qui se passe lorsqu'on croise un chat noir porteur de chocolat à un chat chocolat homozygote (comme d'habitude, les gamètes homozygotes ne sont représentés qu'une fois dans la table, pas deux).

	<i>B</i>	<i>b</i>
<i>b</i>	<b>Bb</b>	<b>bb</b>

Moitié des chatons seront noir porteurs de chocolat, et l'autre moitié seront homozygotes chocolat.

Augmentons maintenant la complexité, pas à pas : introduisons tout d'abord un deuxième gène et considérons le croisement d'un chat noir porteur de chocolat et de dilution maltaise, **Bb Dd**, avec un chat chocolat homozygote porteur de dilution maltaise, **bb Dd**. Pour calculer le résultat, nous devons utiliser la table suivante :

	<i>BD</i>	<i>Bd</i>	<i>bD</i>	<i>bd</i>
<i>bD</i>	<b>BbDD</b>	<b>BbDd</b>	<b>bbDD</b>	<b>bbDd</b>
<i>bd</i>	<b>BbDd</b>	<b>Bbdd</b>	<b>bbDd</b>	<b>bbdd</b>

Statistiquement, sur 8 chatons, l'un est noir porteur de chocolat, deux sont noirs porteurs de chocolat et de dilution, un est bleu porteur de chocolat (certains disent aussi porteurs de lilas !), un est chocolat, deux sont chocolat porteurs de dilution, et un est lilas homozygote. Il y a une symétrie intrinsèque dans ces résultats, qui reflète en fait la symétrie entre les moitiés gauche et droite de la table. On en déduit qu'on peut en fait scinder la table complète 2 x 4 en deux sous-tables séparées, que voici :

	<i>B</i>	<i>b</i>
<i>b</i>	<b>Bb</b>	<b>bb</b>

	<i>D</i>	<i>d</i>
<i>D</i>	<b>DD</b>	<b>Dd</b>
<i>d</i>	<b>Dd</b>	<b>dd</b>

La table complète peut être reconstituée à partir de ces deux sous-tables en « multipliant » chaque case d'une des tables partielles par toutes les cases de l'autre table, une opération que les mathématiciens connaissent bien et appellent produit de tenseurs.

Les tables partielles montrent que :

- la probabilité qu'un chaton soit hétérozygote noir-chocolat, ou homozygote chocolat, est

la même, 50% ;

- la probabilité qu'un chaton soit non dilué et non porteur de dilution (homozygote pour la pleine couleur) est de 25%, qu'il soit de couleur pleine mais porteur de dilution, 50%, et qu'il soit dilué (homozygote pour la dilution maltaise), 25%.

En combinant ces données (donc en multipliant les probabilités correspondantes), on obtient la statistique complète de probabilités : les génotypes **BbDD**, **bbDD**, **Bbdd**, **bbdd** ont chacun une probabilité de 12.5% et les génotypes **BbDd** et **bbDd** ont chacun une probabilité de 25%. Exactement ce que nous obtenions en regardant la table complète !

Regardons maintenant les résultats du croisement entre un chat noir porteur de chocolat et de dilution maltaise **BbDdo** avec une chatte chocolat tortie porteuse de dilution **bbDdOo**. Par rapport à l'exemple précédent, il nous suffit d'ajouter une petite table additionnelle pour la transmission du gène orange :

	<i>o</i>	-
<i>O</i>	O <i>o</i>	O -
<i>o</i>	O <i>o</i>	<i>o</i> -

Nous voyons ainsi immédiatement qu'un quart des génotypes sont ceux obtenus dans l'exemple précédent et qu'un autre quart est obtenu en remplaçant le noir par du roux (ou du bleu par du crème). L'autre moitié (parmi les chatons femelles uniquement) est calculée en remplaçant ces couleurs par les couleurs tortie correspondantes. En développant, cela donne :

- mâles : couleurs eumélaniques solides (noir, chocolat, bleu et lilas) **BbDDo**, **bbDDo**, **Bbddo**, **bbddo** avec probabilité 3,125% chacune, et **BbDdo**, **bbDdo** avec probabilité 6,25% chacune ; couleurs phæomélaniques solides (roux et crème) **BbDDO**, **bbDDO**, **BbddO**, **bbddO** avec probabilité 3,125% chacune, et **BbDdO**, **bbDdO** avec probabilité 6,25% chacune ;
- femelles : couleurs tortie **BbDDOo**, **bbDDOo**, **BbddOo**, **bbddOo** avec probabilité 6,25% chacune, et **BbDdOo**, **bbDdOo** avec probabilité 12.5% chacune.

Ajoutons encore d'autres gènes. Prenons un mâle black *silver tabby* porteur de chocolat et de dilution, dont le génotype est **Aa Tt<sup>b</sup> Bb o Dd Ii Sv Sv** (pour simplifier, nous utiliserons ici le modèle à deux gènes présenté dans le chapitre des silver, pour éviter les calculs impliquant des polygènes tels que les modificateurs large bande). Croisons ce mâle avec une femelle chocolat tortie *smoke* porteuse de dilution, **aa t<sup>b</sup>t<sup>b</sup> bb Oo Dd Ii Sv sv**. Remarquons que, mis à part pour la dilution, cet exercice est quasiment le même que celui que nous avons traité à la fin de la section sur le silver. Pour arriver rapidement au résultat, on écrit rapidement quatre tables : agouti, patron tabby, gène effaceur **I** et gène silver **Sv**.

	<i>A</i>	<i>a</i>
<i>a</i>	A <i>a</i>	a <i>a</i>



	<i>T</i>	<i>t<sup>b</sup></i>
<i>t<sup>b</sup></i>	<i>Tt<sup>b</sup></i>	<i>t<sup>b</sup>t<sup>b</sup></i>

	<i>I</i>	<i>i</i>
<i>I</i>	<i>II</i>	<i>Ii</i>
<i>i</i>	<i>Ii</i>	<i>ii</i>

	<i>Sv</i>
<i>Sv</i>	<i>Sv Sv</i>
<i>sv</i>	<i>Sv sv</i>

Pas à pas, on peut retrouver la probabilité de chaque génotype résultant de ce croisement en multipliant les probabilités de ces petites tables pour chaque facteur individuellement. Par exemple, en multipliant par  $\frac{1}{4}$  si nous recherchons les chatons dilués issus de deux parents non dilués, ou les chatons non agouti issus de deux parents agoutis, mais en multipliant par  $\frac{1}{2}$  si nous recherchons les chatons colourpoint issus d'un parent solide porteur de colourpoint et d'un parent colourpoint.

Cela demande beaucoup moins de temps et cause moins de frustration que d'avoir à écrire la table complète ! De plus, souvent, on va rechercher les génotypes possibles sans avoir besoin des probabilités correspondantes, et alors cette méthode sera très rapide et fiable.

**Exercice.** *Un chat black smoke à poils longs est croisé avec un chat bleu tabby point à poils courts. Deux de leurs chatons sont silver tabby à poils courts. On recroise ces chatons entre eux. Quelle est la probabilité qu'un chaton issu de ce croisement soit bleu point à poils longs (non silver et non agouti) ?*

*(Indice : nous recherchons des chatons récessifs pour plusieurs gènes. Quels gènes ? Remarquons que les chatons de parents hétérozygotes ont une probabilité  $\frac{1}{4}$  d'être homozygotes pour un gène récessif donné, la probabilité résultante doit donc être une puissance de  $\frac{1}{4}$ ).*

**Solution.** Les deux parents sont porteurs des gènes récessifs non agouti, non silver, dilution maltaise, colourpoint et poils longs. Parmi leurs chatons, nous recherchons ceux qui sont homozygotes pour tous ces gènes récessifs (bleu point à poils longs, non agouti et non silver). A chacun de ces cinq loci la probabilité d'obtenir un chaton homozygote récessif est  $\frac{1}{4}$ . La probabilité totale résultante est donc de  $\frac{1}{4} \times \frac{1}{4} \times \frac{1}{4} \times \frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = (\frac{1}{4})^5 = 1/1024$ . Un seul chaton sur 1024 en moyenne sera de la couleur désirée...

Voici les cinq carrés de Punnet (tables de combinaison) pour chacun des loci considérés :

	<b>A</b>	<b>a</b>
<b>A</b>	<b>AA</b>	<b>Aa</b>
<b>a</b>	<b>Aa</b>	<b>aa</b>

	<b>C</b>	<b>cs</b>
<b>C</b>	<b>CC</b>	<b>Ccs</b>
<b>cs</b>	<b>Ccs</b>	<b>cscs</b>

	<b>D</b>	<b>d</b>
<b>D</b>	<b>DD</b>	<b>Dd</b>
<b>d</b>	<b>Dd</b>	<b>dd</b>

	<b>L</b>	<b>l</b>
<b>L</b>	<b>LL</b>	<b>Ll</b>
<b>l</b>	<b>Ll</b>	<b>ll</b>

	<b>I</b>	<b>i</b>
<b>I</b>	<b>II</b>	<b>Ii</b>
<b>i</b>	<b>Ii</b>	<b>ii</b>

On observe que chaque locus restreint la probabilité totale d'un facteur  $\frac{1}{4} = 25\%$ . Le locus contrôlant le patron tabby ne restreint rien, dans la mesure où nous n'avons pas recherché un patron particulier, mais acceptons tous les patrons chez ces chatons (ce qui est en général le cas avec des chatons colourpoint : dans la plupart des races, le patron n'est pas distinguable car non visible sur le corps). Si nous voulions un patron spécifique chez le chaton, nous aurions dû préciser quel était le patron des parents. Par exemple, prenons deux parents mackerel sous forme hétérozygote et porteurs de l'allèle pour le patron classique (bien sûr, il est difficile de déterminer de quel patron récessif ils sont porteurs, puisque leur parent black smoke n'est pas agouti et donc on ne voit pas le patron dont il est porteur, sauf peut-être à la naissance : cette information pourra cependant peut-être être déterminée par le pedigree). Alors, si nous nous demandons quelle est la probabilité d'obtenir un chaton au patron classique, nous sommes encore en train de sélectionner l'allèle récessif sous forme homozygote, et la probabilité sera réduite d'un quart à nouveau, la réponse globale devenant une probabilité de un chaton sur 4096. Par contre, si nous nous demandons quelle est la probabilité d'obtenir un chaton mackerel, alors nous nous intéressons aux combinaisons homozygote d'un gène dominant ou hétérozygote, et la probabilité n'est affectée que d'un facteur  $\frac{3}{4}$  : dans ce cas la réponse finale est d'un chaton sur  $4096 - 1024 = 3072$ .

**Exercice.** Résoudre la variante du problème précédent dans le cas où les deux chats de départ sont particolores. Plus précisément, on supposera que :

- le male est black smoke et blanc à poils longs
  - la femelle est bleu tabby point et blanc à poils courts
- et leurs chatons sont :
- A: silver tabby et blanc à poils courts
  - B: silver tabby à poils courts

Ces deux chatons A et B sont croisés ensemble. Quelle est la probabilité que leur descendance soit bleu point à poils longs, non silver, non agouti et non particolore ?

**Solution:** en fait, nous n'avons à introduire qu'un locus additionnel, le locus du gène pie. Clairement, les parents sont hétérozygotes pour ce locus, puisqu'un de leurs chatons n'est pas particolore. Donc, le chaton B est homozygote pour l'absence de taches blanches, mais le chaton A peut être soit homozygote pour les taches blanches, soit hétérozygote. Nous devons considérer les deux cas séparément et combiner les résultats. La table suivante nous donne la probabilité que A soit hétérozygote **Ss** ou homozygote **SS**. La table contient 4 cases, mais nous savons que l'une d'elles ne s'applique pas au cas proposé puisque A, étant particolore, ne peut

pas avoir le génotype **ss**. Donc, dans la table, seules trois cases sont à considérer, chacune ayant la même probabilité que les autres. Dans deux cas sur trois, A est hétérozygote **Ss** (donc avec une probabilité  $2/3$ , ou 66.66...%), et dans l'autre cas il est homozygote **SS** (probabilité  $1/3$ , donc 33.33...%). Nous devons donc résoudre le cas où A est hétérozygote, multiplier le résultat par  $2/3$ , puis résoudre le cas où A est homozygote, multiplier le résultat par  $1/3$ , et pour finir additionner les deux résultats.

	<b>S</b>	<b>s</b>
<b>S</b>	<b>SS</b>	<b>Ss</b>
<b>s</b>	<b>Ss</b>	<b>ss</b>

Regardons le cas homozygote tout d'abord. Donc A est de génotype **SS** sur le gène pie et B est **ss** sur ce même locus. La table suivante montre que tous les chatons A et B sont hétérozygotes **Ss**, donc sont particolores. Dans ce cas, la probabilité d'obtenir un chaton non particolore est nulle.

	<b>S</b>	<b>S</b>
<b>s</b>	<b>Ss</b>	<b>Ss</b>
<b>s</b>	<b>Ss</b>	<b>Ss</b>

Considérons maintenant le cas où A est hétérozygote **Ss**. Alors, la probabilité que les chatons de A et B soient particolores (hétérozygotes **Ss**) est  $1/2$ , et la probabilité qu'ils n'aient pas de blanc est aussi de  $1/2$ , comme on peut le voir sur la table suivante :

	<b>S</b>	<b>s</b>
<b>s</b>	<b>Ss</b>	<b>ss</b>
<b>s</b>	<b>Ss</b>	<b>ss</b>

Ajoutons maintenant les contributions des deux cas. Si A est homozygote **SS**, la probabilité d'obtenir les chatons désirés est de 0 : cette probabilité doit être multipliée par  $1/3$ , ce qui bien sûr donne toujours 0. Par contre, si A est hétérozygote **Ss**, la probabilité qu'un chaton n'aie pas de blanc est  $1/2$ , et l'événement "A est hétérozygote **Ss**" a une probabilité de  $2/3$ . La probabilité résultante que A soit hétérozygote et que les chatons soient sans blanc est  $1/2$  multiplié par  $2/3$ , c'est-à-dire  $1/6$ .

Utilisons une dernière fois notre principe multiplicatif. Le résultat de l'exercice en prenant en compte tous les loci concernés sauf le locus du gène pie est qu'un chaton bleu point à poils longs, non agouti et non silver, a une chance sur 4096 d'être produit. En incluant le locus du gène pie, ce résultat doit subir une multiplication supplémentaire par le facteur  $1/6$ , qui fait qu'un chaton bleu point à poils longs, non agouti, non silver et sans taches blanches n'a qu'une chance sur  $4096 \times 6 = 24576$  d'arriver ! Peu probable en effet, 24576 étant beaucoup plus que le nombre de chatons qu'A et B pourraient produire pendant leur vie entière...

**Exercice.** Résoudre la variante du problème précédent dans le cas où A et B sont tous deux particolores. Attention, le raisonnement est similaire mais cette fois nous ne pouvons pas savoir si les parents sont homozygotes **SS** ou hétérozygotes **Ss**. Si A ou B est homozygote **SS**, alors la probabilité qu'ils aient des chatons non particolores est nulle. Faire le calcul dans l'autre cas.