

# Génétique de la coloration de la robe chez le Porc

C. LEGAULT (1), P. CHARDON (2)

*Institut National de la Recherche Agronomique  
78352 Jouy-en-Josas Cedex*

*(1) Station de Génétique Quantitative et Appliquée*

*(2) Laboratoire associé INRA-CEA de Radiobiologie et Étude du Génome*

## **Génétique de la coloration de la robe chez le Porc**

La présente synthèse se propose d'actualiser celle de OLLIVIER et SELLIER (1982) en élargissant le champ d'observation à de nouvelles races locales européennes et chinoises tout en ouvrant la voie aux avancées récentes de la génétique moléculaire. Si l'état de nos connaissances a bien progressé sur les mécanismes régissant quelques grands systèmes comme le blanc dominant (locus I), l'extension de la pigmentation (locus E), la robe sauvage (locus Agouti), brune (locus B) ou albinos (locus C), le déterminisme de l'apparition des taches, de la ceinture blanche (locus Be), de la tête blanche (locus He) reste à expliquer au niveau moléculaire. De même, le gène de dilution (locus D) n'a pas été encore clairement décrit chez le porc. D'une manière générale, le nombre précis et la fonction spécifique des allèles intervenant à chacun de ces locus sont loin d'être définitivement déterminés.

## **Genetics of coat colour in Pigs**

This review updates the previous survey on genetics of pig coloration (OLLIVIER and SELLIER, 1982) and includes some unpublished material in this area which deals with a larger number of European native breeds as well as three Chinese breeds. This will include account some of the recent advances in molecular genetics and mapping.

The present review supports the findings of earlier geneticists with respect to the dominant white (I Locus) and the extension of coloration (B locus), However, the number of alleles segregating at each of these loci as well as their specific properties are not clearly established. Information concerning other loci such as the wild-Agouti (A locus), the Brown (B locus), the Dilution (D locus), the White belt (Be locus), the white head (He locus) and possibly the Albino (C locus), remains quite confused.

Currently, development in this area is essentially characterized by the progress in molecular genetics which led to the mapping of 5 loci, including the Agouti (A locus), Brown (B locus), Albino (C locus), Extension (E locus) and Dominant White (I locus).

## INTRODUCTION

Comme l'ont souligné OLLIVIER et SELLIER (1982) dans une précédente mise au point, la plupart des études du déterminisme génétique de la coloration de la robe dans l'espèce porcine ont été réalisées au cours de la première moitié de ce siècle. Parmi les plus importantes revues de la littérature sur ce sujet, nous citerons en effet celles de WRIGHT (1918), WENTWORTH et LUSH (1923), SMITH et al. (1938). Cependant, la plus importante expérimentation consacrée à l'analyse génétique des mécanismes de la coloration de la robe du porc a été conduite par HETZER et s'est concrétisée par une série de 8 publications parues de 1945 à 1954. Depuis cette période, on peut encore citer la revue de SEARLE (1968) surtout orientée vers la recherche d'homologies entre différentes espèces de mammifères, celle de OLLIVIER et SELLIER (1982) étendues à la génétique biochimique et aux anomalies et celles de REMPEL et MARSHALL (1990) et de LEGAULT (1998).

Les conclusions de ces dernières études s'accordent pour reconnaître l'existence bien établie de quelques grands systèmes régissant la coloration des poils chez le porc comme le locus d'extension de la coloration (E), le locus d'inhibition de la coloration ou " blanc dominant " (I) et le locus déterminant la ceinture blanche (Be). En revanche, le nombre et la fonction précise des allèles situés à ces locus, leurs interactions sont loin d'être clairement définis ; la situation est encore plus confuse ou exige un complément d'expérimentation pour d'autres systèmes comme le locus sauvage ou Agouti (A), le locus " tête blanche " ou Hereford (He), le (ou les) gènes(s) de dilution, etc... Rappelons en effet qu'à l'exception des travaux de HETZER, les observations de base de la plupart des études citées étaient le sous produit d'expériences de croisements orientés en priorité vers l'analyse approfondie des grands caractères d'intérêt économique (reproduction, production, ...). En outre, la taille et l'équilibre des échantillons ainsi que le nombre de générations de croisement observées n'étaient généralement pas suffisants pour conduire vers des conclusions définitives. Rappelons enfin que jusqu'à une période toute récente, ces études concernaient un nombre limité de races européennes et nord-américaines, ignorant ainsi bon nombre de races locales d'Europe et l'ensemble des races d'Extrême-Orient. Cependant, une longue pratique des " standards de race " a eu pour avantage de stabiliser les races en les rendant homozygotes pour les patrons de coloration les plus courants.

On assiste actuellement à un regain d'intérêt pour les variations de la coloration de la robe, ces dernières pouvant être considérées comme identificateurs au même titre que les marqueurs sanguins, biochimiques ou moléculaires ; en permettant le repérage de certaines races ou de certains croisements spécifiques, les variantes de la coloration sont ainsi en mesure de conforter l'image et la typicité de certains produits régionaux tout en fournissant des éléments de traçabilité.

Cette mise au point se propose d'une part d'actualiser celle de OLLIVIER et SELLIER (1982) en incluant les informations nouvelles fournies par les croisements avec les races

chinoises et les races locales françaises ; cependant, l'originalité de cette revue sera surtout d'ouvrir la voie de la génétique moléculaire qui s'est considérablement développée chez le porc dans les années 1990 et permis de localiser sur la carte chromosomique du porc plusieurs locus de coloration, dont le locus C qui correspond au gène de la tyrosinase (FRONICKE et al., 1996), le locus B de la protéine 2 apparentée à la tyrosinase (CHOWDHARY et al., 1997), A du gène Agouti (KIJAS et al., 1998a), E du gène extension (MARIANI et al., 1996) et I du gène Inhibition (JOHANSSON et al. 1992). L'identification de la séquence des gènes et la recherche d'allèles a montré pour plusieurs locus (A, E, I) des sites importants des molécules en relation avec les patrons de coloration (WANG et al., 1998, KIJAS et al., 1998b, MARKLUND et al., 1998).

## 1. INVENTAIRE DES PATRONS DE COLORATION COURANTS CHEZ LE PORC

Il est précisé que dans ce bref inventaire, nous nous intéressons essentiellement à la couleur du poil, celle de la peau, d'un déterminisme mal connu étant simplement évoquée.

### 1.1. Type sauvage ou agouti

Il s'agit de la robe bien connue du sanglier appelée agouti par analogie au rongeur du même nom ; ce type de coloration se caractérise à la fois par une zonation de la pigmentation des poils (bandes claires et pigmentées) et par la zonation de la pigmentation selon la partie du corps (épine dorsale très foncée et partie ventrale claire). Une autre particularité de la robe sauvage est la présence chez le marccassin de rayures longitudinales qui s'estompent rapidement avec l'âge. Ces rayures s'observent en ségrégation dans certaines races comme le Mangalitza, dans des populations primaires (porc Corse et Créole) ou dans des lignées composites comprenant des races colorées ; on peut également les observer avec une moindre intensité dans certaines races colorées comme le Duroc.

### 1.2. Le noir uniforme

Le noir uniforme se rencontre dans de nombreuses races européennes comme le Cornwall en Allemagne, l'Ibérique noir en Espagne, le Large black en Angleterre et le Gascon en France ; on le rencontre également dans la majorité des races locales chinoises (ZHENG, 1984 ; ZHANG, 1986) ; on l'observe également en ségrégation à une fréquence élevée dans de nombreuses populations d'origine ibérique (Corse, Créole, porcs africains).

### 1.3. Le rouge uniforme

Cette robe répond au standard de la race Duroc, de l'Ibérique rouge et de races moins connues comme le Tamworth et le Minnesota n°1. Cette robe n'est pas signalée parmi les nombreuses races locales d'Extrême-Orient à l'exception d'une race locale de Taiwan (YAMANE et CHEN, 1963). Comme le noir uniforme, le rouge uniforme est fréquent au sein des populations primaires d'origine ibérique.

#### 1.4. Les porcs à taches noires

On peut distinguer 3 modes de répartition des taches :

- *Le type " domino " :* selon une dénomination proposée par LAUVERGNE et CANOPE (1979), il désigne les robes présentant un grand nombre de taches noires irrégulières mais de taille moyenne réparties sur tout le corps à l'exception du chanfrein, des membres et de la queue. Le fond de la robe est blanc ou rouge plus ou moins clair. Les races Piétrain, Spotted Poland China, Slotizka (race polonaise), de nombreuses races locales d'Europe Centrale et de Russie ainsi que des variants des populations d'origine ibérique appartiennent à cette catégorie.
- *Le type " patch " :* correspond à un petit nombre de taches noires sur fond blanc, certaines de ces taches pouvant avoir une taille importante. A ce type, on peut rattacher les races Bayeux et Gloucester.
- *Le type " dalmatien " :* correspond à un très grand nombre de petites taches noires sur fond rouge plus ou moins clair que l'on rencontre chez les produits du croisement entre le Piétrain et des races rouges comme le Duroc ou le Minnesota (REMPEL et MARSHALL 1990 ; LEGAULT, 1998).

#### 1.5. Pie-noirs et pie-rouges

Le patron pie correspond à d'importantes taches noires ou rouges dont l'une est située sur le train avant (tête et épaules), l'autre sur la croupe avec des taches intermédiaires partant de l'épine dorsale. Au sein de ce type, on peut distinguer 2 sous-classes :

- *Les animaux pie sans marque blanche en tête* comme les races françaises Basque et Limousin et 13 races locales chinoises (dont le Meishan et le Jinhua) parmi celles décrites par ZHANG (1986).
- *Les animaux pie avec marque blanche en tête :* ce type correspond à 10 des races locales chinoises décrites par ZHANG (1986) incluant le Tahuabei (race de la rivière des perles) et la race Moncai (du Nord-vietnam). Lorsque le fond de la robe est rouge, on obtient la variété américaine dénommée Hereford.

#### 1.6. Ceinture blanche

Lorsque le fond de la robe est noir, ce patron correspond aux races Hampshire, Essex et Wessex alors que pour un fond de robe rouge, on obtient le Bavarian Landschevein. Comme cela sera discuté plus loin, la ceinture blanche peut se confondre avec le Pie dans les cas de forte extension du blanc.

#### 1.7. Porcs noirs à 4 ou 6 points blancs

Il s'agit de porcs de robe noir uniforme avec 4 balzanes (race Meishan) ou qui présentent en plus des 4 balzanes, le chanfrein et l'extrémité de la queue blancs (race Berkshire).

Nous verrons plus loin que ces 2 patrons de coloration correspondent à des génotypes différents.

#### 1.8. Robe blanche

Chez les porcs blancs, on désigne d'abord les races dont le standard de race prévoit une robe d'un blanc uniforme et brillant comme le Large White, le Landrace, le Porc Blanc de l'Ouest, le Welsh et des races américaines comme le Chester White et le Lacombe. Cependant on doit également signaler l'existence de porcs dont la robe est d'un " blanc sale " (ou blanc récessif) comme dans la race Mangalitza, ou en ségrégation dans les populations colorées d'origine ibérique.

La race Longshan est la seule race locale chinoise à robe blanche (ZHANG, 1986).

#### 1.9. Type de coloration plus rares

En dehors des grands types de coloration qui viennent d'être décrits, on peut rencontrer occasionnellement des phénotypes plus rares comme le gris (mélange de poils blancs et de poils noirs) qui pourrait être confondu avec le type " saphir " des américains, l'aubère (mélange de poils blancs et rouges), le sépia (gène de dilution sur fond noir), la " tête de blaireau " (badger face) décrit par LAUVERGNE et al. (1982) en Papouasie Nouvelle-Guinée. Une certaine confusion est entretenue dans la littérature anglo-saxonne autour du terme roan (roan) où ce terme s'applique à toutes les formes de mélanges de poil ; Rappelons enfin que le terme " bleu " désigne souvent les zones de peau colorée avec des poils blancs.

### 2. GÉNÉTIQUE DE LA COLORATION DE LA ROBE

L'ordre de présentation des locus impliqués dans la coloration du poil chez le Porc est celui qui a été suivi par BERGE (1961), SEARLE (1968) et par OLLIVIER et SELIER (1982).

#### 2.1. Le locus Agouti (A)

Dans leur mise au point de 1982, OLLIVIER et SELIER constatent que les résultats de ségrégation enregistrés lors des croisements entre le sanglier et des races domestiques noires ou rouges sont complexes et ouvrent la voie à plusieurs hypothèses explicatives pas encore vérifiées. Cela semble être la conséquence de relations épistatiques entre le locus Agouti (A) et les autres locus impliquées dans la coloration, en particulier Extension (E). Comme le suggèrent BERGE (1961), SEARLE (1968) ; LAUVERGNE et CANOPE (1979) on peut admettre raisonnablement que les races domestiques sont porteuses de l'allèle récessif non agouti (a) bien que l'allèle sauvage (A) est encore présent dans les races colorées, notamment chez les races rouges. Les avis des auteurs divergent cependant sur l'attribution des rayures juvéniles longitudinales à l'allèle A (KOSWIG et OSSENT, 1931) alors que d'autres auteurs dont HETZER (1945a) suggèrent que les rayures juvéniles sont déterminées par un autre locus. En s'appuyant sur l'observation de porcs de Papouasie, LAUVERGNE et al. (1982) suggèrent l'existence

d'un autre allèle au locus Agouti dénommé Ab (b comme badger face) responsable d'un ventre et d'un chanfrein foncés ou noirs (similitude avec le blaireau) alors qu'un autre allèle dénommé Aw (w comme White) déterminèrent le ventre clair.

La proportion relative dans le mélanocyte des deux pigments dérivés de la mélanine, l'eumélanine (couleur brun / noir) et la pheomélanine (rouge/ jaune), constitue la base de la coloration. Ce rapport est sous la dépendance de deux loci antagonistes A et E. Généralement, chez les mammifères, le type sauvage produit les deux types de pigments mais il existe de nombreux mutants à l'un ou l'autre des loci qui entraînent la production par le mélanocyte d'un seul type de pigment. Ainsi, l'allèle Agouti dominant A induit une pigmentation jaune alors que l'allèle récessif a, à l'état homozygote, est associé à une couleur noir uniforme. A l'inverse, les individus porteurs des allèles dominants au locus E sont noirs uniformes et les allèles récessifs tendent vers la production exclusive de pigment jaune/rouge (JACKSON, 1997). Les études de génétique moléculaire ont montré que, comme nous le verrons plus loin, le locus E correspond au récepteur 1 de l'hormone stimulant les mélanocytes (MC1R) (ROBBINS et al., 1993). La protéine agouti codée au locus A (chromosome 17q21) est un compétiteur des mélanocortines spécifiques du récepteur MC1R (LU et al., 1994).

## 2.2. Locus Brun (B), Albinos (C) et de Dilution (D)

LAUVERGNE et al. (1982) ont été jusqu'ici les seuls à suggérer l'existence d'un allèle du locus B (Brown) chez les porcs locaux de Papouasie – Nouvelle Guinée.

L'albinisme est inconnu chez le porc. Cependant, SEARLE (1968) émet l'hypothèse que le " blanc sale " du Mangalitzza pourraient être déterminé par un allèle du locus C (Albinisme) par homologie avec des cas d'extrême dilution attribués à l'allèle ce chez d'autres mammifères.

Le caractère Sépia (dilution du pigment noir) serait déterminé par un allèle du locus D selon SEARLE (1968), alors que selon BERGE (1961), il serait déterminé par un allèle récessif (as) au locus Agouti. L'analyse du croisement Piétrain x Minnesota n°1 a conduit REMPEL et MARSHALL (1990) à formuler l'hypothèse d'un gène de dilution du fond de la robe, fixé chez le Piétrain et récessif par rapport au rouge.

Au plan moléculaire, le locus C code pour une enzyme, la tyrosinase, qui intervient dans le métabolisme de synthèse des pigments en transformant l'acide aminé tyrosine en dopaquinone, précurseur commun des pigments rouges et noirs. Chez le porc, le gène de la tyrosinase a été localisé sur le chromosome 9p13 (FRONICKE et al., 1996). Le locus B code pour une enzyme qui intervient à un stade ultérieur de la synthèse des pigments noirs : le locus B est situé sur le chromosome 11q17 (CHOWDHARY et al., 1993). Le locus D code pour la myosine V, protéine active dans le trafic intracellulaire et la sécrétion des pigments. Il influence directement la densité de pigment dans le mélanocyte.

## 2.3. Locus d'extension de la coloration (E)

Au terme des travaux de HETZER on pourrait être tenté de considérer comme définitivement établies les mécanismes génétiques au locus d'extension de la coloration (E) ; en effet, selon la nomenclature proposée par cet auteur, les 3 allèles suivants interviennent par ordre de dominance :

- E responsable du noir uniforme
- EP responsable du patron " domino " (celui du Piétrain)
- e responsable du rouge uniforme (celui du Duroc).

L'allélisme E/e a été démontré par l'observation de différents croisements impliquant les races Hampshire, Cornwall, Bavaroise, Duroc et Minnesota n°1 (KRONACHER, 1924 ; BUSCHNELL, 1943 ; REMPEL et MARSHALL, 1990).

L'allélisme E/EP a été démontré à l'occasion de croisements impliquant notamment les races Large Black, Cornwall, Meishan, Berkshire, Poland China et Piétrain (KOSSWIG et OSSENT, 1931 ; HETZER, 1945b,c,d ; LEGAULT, 1998).

Dès 1946, HETZER proposait l'ordre de dominance E/EP/e. Or, des études récentes ont montré qu'il était préférable d'employer le terme de codominance et non pas de dominance pour qualifier la relations EP/e ; En effet, les produits F1 du croisement Piétrain  $\times$  Minnesota n°1 (REMPEL et MARSHALL, 1990) ou Piétrain  $\times$  Duroc (LEGAULT, 1998) ont un patron de robe du type dalmatien (très petits points noirs) et non pas Domino (taches noires moyennes et irrégulières).

Les génotypes suivants au locus E peuvent être néanmoins attribués : EE pour le Large Black, le Hampshire, le Cornwall et le Meishan (voir plus loin), EEP pour le Berkshire, le Poland China et le Piétrain, ee pour le Duroc et le Minnesota n°1. L'appartenance du Piétrain au génotype EEPa été établie par LAUVERGNE et OLLIVIER (1966), MILOJIC (1966), REMPEL et MARSHALL (1990) et LEGAULT (1998).

Comme cela a été suggéré par WRIGHT (1918) et confirmé par HETZER (1954), la robe du Berkshire (noir aux 6 points blancs) peut être obtenue par sélection en faveur de l'extension du noir au sein d'une population du type Domino, l'extension du noir (ou du blanc) étant selon cet auteur un caractère quantitatif très héritable (h<sup>2</sup> de l'ordre de 60%). Selon HANSET (1959), l'origine de la robe du Piétrain résulte de croisements entre le Landrace local et le Berkshire dont la robe originelle était du type Domino.

Les observations faites à l'occasion de deux expérimentations indépendantes visant l'estimation des paramètres génétiques du croisement Meishan x Large White (BIDANEL et al., 1989) et la cartographie génétique du porc (BIDANEL et al., 1996), impliquant les races Meishan (MS), Large White (LW) et Piétrain (PP) peuvent se résumer de la manière suivante (LEGAULT, 1998) :

- Les porcs F1 (MS x LW) ont comme prévu une robe blanche avec cependant des taches bleues (peau noire et poils blancs) généralement plus fréquents sur la croupe et les épaules.

- Les porcs F2 [LW.MS x LW.MS], sur 1982 observations, sont blancs, noirs (ou variations de noirs) ou domino dans les proportions respectives de 12/3/1.  
Le terme " variations de noirs " désigne des animaux dont la robe est noire mais pouvant présenter des marques blanches en tête ainsi que des balzanes.
- Les animaux issus du croisement en retour MS x (MS.LW), sur 902 observations, sont blancs ou noirs dans les mêmes proportions (1/1).

La seconde partie de la première expérience où tous les génotypes de truies étaient croisés à des verrats terminaux Piétrain (PP), on obtenait les résultats suivants :

- PP x LW : tous les animaux sont blancs.
- PP x MS : tous les animaux sont noirs (ou variations de noir).
- PP x (MS.LW) : on obtient des animaux blancs, noirs ou dominos dans les proportions 8/4/4, sur 647 observations.
- Les mêmes proportions sont observées lors du croisement PP x F2 ou (MS.LW x MS.LW), sur 772 observations.
- PP x (MS x MS.LW) : Les animaux sont blancs, noirs ou dominos dans les proportions de 4/9/3, sur 1269 observations.
- PP x (LW x MS.LW) : les animaux sont blancs, noirs ou dominos dans les proportions 12/1/3, sur 675 observations.

Ces résultats confirment l'épistasie de l'allèle I du locus Inhibition (blanc dominant qui sera discuté au paragraphe suivant) sur le locus E ainsi que l'allélisme dominant de E sur EP ; ils permettent également de proposer les génotypes respectifs à ces 2 locus : IIEPEP, iiEE et iiEPEP pour le Large White, le Meishan et le Piétrain.

Des résultats complémentaires illustrés par les figures 1 et 2 concernant différents croisements entre 3 races locales chinoises et des races occidentales colorées semblent indiquer que les races noir-uniformes comme le Gascon et le Jiaxing et des races pie-noires comme le Meishan, le Jinhua et le Limousin possèdent le même génotype iiEE. Des observations faites en Chine sur 2 races géographiquement voisines, la Meishan (noire avec 4 balzanes) et la Fenjing (noire uniforme) suggèrent qu'il est possible de passer de l'une à l'autre en sélectionnant pour ou contre la hauteur des balzanes. A l'inverse, une sélection forte en faveur de l'extension du blanc à partir d'une population de type Meishan permet d'obtenir d'abord des animaux pie-noirs (ceintures blanches ascendantes au passage des sangles et au-dessus du grasset) puis, en poursuivant la sélection, d'obtenir des animaux de plus en plus blancs et d'aboutir à des robes du type Jinhua (tête noire et croupe noire). Cette sélection est facilitée par la grande variabilité de l'extension du noir (figure 2, p. 390) et par l'héritabilité élevée de ce critère.

Le croisement entre la race Duroc et les races pie-noires donne des robes d'un noir uniforme sauf lorsque le caractère " ceinture blanche " (dont il sera question dans un prochain paragraphe) est présent en ségrégation ou masqué par la robe pie (cas du limousin). Ainsi, en dépit d'une large ceinture blanche apparente, celle-ci est absente génétiquement dans la race Jinhua. Notons également que la robe des produits du croisement entre les races pie-noires et le Duroc présente à la naissance des reflets roux ainsi que pour 25 % d'entre eux environ des traces de zébrures longitudinales, ces deux particularités s'estompant rapidement avec l'âge.

L'existence d'un 4ème allèle au locus (E) a été suggéré par KOSSWIG et OSSENT (1931) pour distinguer l'allèle E du Large Black et du Cornwall d'un hypothétique " Noir domi-

**Figure 1** - Patron de coloration dominant dans quelques races pures (diagonale) et leurs croisements

	Jiaxing Gascon	Meishan	JinHua	Limousin Basque	Hampshire	Piétrain	Duroc
Jiaxing Gascon							
Meishan							
JinHua							
Limousin Basque							
Hampshire							
Piétrain							
Duroc							

**Figure 2** - Variations de l'extension du noir dans quelques types génétiques

Type génétique				
<b>Races pures Limousine et Basque</b>				
<b>Croisement JinHua × Limousin</b>				
<b>Croisement Piétrain × Limousin</b>				
<b>Croisement Piétrain × Hampshire</b>				

nant " (Ed) porté par les races Hampshire et Hannover BS. Selon SEARLE (1968), la série de 4 allèles Ed/E/EP/e serait alors comparable à celle qui est observée chez le cobaye et le lapin. En allant plus loin sur la voie de l'homologie entre mammifères, et en rappelant que chez les bovins, le croisement entre des races pie-noires et les races rouge uniforme donne des robes noires uniformes, on peut faire l'hypothèse d'un gène responsable de la robe uniforme (noire ou rouge) ; ce gène qui pourrait être confondu avec l'allèle Ed proposé par KOSSWIG et OSSENT (1931) et serait en ségrégation à une haute fréquence dans la race Duroc sans qu'il soit possible à présent de confirmer son appartenance au locus E. Quant au porc Bavarois à demi coloré (postérieur rouge), dont le patron de robe est récessif par rapport à la robe uniforme (BERGE, 1961), il pourrait correspondre à une robe pie avec une large extension du blanc.

La compréhension des mécanismes moléculaires contrôlés par le locus E a fortement progressé ces deux dernières années. Comme nous l'avons déjà vu, le locus E code pour le récepteur à l'hormone de stimulation des mélanocytes appelé aussi récepteur de la mélanocortine MC1R. Le locus E est localisé sur le chromosome 6 du porc (MARIANI et al., 1996). L'analyse des séquences nucléotidiques de MC1R de plusieurs races porcines a montré qu'il existe au moins 4 variants alléliques qui peuvent être mis en relation avec des phénotypes différents (KIJAS et al, 1998). Les sangliers possèdent un allèle original marqueur du type sauvage E+/E+. Une mutation dans la séquence MC1R a été identifiée chez les Meishan, Large Black et Hampshire, présumés tous porteurs de l'allèle Ed. On peut signaler que le même point de mutation a été associé au phénotype noir dominant dans d'autres espèces de mammifère. Chez les rongeurs, l'analyse fonctionnelle indique que le récepteur MC1R muté doit pos-

séder une activité permanente. Une autre mutation retrouvée chez tous les animaux Duroc signe le phénotype rouge associé au génotype e/e. Cette mutation produit vraisemblablement un changement de structure du récepteur. Enfin, une dernière mutation dans la séquence MC1R du Large White et du Piétrain correspond au génotype Ep/Ep.

#### 2.4. Locus d'inhibition de la coloration (I)

Encore appelé " Blanc dominant ", le locus d'inhibition de la coloration (I) détermine la robe blanche des races modernes les plus répandues comme le Large White et le Landrace.

L'hypothèse d'un gène dominant unique I, expliquant la robe blanche des produits du croisement entre races blanches et races colorées a été proposée par WENTWORTH et LUSH (1923) et confirmée par la suite à de nombreuses reprises, notamment par HETZER (1945b,c,d). L'indépendance entre les locus I et E a été démontrée par HETZER (1946) et confirmée par LAUVERGNE et OLLIVIER (1966), REMPEL et MARSHALL (1990) et LEGAULT (1998). Les races blanches comme le Large White et le Landrace sont normalement homozygotes pour I, allèle qui inhibe l'expression des pigments noirs ou jaunes. A l'inverse, les races colorées noires, pie noires, tachetées ou rouges sont homozygotes pour l'allèle récessif i. Un 3<sup>ème</sup> allèle, I<sup>d</sup> a été proposé par HETZER (1948) pour expliquer l'apparition de robes grises (mélanger de poils blancs et noirs) dans des croisements impliquant le Landrace et le Hampshire. Récessif par rapport à I, l'allèle I<sup>d</sup> donnerait la couleur grise en présence de l'allèle E au locus E et, comme l'ont confirmé LAUVERGNE et CANOPE (1979) dans la population créole de Guadeloupe, donnerait le blanc dilué du Chabbin en présence de l'allèle E<sup>p</sup> au locus E. Selon BERGE (1961), un 4<sup>ème</sup> allèle, i<sup>m</sup> serait responsable

du blanc récessif du Mangalitzka hypothèse contestée par SEARLE (1968) pour qui le " blanc sale " du Magnalitzka, serait attribuable à un allèle du locus C (albinisme).

Les taches noires qui apparaissent occasionnellement chez les F1 issus d'un croisement entre races colorées (Berkshire, races blanches) notamment du type Landrace (Landraces scandinaves, porc Blanc de l'Ouest) a longtemps été attribué à une dominance incomplète de I sur E (ou pénétrance incomplète) comme le laissent présager l'absence de ces taches en race pure (LEGAULT, 1998). Selon JOHANSSON et al. (1992), MARKLUND et al., 1998) ces taches seraient attribuables à l'allèle IP (p comme patch) au locus I, en ségrégation à une très faible fréquence dans les races européennes de robe blanche. Des recherches en cours tentent de vérifier la présence éventuelle de cet allèle relativement rare dans certaines races locales d'Europe comme le Bayeux en France et le Gloucester Old Spot en Grande Bretagne.

Comme cela a été mentionné plus haut, les F1 résultant du croisement entre les races blanches Large White ou Landrace d'une part et des races colorées noires ou pie noires d'autre part (Gascon, Hampshire, races Chinoises) présentent ordinairement des taches bleues (peau colorée et poils blancs) alors qu'en croisement avec le Piétrain, les produits sont généralement parfaitement blancs. L'estimation systématique des taches bleues associées à l'allèle E (conformité au standard de race) favorise les animaux blancs EEP au locus E et expliquerait la quasi fixation de l'allèle EP chez les Large White et Landrace (LAUVERGNE et OLLIVIER, 1966 ; MILOJIC, 1966 ; LEGAULT, 1998).

L'ordre de dominance dans cette série allélique serait : I/Id/IP/i/im.

Le phénotype blanc dominant résulte de l'absence de mélanocyte dans la peau. Le gène responsable (chromosome 8p12 du porc) code pour la protéine KIT qui est le récepteur d'un facteur de croissance des cellules souches. Dans le phénotype sauvage le gène KIT est intact, le génotype i/i est retrouvé chez tous les animaux colorés testés : Sanglier, Meishan, Piétrain, Duroc et Hampshire. Le phénotype blanc dominant est associé à un double événement : une duplication du gène et une mutation dans une des copies dupliquées qui entraîne une inhibition de l'activité du récepteur (JOHANSSON MOLLER et al., 1996). Le génotype I/I ou I/i est retrouvé chez le Landrace Large White et Yorkshire. D'après les auteurs un troisième allèle, Ip, correspond à un phénotype partiellement dominant (MARKLUND et al, 1998). Le gène KIT est, dans ce cas, dupliqué mais non muté. Le déficit d'activité du récepteur KIT Ip par rapport à la forme sauvage i semble être la conséquence d'une mauvaise régulation de l'expression du gène. Comme cela a été dit plus haut, le phénotype ou I/Ip ou Ip / Ip existe à faible fréquence dans les races blanches, Ip /i étant associé à la présence de taches sur un fond blanc.

## 2.5. La ceinture blanche : locus Be

La ceinture blanche généralement centrée au passage des sangles peut s'imprimer sur un fond noir, rouge ou tacheté ;

dès 1921, DURNAM (cité par SMITH et al, 1938) attribuait cette particularité à un gène dominant ayant un effet épistatique sur les allèles du locus E, hypothèse qui devait être confirmée par OLBRYCHT (1944) et DONALD (1951). Cependant, ces deux derniers auteurs divergeaient sur l'interprétation de la grande variabilité de la largeur de cette ceinture dans les races Essex et Wessex Saddle Back ; le premier considérait la largeur comme un caractère polygénique héritable alors que le second estimait que les animaux hétérozygotes portaient une ceinture plus étroite, particularité appréciée par le standard de la race. BERGE (1961) qui étudia la race Hannover BS donna raison à OLBRYCHT (1944), les animaux porteurs de la ceinture portaient l'allèle dominant Bew alors que les robes noires observées par DONALD (1951) étaient homozygotes pour l'allèle récessif Beb. BERGE (1961) attribue l'extension vers l'avant de la ceinture dans la race bavaroise " Cul rouge " (aujourd'hui disparue) à un 3ème allèle du locus Be désormais Beb avec l'ordre de dominance Bew / Be / Beb . Cependant, SEARLE (1968) considère que porc Bavarois à demi coloré peut être associé au caractère Hereford (tête blanche) décrit par SMITH et al. (1938) dont il sera question au prochain paragraphe. Des observations récentes illustrées par les figures 1 et 2 (LEGAULT, 1998) impliquant des croisements entre races Limousine, Meishan, Jinhua, Hampshire et Duroc confortent l'hypothèse selon laquelle une ceinture blanche apparente peut être obtenue dans des races pie-noires (Meishan, Jinhua) par sélection pour l'extension du blanc.

Le croisement avec le Duroc apparaît alors comme un révélateur de la présence de l'allèle Bew dans le génome. C'est ainsi que l'allèle Bew fixé chez le Hampshire, serait en ségrégation à une fréquence moyenne chez le cul noir du Limousin et absent des races Meishan et Jinhua. Quant aux porcs ayant uniquement la croupe noire, on les observe occasionnellement en race pure Limousine (Cul noir de Saint Yrieux) ainsi que dans les croisements Jinhua x Limousin et Jinhua x Hampshire (figure 2).

D'un patron de coloration qualifié de récessif par rapport à la robe uniforme, on peut en déduire que le porc Bavarois était dépourvu de l'allèle Bew ; cependant il pouvait être porteur du caractère " tête blanche " qui chez les pies à forte extension du blanc, favorise la disparition de toute pigmentation du train avant.

Un travail très récent de l'équipe Suédoise d'ANDERSSON suggère que la ceinture blanche du Hampshire dépend aussi de l'activité du gène KIT (GIUFFRA et al., 1999). Comme pour la forme sauvage i, le gène KIT existe à un seul exemplaire chez le Hampshire mais une délétion et une inversion en amont du gène provoque un défaut de régulation du gène. Au niveau du chromosome Be et I représentent donc un seul locus.

## 2.6. Locus Hereford (He) ou " tête blanche "

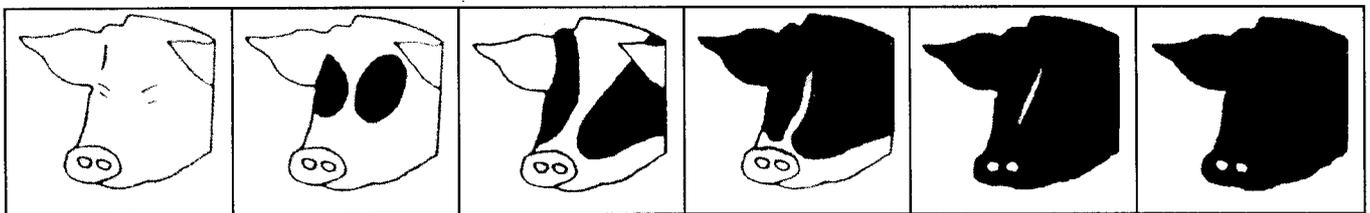
Les marques blanches en tête décrites par SMITH et al. (1938) et dénommées Hereford par ces auteurs peuvent s'exprimer sur fond noir ou rouge. Plusieurs hypothèses sur le déterminisme génétique de cette particularité ont été émises

par SMITH et al. (1938), BERGE (1961) et SEARLE (1968) ; cependant, c'est REMPEL et MARSHALL (1990) qui ont proposé l'application la plus convaincante en invoquant l'effet d'un gène He dominant sur son allèle he (tête entièrement noire ou rouge). Ces auteurs qui s'appuyaient sur une expérience de croisement impliquant les races Piétrain et Minnesota n°1 ont également estimé la fréquence du gène He très élevée dans l'échantillon Piétrain (0,92 ou 0,98 selon la méthode). Cette hypothèse a été entièrement confirmée par les observations faites en France à l'occasion de croisements entre le Piétrain d'une part et les races chinoises et le Duroc d'autre part (LEGAULT, 1998).

Ainsi, l'observation de la descendance de 15 verrats Piétrain a révélé que les marques blanches étaient présentes sur la moitié de 4 de ces descendance alors qu'elle s'exprimaient

sur l'ensemble des 11 autres descendance, confirmant ainsi la fréquence élevée du gène He chez le Piétrain ( $p=0,87$ ). Comme l'illustre la figure 3, l'importance des marques blanches peut aller d'une simple trace de liste à l'ensemble front-chauffre entièrement blanc. En croisement avec le Piétrain, l'importance des marques blanches semble augmenter proportionnellement avec l'extension relative du blanc chez la race partenaire (figure 1) ; ainsi, lorsque le Piétrain est croisé à une race noire ou rouge uniforme (Jiaxing, Gascon, Duroc), la marque blanche est réduite en général à une liste ou un triangle blanc ; lorsque le Piétrain est croisé à une race pie-noire (Limousin, Jinhua) l'extension du blanc se poursuit du front vers la gorge et l'abdomen ; lorsque la race partenaire est porteuse de la ceinture blanche (Hampshire), la pigmentation des poils sur le train avant peut se limiter à la périphérie des yeux (figures 2 p. 390 et 3).

**Figure 3** - Variations de l'extension des marques blanches "en tête"



De nombreuses races locales de Chine méridionale ainsi que la race vietnamienne Moncaï peuvent être considérées comme homozygotres HeHe ; dans des cas de grande extension du blanc, on obtient les variétés appelées " porcs pandas " par les chinois (lunettes et croupe noires). L'observation de la F2 Meishan  $\times$  Large White sur 2 expériences indépendantes (BIDANEL et al., 1989 ; BIDANEL et al. 1996) a montré respectivement 9 % et 7 % de marques en tête sur les sujets colorés ; on peut en déduire qu'en race Large White, la fréquence de l'allèle He est très faible et de l'ordre de 7 à 10 %. Comme l'illustrent les figures 1 et 2, la corrélation élevée pour l'extension relative du blanc (ou de la coloration) entre la moyenne des races parentales et celle de leur descendance croisée plaide en faveur d'un déterminisme polygénique commun à tous les patrons de coloration (pie, domino, ceinture blanche et tête blanche). Quant à la localisation du locus He, il n'est guère possible pour l'instant de trancher entre les hypothèses avancées : allélisme au locus E (BERGE, 1961), linkage avec le locus E (SEARLE, 1968) ou indépendance (REMPEL et MARSHALL, 1990 ; LEGAULT, 1998).

### 2.7. Poil laineux et épis dorsaux

Le poil laineux est bien connu dans la race Mangalitza, dans certaines races de Chine du Nord (porc Min) et dans certaines races d'origine ibérique comme le porc Canastrao au Brésil. Selon RHOAD (1934), cette particularité serait déterminée par un gène autosomal dominant intervenant indépendamment de toute coloration.

Les épis dorsaux implantées au niveau du cou, du dos et de la croupe faisait partie des standards de plusieurs races du type celtique (race Normande et Bayeux). Selon NORDBY

(1932), cette particularité résulterait des effets complémentaires de 2 gènes dominants.

### 3. DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

Il est actuellement reconnu que la domestication du porc sauvage a débuté il y a plus de 7 000 ans dans deux zones indépendantes, le moyen et l'Extrême-Orient (EPSTEIN et BICHARD, 1984 ; ZHENG, 1984). Le sanglier d'Europe occidentale se trouve logiquement exclu des ancêtres possibles du porc domestique en raison de son caryotype très spécifique ( $2n = 36$  chromosomes contre 38 dans les populations de sangliers du moyen et d'Extrême-Orient).

En matière de coloration, on note que la variabilité des patrons de coloration enregistrée chez les races locales d'Extrême-Orient (noir, pie-noir avec ou sans tête blanche) est beaucoup plus restreinte qu'en Occident où l'on trouve en plus le rouge, le domino, la ceinture blanche et le blanc signalé dès le moyen-âge. Les caractères visibles et surtout le patron et la couleur de la robe ont été les premiers et les plus largement utilisés par les éleveurs pour homogénéiser les populations primaires et renforcer les particularismes avant d'intégrer dès le 19<sup>ème</sup> siècle la notion de conformité à un standard de race. L'avantage de cette évolution est que la plupart des races pures peuvent être considérées comme homozygotes pour des allèles responsables de caractères visibles comme la robe blanche, noire, rouge, la ceinture blanche, le domino, la tête blanche, etc... On peut également citer l'exemple du gène récessif de dilution du pigment rouge régissant le fond de robe clair du Piétrain ou encore la fixation indirecte de l'allèle EP dans le génotype sous-jacent

du Large White ou du Landrace par l'élimination des taches bleues cutanées.

La présente synthèse se propose d'actualiser celle de OLLIVIER et SELLIER (1982) en élargissant le champ d'observation à de nouvelles races locales européennes et chinoises tout en ouvrant la voie aux avancées de la génétique moléculaire. Si l'état de nos connaissances a bien progressé sur les mécanismes régissant quelques grands systèmes comme le blanc dominant (locus I), l'extension de la pigmentation (locus E), la robe sauvage (locus Agouti), brune (locus B) ou albinos (locus C), le déterminisme de l'apparition des taches, de la ceinture blanche (locus Be), la tête blanche (locus He) reste à expliquer au niveau moléculaire. De même, le gène Dilution (locus D) n'a pas été encore décrit chez le porc. D'une manière générale, le nombre précis et la fonction spécifique des allèles intervenant à chacun de ces locus sont loin d'être clairement déterminés.

Les informations ou hypothèses nouvelles concernant, au locus E, l'attribution de l'allèle E au noir et au pie-noir avec possibilité de passer de l'un à l'autre par la sélection, la codominance (et non la dominance) de EP sur e ; au locus I, on doit souligner la découverte et le typage moléculaire de l'allèle IP dont l'expression peut se confondre avec celle du domino de Piétrain (EP) ; on soulignera également un renforcement (pas encore une confirmation) des hypothèses sur les locus D (dilution) et He (tête blanche). On ne peut écarter l'hypothèse d'un gène dominant sur le pie, responsable de la robe uniforme (noire ou rouge) qui serait très fréquent en race Duroc et pourrait correspondre à l'allèle Ed évoqué par SEARLE (1968). Cette revue attire également l'attention sur le

**Tableau 1** - Liste des gènes de coloration chez le Porc

Locus	Allèles	
A	A <sup>w</sup> A <sup>b</sup> (1) a a <sup>s</sup> (1)	agouti ventre clair agouti tête de blaireau non agouti sepia
C	C c <sup>e</sup> (1)	normal extrême dilution (= blanc sale)
D	D d <sup>s</sup> (1) d <sup>p</sup> (1)	normal sepia dilution récessive
E	E <sup>d</sup> (1) E E <sup>p</sup> e e <sup>h</sup> (1)	Noir dominant Noir ou Pie-noir domino et Noir aux 6 points blancs rouge Tête blanche
He	He he	Tête blanche normal
I	I I <sup>d</sup> I <sup>p</sup> i i <sup>m</sup> (1) I <sup>b</sup> (2)	Inhibition de la couleur gris Taches noires Normalement coloré " blanc sale " Ceinture blanche
Be (2)	Be <sup>w</sup> be be <sup>b</sup> (1)	Ceinture blanche Absence de ceinture Demi-coloré et tête blanche

Source : BERGE, 1961 ; SEARLE, 1968 ; OLLIVIER et SELLIER, 1982

(1) Allèles hypothétiques non confirmés

(2) D'après GIUFFRÀ et al., 1999 (sous presse)

**Tableau 2** - Proposition de génotypes pour quelques races ou phénotypes spécifiques.

Races ou phénotypes	Phénotype de coloration	Génotype locus				
<b>Races</b>		A	I	E	He	Be
Large White, Landrace	Blanc	aa	II	E <sup>p</sup> E <sup>p</sup>	he he	be be
Gascon, Jiaxing, (Cornwall)	Noir	aa	ii	EE	he he	be be
Meishan, Jinhua	Pie-Noir, Noir	aa	ii	EE	he he	be be
Limousin, Saddleback	Pie-Noir, tête noire	aa	ii	EE	he he	Be <sup>w</sup> be
Dahua bei, Moncai	Pie-Noir, tête blanche	aa	ii	EE	He He	be be
Piétrain, Berkshire, Poland China	domino ou Noir à 6 points blancs	aa	ii	E <sup>p</sup> E <sup>p</sup>	He He	be be
Duroc, Tamworth, Minnesota no. 1	rouge	aa	ii	ee	he he	be be
Hampshire, Hannover	Noir à ceinture blanche	aa	ii	E <sup>d</sup> E <sup>d</sup>	he he	Be Be <sup>w</sup>
<b>Phénotypes Particuliers</b>						
Domino - Dalmatien		aa	ii	E <sup>p</sup> e	-	-
Gris		aa	I <sup>d</sup> i	E E	-	-
Blanc sale, chabbin		aa	I <sup>d</sup> i	E <sup>p</sup> E <sup>p</sup>	-	-

rôle d'un déterminisme polygénique de l'extension de la pigmentation commun à tous les patrons de robe.

Le tableau 1 (p. 393) présente la liste des allèles (connus ou hypothétiques) à chacun de ces locus. Quant au tableau 2 (p. 393), il propose les génotypes les plus probables pour quelques races ou phénotypes représentatifs.

Dans la mesure où l'on désire sérieusement progresser dans la connaissance du déterminisme génétique de la coloration de la robe chez le Porc, on peut suggérer des expérimentations dont certaines pourraient être réalisées rapidement :

- On sait que le croisement entre le Piétrain (ii E<sup>P</sup>E<sup>P</sup> HeHe dd) et le Duroc (ii ee hehe DD) est réalisé à grande échelle pour la production de verrats terminaux F1. La production

de F2 permettrait l'analyse simultanée des gènes " tête blanche " (He) et de dilution (D).

- Le croisement Duroc x Jinhua (F1, F2, croisements en retour) permettrait de préciser l'existence de l'allèle ou d'un gène de robe uniforme indépendant.
- Etude de l'allèle IP et de son implantation dans les races locales de l'Ouest européen (Porc Blanc de l'Ouest, Bayeux, Gloucester).
- Reprise d'expériences de sélection pour (ou contre) l'extension du blanc dans des populations pie noires ou noir à ceinture blanche ou domino à l'image de celle réalisée par HETZER (1954) en race Berkshire. Une sélection divergente sur 1 ou 2 générations permettrait de confirmer l'héritabilité élevée de ce caractère.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERGE S., 1961. Heredity of colour in pigs (in Norwegian). *Tidsskrift. Norske Landbruk.*, 68, 159-188.
- BIDANEL J.P., CARITEZ J.C., LEGAULT C., 1989. *Genetics Selection Evolution*, 24, 507-526.
- BIDANEL J.P., BONNEAU M., CHARDON P. et al, 1996. *INRA Productions Animales*, 9, 299-310.
- BUSHNELL R.L., 1943. *Journal of Heredity*, 34, 303-306.
- CHOWDHARY B.P., JOHANSSON M., GU F. et al, 1993. *Chromosome Res.*, 1, 175-189.
- DONALD H.P., 1951. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 41, 214-221.
- EPSTEIN H., BICHARD M., 1984. *Evolution of domesticated animals*, Longman, 145-162.
- FRONICKE L., CHOWDHARY B.P., SCHERTHAN H., GUSTAVSSON I., 1996. *Mamm. Genome*, 7, 285-290
- GIUFFRA E., EVANS G., TÖRNSTEN A. et al, 1999. *Mamm. Genome*, 10, 1132-1136
- HANSET R., 1959. *Annales de Médecine Vétérinaire*, 103, 53-66.
- HETZER H.O., 1945a. *Journal of Heredity*, 36, 121-128.
- HETZER H.O., 1945b. *Journal of Heredity*, 36, 187-192.
- HETZER H.O., 1945c. *Journal of Heredity*, 36, 255-256.
- HETZER H.O., 1945d. *Journal of Heredity*, 36, 309-312.
- HETZER H.O., 1946. *Journal of Heredity*, 37, 217-224.
- HETZER H.O., 1947. *Journal of Heredity*, 38, 121-124.
- HETZER H.O., 1948. *Journal of Heredity*, 39, 123-128.
- HETZER H.O., 1954. *Journal of Heredity*, 45, 215-223.
- JACKSON I.J., 1997. *Human Molecular Genet.* 6, 1613-1624.
- JOHANSSON M., ELLEGREN H., MARKLUND L. et al, 1992. *Genomics*, 14, 965-969.
- JOHANSSON MOLLER M., CHAUDHARY R., HELLMEN E. et al, 1996. *Mamm. Genome*, 7, 822-30
- KIJAS J.M., TORNSTEN A., CHOWDHARY B., ANDERSSON L., 1998a. *Chromosome Res.*, 6, 243
- KIJAS J.M.H., WALES R., TORNSTEN A. et al, 1998b. *Genetics*, 150, 1177-1185.
- KOSSWIG C., OSSENT H.P., 1931. *Zeitschrift für Züchtung*, B. 22, 297-381.
- KRONACHER C., 1924. *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Abstamm.-u. Vererbungslehre*, 34, 1-120.
- LAUVERGNE J.J., OLLIVIER L., 1966. *Annales de Génétique*, 9, 39-41.
- LAUVERGNE J.J., CANOPE I., 1979. *Annales de Génétique et de Sélection Animale*, 11, 381-390.
- LAUVERGNE J.J., MALYNICZ G.L., QUARTERMAIN A.R., 1982. *Annales de Génétique et de Sélection Animale*, 14, 29-42.
- LEGAULT C., 1998. In: *The genetics of the Pig*. M.F. Rothschild et A. Ruvinsky (eds), CAB International, 51-59.
- LU, D., WILLARD D., PATEL I.R., KADWEL S., OVERTON L., 1994. *Nature*, 371, 799-802.
- MARIANI P., MOLLER M.J., HOYHEIM B. et al, 1996. *Journal of Heredity*, 87, 272-276.
- MARKLUND S., KIJAS J., RODRIGUEZ-MARTINEZ H. et al, 1998. *Genome Res.*, 8, 826-833
- MILOJIC M., 1966. *Zbornik radova Poljoprivrednog Fakulteta, Universitet u Beogradu*, 14, 1-13.
- NORDBY J.E., 1932. *Journal of Heredity*, 23, 397-404.
- OLBRYCHT T.M., 1944. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 34, 16-21.
- OLLIVIER L., SELLIER, P., 1982. *Annales de Génétique et de Sélection Animale*, 14, 481-544.
- REMPEL W.E., MARSHALL M.L., 1990. In : *Genetics of swine*. Agricultural Research Service, Roman L. Hruska U.S. Meat Animal Research Center, Clay Center, Nebraska.

- RHOAD A.O., 1934. *Journal of Heredity*, 25, 371-375.
- ROBBINS, L. S., NADEAU, J.H., JOHNSON, K. R., KELLY, L. ROSELLI-REHFUSS, M.A. (1993). *Cell*. 72, 827-834.
- SEARLE A.G., 1968. *Comparative genetics of coat colour in mammals*. Logos Press, London.
- SMITH A.D. B., ROBINSON O.J., BRYANT D.M., 1938. *Bibliographia Genetica* 12, 1-160.
- WANG Y., WESTBY C.A., JOHANSEN M., MARSHALL D.M., GRANHOLM N., 1998. *Pigment Cell Res.*, 11,155-7
- WENTWORTH E.N., LUSH J.L., 1923. *Journal of Agricultural Research*, 23, 557-582.
- WRIGHT S., 1918. *Journal of Heredity*, 9, 33-38.
- YAMANE J., CHEN J.Y.K., 1963. *Journal of the Faculty of fisheries and Animal Husbandry, Hiroshima University*, 5 (1).
- ZHANG Z., 1986. *Pig breeds in China*. Shanghai Scientific & Technical Publishers, Shanghai, 236 pp.
- ZHENG P.L., 1984. *Livestock breeds of China*. FAO Animal Production and Health, paper 46, Roma, 217 pp.