

La coloration chez le lapin : du patron au gène.

Essai de synthèse critique des connaissances actuelles

J. ARNOLD¹, H. DE ROCHAMBEAU², J. J. MENIGOZ¹

¹Fédération Française de Cuniculture, 28 rue du Rocher, 75008 Paris, France

²INRA, Station d'Amélioration Génétique des Animaux, BP 52627, 31326 Castanet-Tolosan cedex, France

Résumé : Nous proposons une méthode de description de la couleur du pelage d'un lapin. La méthode consiste à répondre à cinq questions. Est-ce que le lapin est albinos? Auquel des huit patrons appartient le lapin? L'eumélanine noire est-elle diluée en bleu ou transformée en brun? L'entre-couleur est elle brun orangé ou blanche? Quelle est la largeur de l'entre-couleur? L'observation des lapins issus d'un croisement entre des lapins chinchilla et des lapins albinos montre que le symbolisme réducteur du modèle génétique ne rend pas compte de la complexité des phénotypes.

Abstract : Coat colors in rabbits : from pattern to gene. A critical synthesis. This paper provides a method to describe coat color in rabbits. One have to answer to five questions: (i) is the rabbit albino ? (ii) to which coat varieties belongs the rabbit ? (iii) is the black eumelanin diluted in blue or transformed in brown ? (iv) is the medium band orange or white ? (v) which is the width of the medium band? Rabbits bred from a cross between chinchilla and albino rabbits reveal that the simplistic coat color genetic model does not depict the phenotype complexity.

Introduction

La couleur du pelage du lapin est l'un des critères qui permet de distinguer les races. Si les populations de lapin de garenne ont un phénotype homogène, les éleveurs ont sélectionné patiemment de nombreux phénotypes. Plusieurs synthèses ont fait le point sur ces patrons de coloration et sur leur analyse génétique (Castle, 1909 ; Robinson, 1958 ; Arnold, 1984 ; Arnold, 1986 ; Boucher, 1993). La lecture de ces synthèses et l'observation de lapins de race donnent l'impression d'une grande simplicité. Cette impression est trompeuse et l'observation des patrons qui apparaissent lors du croisement de lapins appartenant à deux races différentes révèle une grande complexité. Dans l'exemple que nous présentons, les patrons observés ne sont pas ceux qui étaient attendus. Nous proposons une méthode de description de la couleur du pelage d'un lapin.

1. Une méthode de description

L'idée initiale est de proposer une méthode utilisable par un observateur non-spécialiste. L'exemple des choix dichotomiques d'un flore a guidé notre démarche. Cette méthode décrit les patrons de coloration des races mais aussi ceux qui peuvent apparaître lors de croisements. Même si nous utilisons des appellations proches des séries alléliques de la littérature, notre démarche n'est pas génétique. Nous nous contentons d'observer. Les pigments qui colorent le pelage des mammifères et des lapins en particulier appartiennent à la famille des mélanines. On en distingue deux catégories: les eumélanines de couleur noire ou brune, et les phaéomélanines de couleur orangé-roux. La méthode consiste à répondre à cinq questions.

Q1. Est-ce que le lapin est albinos?

- a. *Le lapin n'est pas albinos*
- b. *Le lapin est albinos*

Chez le lapin albinos, la dépigmentation est totale et profonde sur toutes les parties du corps. La fourrure est totalement blanche. L'œil est rouge. Ce patron est celui du Néo-zélandais blanc. Si la réponse à cette question est négative, on passe à la deuxième question. Sinon, la description est achevée.

Q2. Auxquels de ces huit patrons appartient le lapin?

Pour décrire un lapin on utilise un ou plusieurs patrons. Les questions 3 et 4 affinent la description.

a. *Agouti sauvage.*

Les poils sont pour la plupart zonés; ceux du ventre ont une base bleutée et une pointe blanchâtre; ceux du corps ont trois zones nommées de la base vers le sommet sous-couleur, entre-couleur et couleur. Elles sont respectivement bleuâtre, brun orangé et gris brun. La partie supérieure du corps est colorée avec alternance de plages d'expression eumélaniques et phaéomélaniques. Ces dernières sont présentes dans des lieux privilégiés: nuque, bordure des zones latérales séparant le manteau du dessous corporel, plis de l'aine... La partie inférieure du corps, bien délimitée, est dépigmentée ou de teinte atténuée et non zonée. Le lapin de garenne est un bon exemple.

b. *Agouti bicolore.*

Les deux couleurs (noir et feu par exemple) sont réparties selon le modèle agouti en des lieux privilégiés, provoquant des colorations contrastées et intenses. Globalement, la partie supérieure du corps est noire non zonée, à l'exception de petites plages d'expression phaéomélaniques situés notamment sur la nuque, aux narines, à la base des oreilles et autour

des yeux, le tout paraissant feu. Le menton, la bordure des joues, la face inférieure des oreilles sont également feu. La poitrine et le ventre sont d'un feu très soutenu de même que la partie intérieure des membres et tous les doigts. Le Noir et feu est un exemple de ce patron qui existe aussi en d'autres nuances (Brun et feu, Noir et blanc...)

c. *Agouti Harlequin*

Le pelage est recouvert de plages colorées différemment individualisées sur tout le corps. Des surfaces à dominance eumélaniques alternent ainsi avec des espaces pileux extériorisant leur composition phaéomélaniques ou quasiment dépigmentés. Leur disposition est soit plaquée, soit tavelée, selon la taille des zones se juxtaposant. Le Japonais est un exemple de ce patron.

d. *Pigmentations accentuées aux extrémités du corps*

Ce patron recouvre un type de pigmentation, dit centrifuge, particulièrement accentuée aux extrémités du corps (nez, oreilles, pattes et queue) et se dégradant plus ou moins profondément sur la surface intérieure du corps. On observe une forte concentration eumélanique aux extrémités du corps pouvant éventuellement être complétées par des plages superficiellement assombries et plus ou moins étendues en des endroits déterminés comme le dos et les flancs. Toutes les autres surfaces corporelles subissent une dépigmentation qui peut être totale, provoquant alors un albinisme partiel. C'est le cas du Russe, mais ce patron contient aussi le Martre, le Chamois de Thuringe...

e. *Unicolore*

Les couleurs répertoriées sont à dominante eumélanique recouvrant uniformément tout le corps. Les différences entre le dessus du corps et le dessous ne portent que sur des variations de structure pileuse donnant plus d'éclat au manteau. L'Alaska ou le Bleu de Vienne sont des exemples caractéristiques.

f. *Argenté*

Tous les lapins argentés présentent dans leur pelage un nombre plus ou moins grand de poils dont la pointe est très largement dépigmentée, c'est à dire blanche. La condition argenté ne s'exprime pas dans le jeune âge. Elle apparaît tardivement au bout de quelques mois pour revêtir progressivement le pelage des lapins. L'Argenté de Champagne est un exemple caractéristique.

g. *Panaché plaqué.* :

La panachure est un état de dépigmentation atteignant le pelage en des lieux spécifiques. Cela se traduit par un envahissement de la couleur fondamentale de la fourrure par des marques composées de poils blancs. Le terme extrême de la panachure est un animal entièrement blanc avec seulement les yeux pigmentés. Dans le type plaqué, l'envahissement progressif de la panachure se fait par plages de dépigmentation localisées au niveau de la tête, des pattes et du tronc, évoluant dans leur extension indépendamment l'une de l'autre. Le Hollandais illustre ce patron.

h. *Panaché tacheté.*

La panachure consiste à circonscrire dans le pelage des zones colorées de forme spécifique comme un papillon, des pastilles, et autres taches qui constituent des zones pigmentées entourées de parties dépigmentées beaucoup plus étendues. L'exemple caractéristique est le Papillon.

Q3. L'eumélanine noire est-elle diluée en bleu ou transformée en brun?

Les quatre aspects de l'eumélanine sont :

a. *Le noir.*

La couleur noire du lapin peut aller du noir de jais à un bleu foncé extrêmement sombre. La sous-couleur est toujours plus pâle, parfois assez claire (gris fumé).

b. *Le bleu*

Il s'agit d'une dilution des robes noires. Les tonalités vont du bleu pâle au bleu ardoisé foncé presque noire. La sous-couleur est plus claire. Le Bleu de Vienne illustre ce patron.

c. *Le brun.*

Il est souvent appelé havane et parfois chocolat. L'eumélanine noire a été remplacé par de l'eumélanine brune ce qui donne au pelage un aspect brun uniforme soutenu. La sous-couleur est gris bleuâtre à gris perle selon les souches. Le Havane est un bon exemple.

d. *Le lilas*

C'est un patron qui résulte de la dilution de la robe havane. Il en résulte un lapin gris bleuté uniforme à reflets rosés. Le Fée de Marbourg caractérise bien cette nuance.

Q4. L'entre couleur est elle brun orangé ou blanche?

Cette question s'applique uniquement aux lapins agouti.

a. *L'entre-couleur est brun-orangé.*

C'est le cas du lapin de garenne que nous avons décrit pour le patron "agouti sauvage".

b. *L'entre-couleur est blanche.*

C'est le cas du Chinchilla chez qui la phaéomélanine a complètement disparue. Le dessus du corps est gris cendré, piqueté et zoné, avec une entre couleur nettement blanche et une sous couleur bleutée. Le dessous du corps blanchâtre présente une sous-couleur plus ou moins bleutée.

Q5. Quelle est la largeur de l'entre couleur?

Cette question s'applique uniquement au lapin agouti.

a. *La largeur de l'entre-couleur est celle du lapin de garenne.*

b. *L'entre-couleur est moins large*

Les zones de coloration eumélanique, c'est à dire la sous couleur et la couleur, sont plus étendues, ce qui assombrit l'ensemble du pelage. Le dessus du corps varie entre le gris moyennement foncé (fer) et le gris noir obscur (acier). La marque de la nuque d'un brun plus ou moins foncé est un signe du modèle agouti qui subsiste malgré l'envahissement eumélanique. Le

Tableau 1. Correspondance entre quelques patrons de coloration définis chez le lapin, les appellations raciales et la description par notre méthode

Modèle de pigmentation	Exemple d'appellation raciale	Description par la méthode
Modèle Agouti		
Gris garenne	Géant des Flandres	1a / 2a- / 3a / 4a / 5a
Gris bleu	Perl Feh	1a / 2a- / 3b / 4a / 5a
Gris brun	Canelle	1a / 2a- / 3c / 4a / 5a
Fauve	Fauve de Bourgogne	1a / 2a- / 3a / 4a / 5d
Chinchilla	Chinchilla	1a / 2a- / 3a / 4b / 5a
Feu et noir	Noir et Feu	1a / 2b-e / 3a / 4a / 5a
Feu et blanc	Blanc et Feu	1a / 2a-e / 3a / 4b / 5a
Lynx	Lynx	1a / 2a- / 3d / 4a / 5a
Modèle unicolore		
Noir	Alaska	1a / 2e- / 3a / - / -
Modèle albinos		
	Néo Zélandais Blanc	1b / 2- / 3- / 4- / 5-
Modèle himalayan		
Russe	Californien	1a / 2d-e / 3a / 4- / 5-
Martre	Zibeline Martre	1a / 2d-e / 3a / 4- / 5-
	Siamois	1a / 2d-e / 3a / 4- / 5-
	Sablé des Vosges.	1a / 2d-e / 3a / 4- / 5-
	Chamois de Thuringe	1a / 2d-e / 3a / 4- / 5d
Modèle Argenté		
Tonalité unique	Argenté de Champagne	1a / 2e-f / 3a / 4- / 5-
Triple tonalité	Argenté de saint Hubert	1a / 2a-f / 3a / 4a / 5a
Modèle Panaché		
Type plaqué	Hollandais	1a / 2a-g / 3a / 4a / 5c
Type tacheté	Papillon anglais	1a / 2e-h / 3a / 4- / 5-
Type combiné	Bélier anglais	1a / 2e-g-h / 3a / 4- / 5-
Modèle multicolore		
Type mosaïque	Japonais	1a / 2c / 3a / 4a / 5a

dessous du corps est gris uniforme plus ou moins noirâtre. Le Gris du Bourbonnais illustre ce patron.

c. L'entre-couleur est plus large.

La bande phaéomélanique est plus large ou plus intense. Il en résulte un dessus du corps gris brun sablonneux ou roussâtre selon les variations d'étendue ou d'intensité. Le dessous du corps oscille du crème blanchâtre au rouge orangé. Le Brun marron de Lorraine illustre ce patron.

d. L'entre couleur a envahi tout le poil.

L'extension phaéomélanique est totale, avec suppression concomitante des zones d'expression eumélanique. La couleur du dessus du corps peut varier du fauve jaunâtre au roux intense selon le déploiement de l'intensité pigmentaire. Le dessous du corps est généralement pâle, laissant plus ou moins ressortir les signes du modèle agouti. Les dernières manifestations du pigment noir se situent au niveau des bordures des oreilles ou par un voile fumé présent sur la tête ou au niveau de la croupe. Le Fauve de Bourgogne est caractéristique.

Nous avons appliqué notre méthode à certains modèles de pigmentation (Tableau 1). Nous avons repris la classification proposée par Arnold (1984 et 1986) et adaptée par Menigoz (1995). Les patrons de coloration sont ceux des races décrites dans les standards publiés par la Fédération Française de Cuniculture (2000). Le lecteur peut se reporter aux photos de cet ouvrage. Les différents modèles agouti

illustrent les différences de l'agouti sauvage avec l'agouti bicolore et les effets de la dilution de l'eumélanine noire. La dilution peut aussi apparaître pour les modèles unicolores, chinchilla ou argenté. Les modèles himalayan illustrent le fait que des appellations raciales différentes puissent avoir une même description par notre méthode. Inversement, il existe des combinaisons de réponse à nos 5 questions correspondant à des modèles de pigmentation pour lesquels il n'existe pas de race reconnue en France (Agouti gris brun). Les modèles argentés et tachetés peuvent se combiner avec les modèles précédents. Ainsi le Rex Tricolore est un modèle panaché tacheté et un modèle multicolore de type mosaïque.

2. Etude des résultats d'un croisement pour illustrer la complexité

Le tableau 2 décrit les patrons de coloration apparus dans un croisement entre des lapins albinos et chinchillas. Pour analyser ces résultats, il faut savoir que dans la souche chinchilla utilisée, il apparaissait environ 25% de lapereaux albinos et 15% de lapereaux noirs. D'après le modèle génétique proposé par la bibliographie (Arnold 1986, Boucher 1993), cet exemple est simple. Seul le locus C intervient ; les lapins chinchilla apportent des gamètes c^{ch} et c ; les lapereaux albinos apportent des gamètes c . Lors du croisement, on obtient deux génotypes : le génotype $c^{ch}c$ qui correspond à un phénotype chinchilla et le génotype cc qui correspond à un phénotype albinos.

L'apparition de lapereaux noirs est surprenante. Pour l'expliquer, il faut faire l'hypothèse que le caractère épistatique de l'allèle cch est partiel dans le contexte génétique de ce croisement. Il faut ensuite faire l'hypothèse que les gènes présents au locus A s'expriment. L'apparition de lapereaux noirs indique que des allèles a sont présents chez les deux parents du croisement.

Tableau 2. Patrons de coloration de 509 lapereaux issus d'un croisement entre des lapins chinchilla et des lapins albinos.

Patrons	Nombre de lapins	Pourcentage
Chinchilla	330	59%
Albinos	143	26%
Noir	89	15%
Total	509	

3. Discussion et perspectives

Les races de lapins domestiques ont été obtenues à partir des populations de lapins de pays, après une longue et patiente sélection (Arnold, 1979). Les éleveurs ont obtenu le patron de coloration qui est décrit dans le standard. Pour cela, ils ont éliminé et ils continuent à éliminer tous les lapins qui ne possèdent pas le phénotype souhaité. L'histoire des races permet de suivre l'évolution du patron. Le Fauve de Bourgogne était initialement un modèle agouti panaché (Arnold, 1980). Un lent travail a modifié le fond génétique pour obtenir le patron actuel. Cette sélection remet parfois en cause le modèle génétique décrit par la bibliographie ; Arnold (1990) le supposait et notre exemple de croisement le confirme. Comme chez la souris, les phénotypes produits par un génotype varient considérablement en fonction du fond génétique (Bennett et Lamoreux, 2003). Les principales séries alléliques sont connues chez la souris (Voir par exemple Bennett et Lamoreux, 2003). Les gènes correspondant ont été identifiés ; on connaît leur localisation cytogénétique, la correspondance chez l'homme, ainsi que la protéine cible et la fonction dans la détermination de la coloration. Un nombre important d'allèles a été identifié chez la souris. Il faut faire le même travail chez le lapin. On peut par exemple se demander combien d'allèles chinchilla existent chez le lapin au locus C ? Y a-t-il

un allèle « martre » au même locus ? Un tel travail permettrait aussi d'étudier l'allèle a^{ct} proposé par Boucher (1993) au locus A. L'étape suivante consiste à étudier les interactions entre ces génotypes et le fond génétique.

Conclusion

Les éleveurs ont fixé dans les races de lapin un petit nombre de patrons de coloration après un long et minutieux travail de sélection. Lors d'un croisement entre deux races, il apparaît des patrons inattendus qui révèlent une complexité dont la bibliographie rend mal compte. Notre méthode décrit cette complexité. Les outils de la génétique moléculaire permettront une interprétation génétique de ces phénotypes.

Remerciements

Cet article reprend très largement des discussions que les auteurs ont eu dans les années 90 avec P. Schelenberg, J. L. Vrillon et R. G. Thébaud.

Références

- ARNOLD J., 1979. A quoi servent les races de lapins. *L'aviculteur* 4, 46-49.
- ARNOLD J., 1980. Histoire de quelques races de lapins. *Ethnozootecnie* 27, 61-69.
- ARNOLD J., 1984. Les modèles de pigmentation chez le lapin. *Cuni Sciences* 2 (3) 1-11.
- ARNOLD J., 1986. Le lapin. Ses modèles de coloration. Thèse de doctorat en pharmacie. Université Paris XI.
- ARNOLD J., 1990. Patrons colorés, standards et évolution raciale chez le lapin. *Ethnozootecnie* 45, 89-98.
- BENNETT D. C., LAMOREUX M. L., 2003. The color loci of mice – A genetic century. *Pigment Cell Res* 16, 333-344.
- BOUCHER S., 1993. Les robes du lapin (*Oryctolagus cuniculus*). Etude génétique des patrons « blanc aux yeux bleus », « agouti gris » et « chamois ». Thèse de docteur vétérinaire. Ecole Nationale vétérinaire de Nantes.
- CASTLE W. E., 1909. The genetics of the domestic rabbit. Harward University Press, Cambridge Mass. USA.
- FEDERATION FRANCAISE DE CUNICULTURE, 2000. Les lapins de race. Spécificités zoologiques, standards officiels.
- MENIGOZ J.J., 1995. Les modèles de pigmentation, nuances et défauts pour un pelage dit "normal". Fédération Française de Cuniculture, Commission technique des standards.
- ROBINSON R., 1958. Genetic studies of the rabbit, *Bibliographia Genetica*, 139-180.