

Année 2011

**DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DE LA
COULEUR CHEZ LES ESPÈCES DE
PERRUCHES ET DE PERROQUETS ÉLEVÉS EN
CAPTIVITÉ**

THÈSE

Pour le

DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE CRÉTEIL

le.....

par

Anna FÜRST

Née le 4 Septembre 1984 à Chatenay-Malabry (Hauts-de-Seine)

JURY

Président : Pr.

Professeur à la Faculté de Médecine de CRÉTEIL

Membres

**Directeur : Monsieur COURREAU Jean-François,
Professeur à l'École Nationale Vétérinaire d'Alfort**

**Assesseur : Mademoiselle ABITBOL Marie,
Maître de conférences à l'École Nationale Vétérinaire d'Alfort**

LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT

Directeur : M. le Professeur MIALOT Jean-Paul

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs MORAILLON Robert, PARODI André-Laurent, PILET Charles, TOMA Bernard

Professeurs honoraires: MM. et Mme : BRUGERE Henri, BRUGERE-PICOUX Jeanne, BUSSIERAS Jean, CERF Olivier, CLERC Bernard, CRESPEAU François, DEPUTTE Bertrand, LE BARS Henri, MOUTHON Gilbert, MILHAUD Guy, POUCHOLON Jean-Louis, ROZIER Jacques

DEPARTEMENT D'ELEVAGE ET DE PATHOLOGIE DES EQUIDES ET DES CARNIVORES (DEPEC)

Chef du département : M. POLACK Bruno, Maître de conférences - Adjoint : M. BLOT Stéphane, Professeur

- UNITE DE CARDIOLOGIE Mme CHETBOUL Valérie, Professeur Melle GKOUNI Vassiliki, Praticien hospitalier - UNITE DE CLINIQUE EQUINE M. AUDIGIE Fabrice, Professeur* M. DENOIX Jean-Marie, Professeur Mme GIRAUDET Aude, Praticien hospitalier Mme CHRISTMANN Undine, Maître de conférences Mme MESPOULHES-RIVIERE Céline, Maître de conférences contractuel Mme PRADIER Sophie, Maître de conférences Melle DUPAYS Anne-Gaëlle, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel - UNITE D'IMAGERIE MEDICALE Mme BEDU-LEPERLIER Anne-Sophie, Maître de conférences contractuel Mme STAMBOULI Fouzia, Praticien hospitalier - UNITE DE MEDECINE M. BLOT Stéphane, Professeur* M. ROSENBERG Charles, Maître de conférences Mme MAUREY-GUENEC Christelle, Maître de conférences Mme BENCHEKROUN Ghita, Maître de conférences contractuel - UNITE DE MEDECINE DE L'ELEVAGE ET DU SPORT M. GRANDJEAN Dominique, Professeur * Mme YAGUIYAN-COLLIARD Laurence, Maître de conférences contractuel - DISCIPLINE : NUTRITION-ALIMENTATION M. PARAGON Bernard, Professeur - DISCIPLINE : OPHTALMOLOGIE Mme CHAHORY Sabine, Maître de conférences	- UNITE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES M. CHERMETTE René, Professeur * M. POLACK Bruno, Maître de conférences M. GUILLOT Jacques, Professeur Mme MARIIGNAC Geneviève, Maître de conférences M. HUBERT Blaise, Praticien hospitalier M. BLAGA Radu Gheorghe, Maître de conférences (rattaché au DPASP) - UNITE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE M. FAYOLLE Pascal, Professeur * M. MOISSONNIER Pierre, Professeur M. MAILHAC Jean-Marie, Maître de conférences M. NIEBAUER Gert, Professeur contractuel Mme VIATEAU-DUVAL Véronique, Maître de conférences Mme RAVARY-PLUMIOEN Bérangère, Maître de conférences (rattachée au DPASP) M. ZILBERSTEIN Luca, Maître de conférences - UNITE DE REPRODUCTION ANIMALE M. FONTBONNE Alain, Maître de conférences* M. NUDELMANN Nicolas, Maître de conférences M. REMY Dominique, Maître de conférences (rattaché au DPASP) M. DESBOIS Christophe, Maître de conférences Mme CONSTANT Fabienne, Maître de conférences (rattachée au DPASP) Mme MASSE-MOREL Gaëlle, Maître de conférences contractuel (rattachée au DPASP) M. MAUFFRE Vincent, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel, (rattaché au DPASP) - DISCIPLINE : URGENCE SOINS INTENSIFS Mme ROUX Françoise, Maître de conférences
--	---

DEPARTEMENT DES PRODUCTIONS ANIMALES ET DE LA SANTE PUBLIQUE (DPASP)

Chef du département : M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences - Adjoint : Mme DUFOUR Barbara, Professeur

- DISCIPLINE : BIOSTATISTIQUES M. DESQUILBET Loïc, Maître de conférences - UNITE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE M. BOLNOT François, Maître de conférences * M. CARLIER Vincent, Professeur Mme COLMIN Catherine, Maître de conférences M. AUGUSTIN Jean-Christophe, Maître de conférences - UNITE DES MALADIES CONTAGIEUSES M. BENET Jean-Jacques, Professeur* Mme HADDAD/HOANG-XUAN Nadia, Professeur Mme DUFOUR Barbara, Professeur Melle PRAUD Anne, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel,	- UNITE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR M. ADJOU Karim, Maître de conférences * M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences M. BELBIS Guillaume, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel, M. HESKIA Bernard, Professeur contractuel - UNITE DE ZOOTECHNIE, ECONOMIE RURALE Mme GRIMARD-BALLIF Bénédicte, Professeur* M. COURREAU Jean-François, Professeur M. BOSSE Philippe, Professeur Mme LEROY-BARASSIN Isabelle, Maître de conférences M. ARNE Pascal, Maître de conférences M. PONTER Andrew, Professeur
---	---

DEPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET PHARMACEUTIQUES (DSBP)

Chef du département : Mme COMBRISSE Hélène, Professeur - Adjoint : Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences

- UNITE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES M. CHATEAU Henry, Maître de conférences* Mme CREVIER-DENOIX Nathalie, Professeur M. DEGUEURCE Christophe, Professeur Mme ROBERT Céline, Maître de conférences - DISCIPLINE : ANGLAIS Mme CONAN Muriel, Professeur certifié - UNITE DE BIOCHIMIE M. MICHAUX Jean-Michel, Maître de conférences* M. BELLIER Sylvain, Maître de conférences - DISCIPLINE : EDUCATION PHYSIQUE ET SPORTIVE M. PHILIPS, Professeur certifié - UNITE DE GENETIQUE MEDICALE ET MOLECULAIRE Mme ABITBOL Marie, Maître de conférences* M. PANTHIER Jean-Jacques, Professeur -UNITE D'HISTOLOGIE, ANATOMIE PATHOLOGIQUE M. FONTAINE Jean-Jacques, Professeur * Mme LALOY Eve, Maître de conférences contractuel Mme CORDONNIER-LEFORT Nathalie, Maître de conférences M. REYES GOMEZ Edouard, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel,	- UNITE DE PATHOLOGIE GENERALE MICROBIOLOGIE, IMMUNOLOGIE Mme QUINTIN-COLONNA Françoise, Professeur* M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur M. MAGNE Laurent, Maître de conférences contractuel - UNITE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE M. TISSIER Renaud, Maître de conférences* Mme ENRIQUEZ Brigitte, Professeur M. PERROT Sébastien, Maître de conférences - UNITE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE Mme COMBRISSE Hélène, Professeur* M. TIRET Laurent, Maître de conférences Mme PILOT-STORCK Fanny, Maître de conférences - UNITE DE VIROLOGIE M. ELOIT Marc, Professeur * Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences - DISCIPLINE : ETHOLOGIE Mme GILBERT Caroline, Maître de conférences
---	--

* responsable d'unité

REMERCIEMENTS

Merci au Professeur de l'Université de Créteil d'avoir accepté de présider le Jury de cette thèse.

Merci au Professeur Jean-François Courreau de m'avoir proposé ce sujet et d'avoir accepté d'être mon directeur de thèse. Merci également pour l'aide apportée dans la réalisation de ce travail.

Merci au Docteur Marie Abitbol d'avoir accepté d'être mon assesseur et merci pour tous les précieux conseils de rédaction.

Merci à la Commission Nationale des Juges de France section Psittacidés de m'avoir proposé un sujet aussi intéressant. J'espère sincèrement que ce travail sera utile et permettra, à terme, d'obtenir une unification des appellations de mutations.

Merci à l'UOF, pour m'avoir permis d'utiliser certaines photographies issues de leur banque de données.

Je remercie tout particulièrement M. Channoy pour toute l'aide dont j'ai pu bénéficier au cours de ces années de travail. Merci également pour les précieux documents dont j'ai pu disposer et qui m'ont été d'une aide très précieuse.

Un grand merci à M. Fleurier pour ses remarques de spécialiste et de passionné, elles m'ont été bien utiles. Je le remercie aussi pour avoir pris du temps à rechercher dans la banque de photographies de l'UOF celles qui m'étaient utiles.

Je remercie également M. de Lavergne pour ses suggestions et commentaires.

Enfin, merci à M. Campagne et M. Dulière pour avoir répondu rapidement à ma demande et m'avoir autorisée à utiliser certaines de leurs photographies afin d'illustrer cette thèse.

Merci à toute ma famille, pour m'avoir supportée et soutenue pendant toutes ces années d'étude. Merci également pour leur soutien durant la réalisation de cette thèse.

Merci à Pierre pour son soutien et pour son expertise informatique.

Merci à tous mes amis, alforiens ou non.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES ABREVIATIONS	7
LISTE DES FIGURES.....	9
LISTE DES TABLEAUX	11
INTRODUCTION PRESENTATION DES PSITTACIFORMES.....	13
PREMIERE PARTIE : DONNEES BIOLOGIQUES NECESSAIRES A L'ETUDE DES COULEURS CHEZ LES PSITTACIFORMES	17
I. RAPPELS GENETIQUES DE BASE	17
1. <i>Présentation du génome</i>	17
a. Constitution du chromosome.....	17
b. Caractéristiques des chromosomes.....	18
2. <i>Notion de gène et d'allèle</i>	21
a. Du chromosome au gène	21
b. Génotype et phénotype	22
c. Définition d'une mutation	22
d. Homozygotie et hétérozygotie.....	23
3. <i>Du génotype au phénotype</i>	23
a. Du gène à la protéine	23
b. Conséquences phénotypiques des mutations.....	25
c. Une mutation peut-elle donner plusieurs phénotypes ?.....	25
d. Un même phénotype peut-il être dû à des mutations différentes ?	26
4. <i>Petit rappel sur les divisions cellulaires</i>	27
a. Etapes préalables à la division cellulaire	27
b. Mitose	28
c. Méiose	30
d. Gamétogenèse et transmission de l'information génétique à la descendance	32
II. VARIABILITE GENETIQUE ET TRANSMISSION DES MUTATIONS	34
1. <i>Sources de variabilité génétique</i>	35
a. Non-correction des erreurs	35
b. Notion de brassage interchromosomique	35
c. Notion de brassage intrachromosomique	37
d. Transmission d'une mutation à la descendance	39
2. <i>Types de mutations</i>	39
a. Deux grands types de mutations : autosomiques ou liées au sexe.....	39
b. Mutations dominantes	40
c. Mutations récessives.....	40
III. PROBLEME DES COMPARAISONS ENTRE ESPECES	41
1. <i>Problématique</i>	41
2. <i>Éléments de réponse</i>	43
a. Origine des Psittaciformes et place dans le règne animal	43
b. Événements paléogéographiques	48
c. Evolution des Psittaciformes	51
d. Etude de la proximité entre espèces	52
d1. Diverses tentatives de classification des Psittaciformes.....	53
d2. Particularités des principaux sous-groupes de Psittaciformes.....	65
d3. Bilan sur les points de classification couramment admis.....	69
IV. BASES DE LA COLORATION DU PLUMAGE	70
1. <i>Rappels sur la plume</i>	70

a.	Développement.....	70
b.	Différents types de plumes.....	71
c.	Structure d'une plume et zones pigmentées	75
2.	<i>Couleurs présentes chez les Psittaciformes</i>	77
a.	Coloration structurale	77
a1.	Blanc.....	77
a2.	Bleu	77
a3.	Irisation.....	80
a4.	Émission de rayons ultra-violet non visibles pour l'homme	80
a5.	Fluorescence	81
b.	Coloration pigmentaire.....	82
b1.	Mélanines	82
b2.	Psittacines.....	86
c.	Coloration mixte (vert)	90
3.	<i>Facteurs du milieu influençant la couleur</i>	90
a.	Alimentation	90
a1.	Influence de l'alimentation sur les psittacines	90
a2.	Influence de l'alimentation sur les mélanines	92
a3.	Influence de l'alimentation sur la coloration structurale.....	93
b.	Luminosité.....	95
c.	Parasitisme.....	95
d.	Autres affections.....	96
e.	Autres facteurs.....	97
SECONDE PARTIE - MUTATIONS DE COULEUR DES PSITTACIFORMES		99
I.	QUELQUES PRECISIONS SUR L'EXPRESSION DES MUTATIONS ET LA CLASSIFICATION DES PHENOTYPES.....	99
1.	<i>Rapport entre la coloration du plumage et celle des yeux, du bec et des pattes</i>	99
2.	<i>Dilution</i>	100
3.	<i>Schizochroisme</i>	100
4.	<i>Mélanisme</i>	100
II.	MUTATIONS INTERESSANT LES PSITTACINES.....	101
1.	<i>Caractéristiques générales</i>	101
2.	<i>Mutations connues à ce jour</i>	101
a.	Bleu.....	101
b.	Parbleu.....	104
c.	<i>Tangerine</i>	107
d.	Joues jaunes.....	108
III.	MUTATIONS INTERESSANT LES MELANINES	109
1.	<i>Caractéristiques générales</i>	109
2.	<i>Mutations connues à ce jour</i>	109
a.	Lutino	109
b.	Cinnamon	112
c.	Dilué	113
d.	<i>Faded</i>	116
e.	Isabelle.....	118
f.	Dilué dominant.....	118
g.	Dilution liée au sexe	119
h.	<i>Fallow</i>	121
IV.	MUTATIONS INTERESSANT LA COLORATION STRUCTURALE	123
1.	<i>Caractéristiques générales</i>	123
2.	<i>Mutations connues à ce jour</i>	123
a.	Facteur foncé	123

b. Gris-vert.....	125
c. Violet	126
d. Slate	127
V. MUTATIONS MODIFIANT LA REPARTITION DES PIGMENTS DANS LE PLUMAGE	128
1. <i>Caractéristiques générales</i>	128
2. <i>Mutations connues à ce jour</i>	129
a. Opaline	129
b. Pie dominante	131
c. Pie aux yeux noirs	133
d. Pie récessive	134
e. Pie ADM.....	135
f. <i>Headspot pied</i>	136
g. <i>Spangle</i>	137
h. <i>Mottle</i>	138
i. Mélanistique	139
j. Ventre rouge	141
VI. PRINCIPALES COMBINAISONS DE LOCI MUTES.....	142
1. <i>Combinaisons avec l'allèle bleu</i>	142
a. Albinos	142
b. Ivoire	143
c. Gris	145
d. Blanc et argenté clair	145
e. Gris dilué	147
f. Crème.....	149
g. Bleu <i>lime</i> et bleu platine	151
h. Cobalt et mauve.....	151
i. Violet bleu	152
j. Violet visuel	154
2. <i>Combinaison avec l'allèle lutino, le crème-ino</i>	154
3. <i>Combinaisons avec l'allèle cinnamon</i>	156
a. Fauve	156
b. <i>Cinnamon</i> facteur foncé	157
c. <i>Cinnamon</i> gris-vert	160
d. Jaune doré.....	160
e. Jaune doré bleu	162
f. Ailes en dentelles	163
4. <i>Combinaisons avec l'allèle opaline</i>	165
a. Bleu opaline.....	165
b. Lutino opaline.....	165
c. <i>Fallow</i> opaline	166
d. Parbleu opaline	167
e. Ivoire opaline	168
f. <i>Cinnamon</i> lutino opaline	168
g. <i>Cinnamon</i> albinos opaline	169
h. Opaline argentée.....	169
i. Fauve opaline	170
5. <i>Combinaisons avec l'allèle dilué</i>	171
a. Facteur foncé dilué	171
b. Mauve dilué et cobalt dilué	171
c. <i>Cinnamon</i> dilué	172
d. <i>Cinnamon</i> dilution foncée	173
6. <i>Combinaisons avec les allèles pies</i>	174
a. Pie vert foncé	174

b. Pie facteur foncé	174
7. Combinaisons avec l'allèle mélanistique	175
a. Cinnamon mélanistique	175
b. Gris-vert mélanistique	176
VII. ÉTAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LES LOCI DE COLORATION CHEZ LES	
PSITTACIFORMES	177
1. Éléments sur la nomenclature des gènes et des allèles	177
2. Locus ino lié au sexe	178
3. Locus ino autosomique	181
4. Locus cinnamon	183
5. Locus dilué (jaune)	185
6. Locus faded (isabelle)	187
7. Locus dilué dominant	188
8. Locus fallow	189
9. Locus bleu	192
10. Locus facteur foncé	196
11. Locus gris-vert	199
12. Locus violet	199
13. Locus kaki	201
14. Locus opaline	202
15. Locus mélanistique	204
16. Locus pie dominant	207
17. Locus pie récessif	210
18. Locus pie anti-dimorphisme (ADM)	211
19. Locus mottle	212
20. Locus slate	214
21. Locus gris avec allèle récessif	214
22. Locus slaty	215
23. Locus spangle	216
24. Locus orange	217
25. Locus tangerine	218
26. Locus brun	219
27. Locus clearbody	219
28. Locus suffusion rouge/orange	220
29. Gènes modificateurs	222
30. Locus ailes foncées (darkwing)	223
CONCLUSION	225
BIBLIOGRAPHIE	227
ANNEXE 1 - NOMS SCIENTIFIQUES, FRANÇAIS ET ANGLAIS DES	
PSITTACIFORMES CITES	231
ANNEXE 2 - DEFINITION DES MUTATIONS CITEES	236
ANNEXE 3 - DEFINITION DES COMBINAISONS DE MUTATIONS CITEES	240
ANNEXE 4 - BILAN DES APPELLATIONS FRANÇAISES ET ANGLAISES POUR	
LES MUTATIONS CITEES	243
ANNEXE 5 - BILAN DES APPELLATIONS FRANÇAISES ET ANGLAISES POUR	
LES COMBINAISONS DE MUTATIONS CITEES	247
ANNEXE 6 – PHOTOGRAPHIES DES PRINCIPALES MUTATIONS ET	
COMBINAISONS DE MUTATIONS DECRITES	250
ANNEXE 7 : PHOTOGRAPHIE DES PRINCIPALES MUTATIONS	256

ANNEXE 8 : PHOTOGRAPHIES DE CERTAINES COMBINAISONS DE MUTATIONS CITEES DANS LA THESE	262
---	------------

LISTE DES ABRÉVIATIONS

- ADN : Acide Désoxyribonucléique
- ADM : Anti-Dimorphisme
- ARN : Acide Ribonucléique
- BCIRF : *Body Colour Intensity Reducting Factor*
- COI : Congrès Ornithologique International
- MC1R : *Melanocortin-1-receptor*
- MSH : *Melanine Stimulating Hormone*
- PBFD : *Psittacine Beak and Feather Disease*
- PCA : *Principal Component Analysis*
- PCR : *Polymerase Chain Reaction*
- PKD : *Polykystic Kidney Disease*
- UOF : Union Ornithologique de France
- UV : Ultra-violets

LISTE DES FIGURES

Figure 1 - Chromosomes en métaphase d'un Ara ararauna mâle et son caryotype	19
Figure 2 - Schéma d'un chromosome sub-métacentrique	20
Figure 3 - Schéma d'une paire de chromosomes homologues chez un individu hétérozygote..	20
Figure 4 - Mitose (cellule à 2 chromosomes à 2 chromatides)	29
Figure 5 - Méiose (cellule à 2n=4 chromosomes à 2 chromatides)	31
Figure 6 - Gamétogenèse (mâle et femelle en parallèle).....	33
Figure 7 - Brassage interchromosomique (individus à 2n=2 chromosomes).....	36
Figure 8 - Brassage intrachromosomique.....	38
Figure 9 - Arbre phylogénétique des Psittaciformes d'Australie et de Nouvelle Zélande.....	57
Figure 10 - Arbre phylogénétique de quelques espèces de Psittaciformes	59
Figure 11 - Propositions d'évolution pour les plumes barrées et la tache sur la nuque chez quelques platycerques.....	60
Figure 12 - Arbre phylogénétique basé sur le séquençage du gène mitochondrial du cytochrome b	62
Figure 13 - Arbre phylogénétique basé sur l'étude du gène <i>Spindlin</i>	64
Figure 14 - Développement d'une plume.....	72
Figure 15 - Structure d'une plume	74
Figure 16 - Coupe d'une barbe type.....	76
Figure 17 - Coupe d'une barbe de plume bleue	78
Figure 18 - Coupe d'une barbe de plume noire.....	83
Figure 19 - Synthèse des mélanines	85
Figure 20 - Coupe de barbe d'une plume jaune ou rouge	91
Figure 21 - Coupe de barbe d'une plume verte	91
Figure 22 - Coupe de barbe chez un oiseau albinos (bleu lutino)	144
Figure 23 - Coupe de barbe chez un oiseau ivoire (<i>cinnamon</i> bleu).....	144
Figure 24 - Coupe de barbe chez un oiseau gris (gris-vert bleu)	146
Figure 25 - Coupe de barbe chez un oiseau blanc ou argenté clair (bleu dilué)	146
Figure 26 - Coupe de barbe d'un oiseau gris dilué (dilué gris-vert bleu)	148
Figure 27 - Coupe de barbe d'un oiseau crème (<i>cinnamon</i> gris-vert bleu dilué).....	150
Figure 28 - Coupe de barbe d'un oiseau cobalt (bleu facteur foncé sous forme hétérozygote)	153
Figure 29 - Coupe de barbe d'un oiseau mauve (bleu facteur foncé sous forme homozygote)	153
Figure 30 - Coupe de barbe d'un oiseau violet (bleu, violet sous forme hétérozygote et facteur foncé sous forme hétérozygote)	155
Figure 31 - Coupe de barbe d'un oiseau crème-ino (parbleu lutino)	158
Figure 32 - Coupe de barbe d'un oiseau fauve (<i>cinnamon</i> gris-vert bleu).....	158
Figure 33 - Coupe de barbe d'un oiseau moutarde (<i>cinnamon</i> facteur foncé).....	159
Figure 34 - Coupe de barbe d'un oiseau moutarde (<i>cinnamon</i> gris-vert)	161
Figure 35 - Coupe de barbe d'un oiseau ailes en dentelles (<i>cinnamon</i> lutino)	164
Figure 36 - Positionnement sur le chromosome Z de quatre loci d'intérêt dans l'étude des couleurs	180
Figure 37 - Effet des loci <i>ino</i> et <i>ino</i> non lié au sexe (coupe de barbe)	180
Figure 38 - Effet du locus <i>cinnamon</i> (coupe de barbe)	184
Figure 39 - Effet du locus <i>dilué</i> (coupe de barbe).....	186
Figure 40 - Effet du locus <i>fallow</i> (coupe de barbe).....	191
Figure 41 - Effet du locus <i>bleu</i> (coupe de barbe).....	194
Figure 42 - Effet des allèles parbleus (coupe de barbe)	194
Figure 43 - Effet de l'allèle facteur foncé sous forme hétérozygote (coupe de barbe).....	198
Figure 44 - Effet de l'allèle facteur foncé sous forme homozygote (coupe de barbe).....	198
Figure 45 - Effet du locus <i>gris-vert</i> (coupe de barbe)	200
Figure 46 - Effet du locus <i>violet</i> (coupe de barbe).....	200

Figure 47 - Effet du locus <i>mélanistique</i> chez la Perruche omnicolore (coupe de barbe).....	206
Figure 48 - Effet du locus <i>mélanistique</i> chez les loriquets (coupe de barbe).....	206
Figure 49 - Effet du locus <i>pie</i> dans les panachures (coupe de barbe)	208
Figure 50 - Effet du locus <i>corps clair</i> (coupe de barbe)	221

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 – Code génétique	24
Tableau 2 – Proposition de classification des Psittaciformes.....	44
Tableau 3 - Evénements paléogéographiques et évolution des Psittaciformes	50
Tableau 4 – Résumé des principales classifications des Psittaciformes	55

INTRODUCTION

Présentation des Psittaciformes

(GRIFFITH *et al.*, 2006)

- Morphologie -

Les Psittaciformes (perroquets et perruches dans le langage courant) sont un vaste groupe comprenant 353 espèces, réparties en 84 genres. Ils apparaissent comme un ancien lignage qui n'est pas étroitement relié aux autres oiseaux. Ils se caractérisent par la possession d'une large tête armée d'un puissant bec crochu et d'un cou de dimensions réduites. Enfin, ce sont des zygodactyles : leurs doigts II et III sont dirigés vers l'avant, tandis que leurs doigts I et IV vont vers l'arrière. Cette conformation des pattes, adjointe à la dextérité de leur bec, en fait des oiseaux agiles et de très bons grimpeurs. Ils présentent cependant une certaine diversité morphologique. Ainsi, ils peuvent peser près de deux kilogrammes pour l'Ara hyacinthe, tandis que les micropsittes ou perruches pygmées (genre *Micropsitta*) font autour des dix grammes. Globalement, l'absence de dimorphisme sexuel semble être la règle chez les Psittaciformes, du moins pour les espèces d'Afrique et d'Amérique. En revanche, il est souvent possible de distinguer aisément le mâle de la femelle dans les taxons australiens et asiatiques.

- Habitat -

Les Psittaciformes se retrouvent pratiquement sur tous les continents : Afrique, Australie, Asie et Amérique. En outre, ils occupent des habitats très divers: ils vivent aussi bien dans les forêts tempérées que dans la savane, les broussailles, les mangroves, les marais, les zones cultivées, le semi-désert ou encore dans les forêts pluviales tropicales. Ils ont donc une répartition cosmopolite, mais vivent principalement dans les régions tropicales et subtropicales. Il existe toutefois un certain nombre d'espèces dans les régions plus tempérées d'Australie et de Nouvelle Zélande.

Aucune espèce de perroquet n'effectue de migrations. En revanche, certaines espèces comme le Perroquet gris du Gabon ont un comportement nomade et peuvent parcourir de longues distances à la recherche de nourriture : ils sont capables de voler sur plus de trente kilomètres en une journée.

- Alimentation -

Les perroquets sont avant tout des mangeurs de graines. Ainsi, à l'exception des aras, de quelques cacatoès et du Psittichas de Pesquet, la majorité des perroquets délaissent la partie charnue des fruits au profit de l'amande à haute qualité nutritionnelle située dans le noyau. Certains aras ne se contentent pas de se nourrir de fruits : ils mangent également des fleurs ou des feuillages. Les Loriidae, quant à eux, se nourrissent de nectar et de pollen. Pour se faire, leur langue est longue et possède à son extrémité des papilles épidermiques érectiles. Les Psittaciformes s'alimentent le plus souvent dans les arbres : ils y sont relativement à l'abri des prédateurs. Toutefois, il arrive qu'ils descendent à terre pour récupérer les fruits et les graines tombés. Chez certaines espèces telle la Perruche ondulée, la plus grande part du temps de recherche de nourriture s'effectue à même le sol. Les aliments d'origine animale occupent une faible part du régime des perroquets. Il arrive cependant que les larves de scarabées, les insectes, notamment les lépidoptères, fassent partie du menu de ces espèces. L'Ara hyacinthe ingère même certains mollusques. Les Psittaciformes restent des opportunistes qui présentent de grandes capacités d'adaptation.

- Reproduction -

Les perroquets utilisent des cavités naturelles creusées dans les arbres ou même les nids d'autres espèces pour y déposer leurs oeufs. Il existe toutefois quelques rares exceptions à cette pratique. Certaines espèces nichent en effet dans les falaises, les berges d'un cours d'eau ou encore dans les termitières. La Perruche-souris est la seule espèce à construire elle-même un nid de branchage. Chez toutes les espèces, les petits sont nourris par régurgitation des parents. Comparés aux autres espèces d'oiseaux, les Psittaciformes ont tendance à grandir et mûrir plus lentement. Mais là encore, cela varie beaucoup d'une espèce à l'autre. Ainsi, alors que la Perruche ondulée est mature sexuellement vers six mois, la plupart des grandes espèces devront attendre plusieurs années avant de pouvoir se reproduire.

- Elevage et couleurs -

Les Psittaciformes sont très admirés du grand public : outre leurs couleurs souvent vives, ils comprennent de nombreuses espèces capables de parler. Cette particularité explique l'intérêt que l'homme leur a toujours porté. Depuis plusieurs siècles, ils ont donc été maintenus en captivité. Par ailleurs, si la couleur verte est très largement répandue chez les Psittaciformes (au

contraire des autres espèces), il serait presque possible d'affirmer que ce groupe se caractérise justement par la variété incroyable de ses couleurs. C'est ainsi que les perruches et les perroquets ont commencé à être sélectionnés pour leur plumage. À l'origine, les mutations ont été repérées dans la nature. Mais très vite elles sont apparues en captivité. Les éleveurs ont alors cherché à les fixer et à les reproduire à volonté. Dans ce but, ils ont formé artificiellement des couples. Certains ont également eu recours à des hybridations, afin de faire passer une mutation jugée intéressante d'une espèce à une autre. Ces pratiques désormais vivement déconseillées aboutissent le plus souvent à des oiseaux à la morphologie et à la taille éloignée du standard recherché. En outre, il est fréquemment rapporté que ces individus sont plus fragiles que leurs congénères.

Le corolaire malheureux de cet extraordinaire intérêt pour la coloration des perroquets est la multiplication des dénominations de mutations. Une même mutation peut porter jusqu'à une dizaine de noms différents dans la même langue. Comme les rares efforts de standardisation n'ont pas eu l'effet escompté, il reste un énorme travail à faire sur ce sujet. En outre, la grande majorité des informations dans ce domaine sont des données d'éleveurs. Il existe bien quelques données scientifiques, mais elles portent avant tout sur la classification des Psittaciformes ou sur la nature de leurs pigments.

Dans cette thèse je m'attacherai donc à faire un état des connaissances actuelles sur la coloration des perruches et des perroquets. Comme ce sont des espèces assez particulières, je ferai tout d'abord un bilan sur les aspects caractéristiques des Psittaciformes dans le domaine de la génétique et je verrai en quelle mesure il est possible d'extrapoler les données d'un taxon à l'autre, malgré l'impressionnante diversité de ce groupe. Je présenterai ensuite la coloration du plumage à proprement parler, avec les points propres aux Psittaciformes. Je listerai alors l'ensemble des mutations documentées à ce jour avec leurs différentes caractéristiques. Enfin, je ferai un état des lieux sur les connaissances que nous avons des loci et des allèles de coloration chez les perruches et perroquets. Dans les dernières parties, je m'attacherai tout particulièrement à clarifier la nomenclature pour avoir enfin une uniformisation des appellations, toutes espèces de Psittaciformes confondues. Pour des raisons de simplicité et de clarté de lecture, les espèces et les mutations seront citées uniquement en français. Leurs équivalents anglais et les noms scientifiques sont listés en annexe.

PREMIÈRE PARTIE : DONNÉES BIOLOGIQUES NÉCESSAIRES À L'ÉTUDE DES COULEURS CHEZ LES PSITTACIFORMES

I. RAPPELS GENETIQUES DE BASE

(FOUCHER, 1991 ; MINVIELLE, 1990 ; COQUERELLE, 2000)

1. Présentation du génome

Le génome est l'ensemble du matériel génétique de l'individu situé dans le noyau de chaque cellule. C'est le support de l'information génétique. Il est constitué d'acide désoxyribonucléique ou ADN. C'est une longue molécule formée d'unités élémentaires appelées nucléotides. Les nucléotides sont composés d'un sucre (le désoxyribose), d'une base purique (adénine, guanine) ou pyrimidique (cytosine, thymine) et d'un groupement phosphate. Il existe quatre types de nucléotides qui diffèrent par leur base. Ils sont combinés dans un ordre particulier propre à chaque individu. C'est cette séquence originale qui est le support de l'information génétique. L'ADN est en fait constitué de deux brins dits complémentaires, liés entre eux par des liaisons faibles (liaisons hydrogène). On parle d'ADN double brin ou encore bicaténaire, par opposition à l'ADN simple brin. La complémentarité entre brins repose sur le fait que les bases s'assemblent deux par deux. Ainsi, l'adénine se lie à la thymine et la cytosine à la guanine. Les deux brins comportent donc des séquences de bases qui se correspondent parfaitement. La liaison entre les bases force les deux brins à s'enrouler l'un autour de l'autre, formant ainsi la fameuse double hélice d'ADN.

a. Constitution du chromosome

Chaque molécule d'ADN est condensée en une structure appelée chromosome. Au maximum de compaction, quand la cellule va se diviser, ces chromosomes sont visibles au microscope optique. C'est à ce moment que les noyaux sont observés pour réaliser ce que l'on appelle un caryotype, c'est-à-dire la visualisation de l'ensemble des chromosomes condensés. La réalisation des caryotypes est un bon moyen d'avoir une première idée du matériel génétique d'un individu.

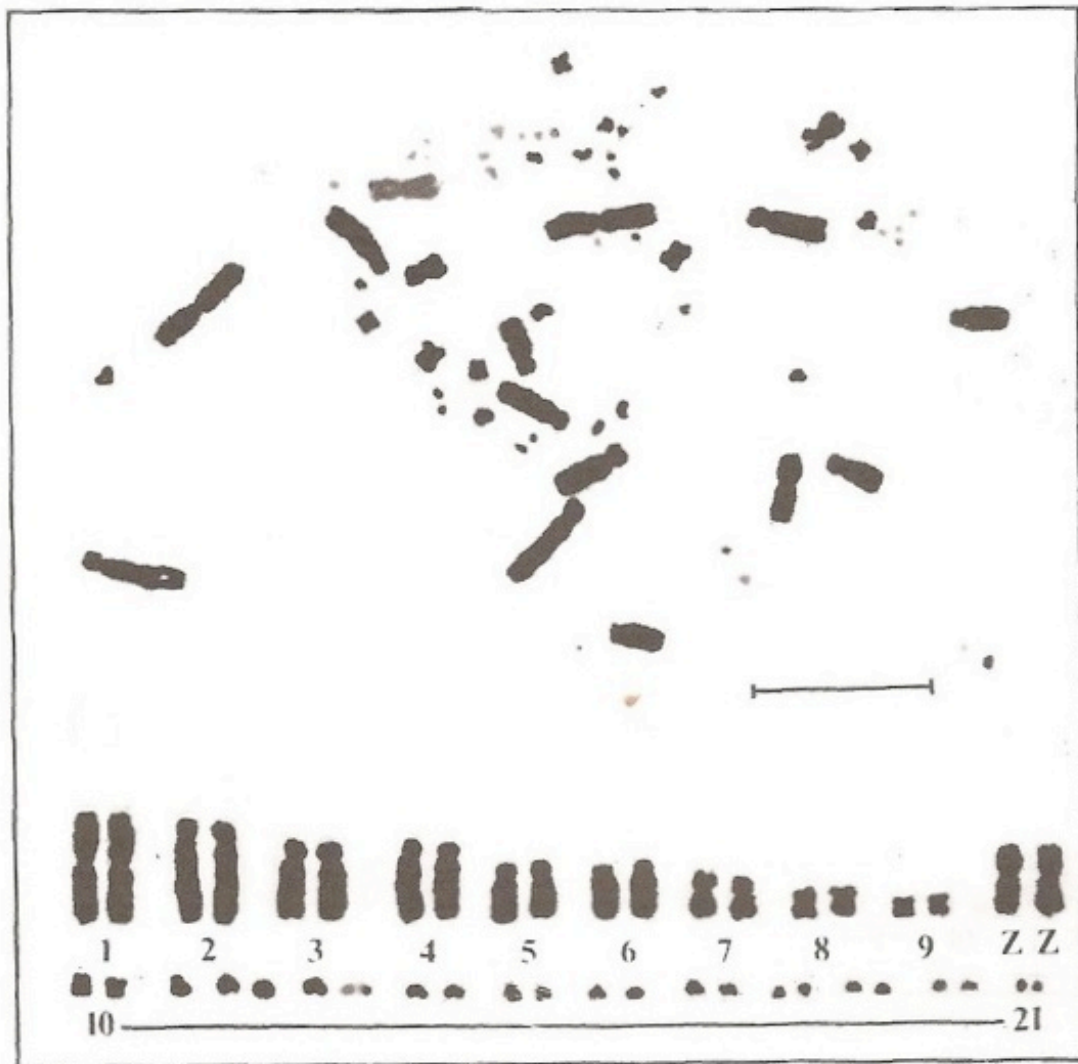
Les chromosomes peuvent être classés par paires : comme beaucoup d'autres êtres vivants, les perroquets sont diploïdes. Ils possèdent en effet deux copies de chaque chromosome. En tant qu'oiseaux, leur caryotype offre une autre particularité : on y distingue deux types de chromosomes, les macrochromosomes de grande taille et de nombreux microchromosomes beaucoup plus petits que les précédents. Le caryotype se définit par le nombre de paires de chromosomes de chacune de ces catégories et par la forme des chromosomes. Ce nombre est constant au sein d'une même espèce. En revanche, il varie dans une large mesure entre les espèces, parfois dans un même genre. (*figure 1*) Notons également que le caryotype permet de distinguer les mâles et les femelles : une paire de chromosomes, les chromosomes sexuels, diffèrent entre les deux sexes. Les oiseaux mâles possèdent deux chromosomes sexuels de morphologie identique, appelés Z. Les femelles, elles, possèdent deux chromosomes sexuels différents : un Z et un W.

Un chromosome est en réalité formé de deux molécules d'ADN identiques. Les molécules, ou chromatides, sont rattachées par une zone appelée centromère. C'est lui qui marque la limite entre les bras courts et les bras longs de chaque chromatide. Comme nous l'avons vu, la cellule contient deux exemplaires de chaque chromosome. L'un d'eux est hérité de la mère, c'est le chromosome maternel. L'autre vient du père. Ils ne contiennent pas exactement la même information puisque les deux parents sont différents. (*figures 2 et 3*)

b. Caractéristiques des chromosomes

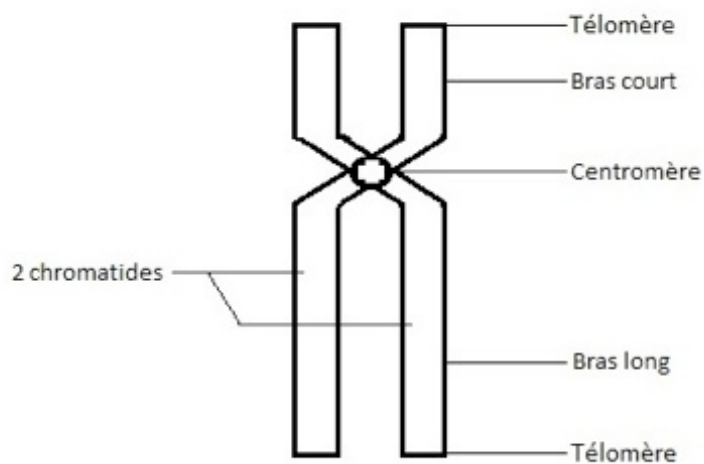
Il est possible de différencier les chromosomes sur la base de plusieurs critères. Le plus évident est bien sûr la taille : tous les chromosomes ont des dimensions différentes, que ce soit parmi les macro- ou les microchromosomes. Un deuxième critère facile à évaluer est la position du centromère. S'il est en position centrale, délimitant deux bras de taille égale, nous parlons de chromosome métacentrique. Si le centromère n'est pas tout à fait en position centrale, il s'agit d'un chromosome submétacentrique. Si le centromère est au contraire placé de telle sorte qu'il définit deux bras très inégaux en taille, c'est un chromosome acrocentrique. Enfin, quand le centromère est situé à l'extrémité de la chromatide et que le chromosome ne comporte plus qu'un seul bras, le chromosome est appelé télocentrique. Tous ces critères sont tout à fait valables chez les Psittaciformes.

Figure 1 - Chromosomes en métaphase d'un Ara ararauna mâle et son caryotype
DE LUCCA et al. (1991)



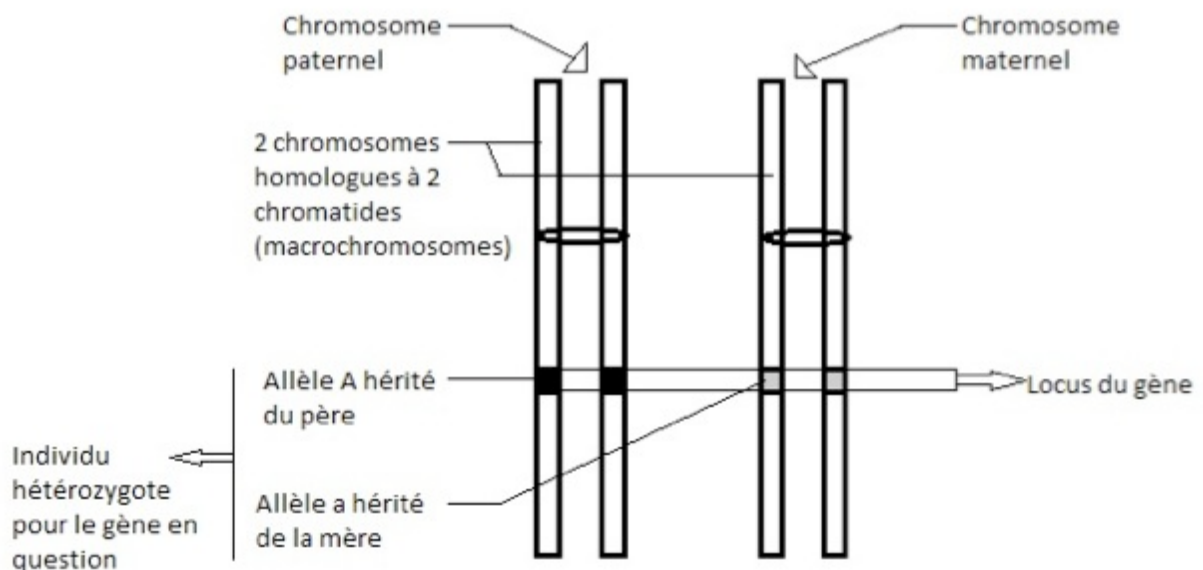
Sur cette photographie, les chromosomes d'un Ara ararauna mâle sont présentés en métaphase de mitose et colorés pour être visible au microscope optique. La barre représente 10 μm . Dans la partie inférieure du cadre, les chromosomes sont classés par paire pour une meilleure visualisation : de 1 à 9 les macrochromosomes, de 10 à 21 les microchromosomes et la paire de chromosomes sexuels (ZZ).

Figure 2 - Schéma d'un chromosome sub-métacentrique



Comme les mammifères et autres oiseaux, les Psittaciformes possèdent des chromosomes constitués de deux chromatides. Celles-ci se croisent au centromère. Cela les divise en deux segments ou bras. Ces derniers sont de taille variable, ce qui permet de définir le type de chromosome. Ici il s'agit d'un chromosome sub-métacentrique : il possède des bras courts et des bras longs.

Figure 3 - Schéma d'une paire de chromosomes homologues chez un individu hétérozygote



Deux chromosomes homologues sont représentés, l'un d'origine paternelle et l'autre d'origine maternelle. Chacun comporte deux chromatides. Le locus est l'emplacement du gène sur le chromosome. Le gène est la séquence d'ADN qui code une protéine. Il se présente ici sous deux allèles A et a. Les allèles étant différents sur les chromosomes homologues, l'individu est qualifié d'hétérozygote pour ce gène.

Enfin, la coloration est un bon moyen de différencier les chromosomes entre eux. C'est d'ailleurs sur cela que se fonde la création des caryotypes. Il existe différents types de coloration. Cela permet de faire apparaître un certain nombre de bandes dont la répartition varie d'un chromosome à l'autre. D'autres techniques font appel à la fluorescence pour distinguer des parties bien précises des chromosomes. Cela permet notamment de repérer un gène et de mettre en évidence une éventuelle translocation (échange d'un fragment de chromatide entre deux chromosomes de paires différentes). Enfin, il est également possible de repérer des marqueurs micro- ou mini-satellites, c'est-à-dire de petites séquences répétitives d'ADN qui apparaissent plusieurs fois dans le génome. Ce sont de bons moyens pour mettre en évidence les caractéristiques des différents individus ou groupes d'individus. Si différentes techniques de coloration ont été réalisées chez les Psittaciformes, il n'en est pas de même pour le recours à la fluorescence ou aux marqueurs micro- ou mini-satellites : ils supposent une connaissance du génome qui est malheureusement loin d'être effective chez ces espèces.

2. Notion de gène et d'allèle

a. Du chromosome au gène

Comme nous l'avons vu plus haut, chaque brin d'ADN contenu dans un chromosome est en fait une succession de nucléotides placés dans un ordre précis. La séquence obtenue est divisée en de nombreux gènes. Un gène est le fragment d'ADN qui porte l'information codant une protéine (enzyme, précurseur, hormone, récepteur...). Chaque gène est situé à un endroit particulier du génome appelé locus. Le locus est le même pour un même gène entre tous les individus d'une même espèce et souvent entre individus d'espèces différentes. Ce gène peut se présenter sous plusieurs formes appelées allèles. Prenons l'exemple d'un gène qui coderait une enzyme permettant de synthétiser la psittacine (pigment responsable de la coloration jaune des plumes chez les Psittaciformes). Chez un oiseau sauvage, le plumage comporte du jaune. Le gène en question est donc sous la forme primitive de l'allèle dit sauvage. En revanche, chez certains individus, la séquence des nucléotides a été modifiée de telle façon que l'enzyme ne peut plus être présente sous forme fonctionnelle. Cet oiseau porte un allèle muté. La psittacine ne sera plus synthétisée par l'enzyme non fonctionnelle et le jaune n'apparaîtra plus dans le plumage.

b. Génotype et phénotype

Le génotype est l'ensemble des allèles possédés par un individu. Comme son nom l'indique, il est donc directement lié au matériel génétique. Le phénotype est l'ensemble des caractères qui composent l'aspect du sujet. Il est donc en définitive la conséquence du génotype, mais également des différents facteurs environnementaux ou facteurs du milieu. Ainsi, le génotype responsable de la coloration d'un oiseau est l'ensemble des allèles qui codent les différents pigments et la structure des plumes. Le phénotype, lui, est la couleur finale arborée par l'animal en question.

c. Définition d'une mutation

Une mutation génétique est la modification de la séquence des nucléotides formant l'ADN. Si un seul nucléotide est concerné, nous parlons de mutation ponctuelle. La mutation peut soit modifier uniquement la séquence de nucléotides (mutation par substitution d'un ou plusieurs nucléotides), soit modifier la longueur du gène (mutation par insertion de nucléotides, avec rallongement du gène, ou mutation par délétion de nucléotides, avec raccourcissement de la séquence codante). Il existe deux types principaux de mutation par substitution : la transversion et la transition. Dans le premier cas, une base purique est remplacée par une base pyrimidique (ou inversement). Lors d'une mutation par transition, une base purique prend la place d'une autre base purique, ou une base pyrimidique celle d'une base pyrimidique. La modification de la séquence de nucléotides peut entraîner une modification dans l'enchaînement des acides aminés constituant la protéine pour laquelle code le gène. Si cette modification concerne un ou des acides aminés essentiels pour la structure ou la fonction de la protéine finale, elle ne pourra plus jouer son rôle. Le phénotype sera donc modifié par rapport au type sauvage.

Il existe également des mutations dites chromosomiques. Elles s'effectuent en effet non plus à l'échelle du gène, mais à celle du chromosome. Nous en connaissons plusieurs types : monosomie (perte d'un des chromosomes de la paire), trisomie (trois chromosomes au lieu de deux), translocation (échange d'un fragment de chromatide entre deux chromosomes de paires différentes)... Ces mutations sont rares dans une population.

Enfin, lorsqu'une variation de séquence n'a pas de conséquence sur la protéine, on ne parle pas de mutation mais de polymorphisme.

d. Homozygotie et hétérozygotie

Comme chaque individu possède des chromosomes paternels et des chromosomes maternels, il détient obligatoirement deux allèles pour chacun de ses gènes. Ces deux allèles peuvent être identiques : l'individu est alors dit homozygote pour ce gène. Il est soit homozygote sauvage (il possède deux allèles sauvages du gène), soit homozygote muté (il présente alors la même mutation pour le gène en question). Toutefois, il est fréquent que l'individu ait hérité de deux allèles différents de ses parents. Il est dans ce cas appelé hétérozygote. Il peut avoir un allèle sauvage et un allèle muté ou deux allèles mutés différents.

3. Du génotype au phénotype

a. Du gène à la protéine

Comme nous l'avons vu, le gène est une séquence de nucléotides. La protéine, elle, est une séquence d'acides aminés. Passer d'un gène à une protéine revient donc à passer d'une séquence de nucléotides à une séquence d'acides aminés. Il existe quatre nucléotides différents, regroupés en deux catégories (voir le paragraphe I-1.). En revanche, il existe vingt-deux acides aminés (alanine, arginine, asparagine, acide aspartique, cystéine, acide glutamique, glutamine, glycine, histidine, isoleucine, leucine, lysine, méthionine, phénylalanine, proline, sérine, thréonine, tryptophane, tyrosine, valine). Chacun de ces acides aminés est codé par un assemblage de trois nucléotides, encore appelé codon. La correspondance entre les codons et les acides aminés constitue le code génétique. (*tableau 1*) Il existe également quelques codons qui ne codent pour aucune molécule. Il s'agit des codons stop : ce sont eux qui indiquent la fin de la séquence correspondant à la protéine synthétisée (*tableau 1*).

Entre la molécule d'ADN et la protéine, il existe une molécule transitoire du matériel génétique : l'ARN (acide ribonucléique). L'ADN est tout d'abord transcrit en ARN, qui sera traduit en protéine. L'ARN se distingue de l'ADN par la présence d'une base uracile (U) à la place de la thymine (T). Ainsi, dans le tableau du code génétique, on trouve la base uracile (*tableau 1*).

Tableau 1 – Code génétique

	U		C		A		G		
U	UUU	Phénylalanine	UCU	Sérine	UAU	Tyrosine	UGU	Cystéine	U
	UUC		UCC		UAC		UGC		C
	UUA	Leucine	UCA		UAA	STOP	UGA	STOP	A
	UUG		UCG		UAG	STOP	UGG	Tryptophane	G
C	CUU	Leucine	CCU	Proline	CAU	Histidine	CGU	Arginine	U
	CUC		CCC		CAC		CGC		C
	CUA		CCA		CAA	Glutamine	CGA		A
	CUG		CCG		CAG		CGG		G
A	AUU	Isoleucine	ACU	Thréonine	AAU	Asparagine	AGU	Sérine	U
	AUC		ACC		AAC		AGC		C
	AUA	Méthionine	ACA		AAA	Lysine	AGA	Arginine	A
	AUG		ACG		AAG		AGG		G
G	GUU	Valine	GCU	Alanine	GAU	Acide aspartique	GGU	Glycine	U
	GUC		GCC		GAC		GGC		C
	GUA		GCA		GAA	Acide glutamique	GGA		A
	GUG		GCG		GAG		GGG		G

Ce tableau présente le code génétique. Les lettres U, C, G et A correspondent aux nucléotides de la molécule d'ARN: respectivement l'uracile, la cytosine, la guanine et l'adénosine. A chaque codon correspond l'acide aminé ou un codon STOP.

b. Conséquences phénotypiques des mutations

Il est possible de distinguer différents types de mutations selon leur conséquence sur les protéines, donc potentiellement sur le phénotype de l'animal. Il existe ainsi tout naturellement des mutations qui aboutissent à la substitution d'un acide aminé structurellement ou fonctionnellement capital pour la protéine. Il s'agit de mutation faux-sens. La protéine synthétisée sera entière, mais ne pourra assumer sa fonction. Si cette protéine joue un rôle dans l'expression phénotypique (enzyme à l'origine de la synthèse d'un pigment, précurseur d'un pigment), le phénotype sera modifié suite à cette mutation génétique. Dans d'autres cas, la nouvelle séquence de nucléotides correspond à un autre codon qui donne le même acide aminé. Cela est dû au fait que le code génétique est redondant : plusieurs codons peuvent donner le même acide aminé. Nous parlons alors de mutation silencieuse ou de polymorphisme. Il est également possible que la mutation aboutisse à l'apparition d'un codon stop prématuré. C'est le cas pour certaines mutations ponctuelles, ainsi que lors d'une modification de la longueur du gène (par délétion ou par insertion). Il s'agit d'une mutation non-sens. La protéine produite sera tronquée, ce qui l'empêche de jouer son rôle dans la majorité des cas. En résumé, le phénotype sera altéré potentiellement pour les mutations non-sens et faux-sens, ainsi que pour les mutations avec décalage de la séquence de lecture ou cadre de lecture provoquées par des délétions et insertions.

c. Une mutation peut-elle donner plusieurs phénotypes ?

Plusieurs situations peuvent expliquer le fait qu'une même mutation puisse aboutir à des phénotypes différents.

Les facteurs environnementaux peuvent ainsi jouer un grand rôle dans l'expression phénotypique de certains caractères. Cet aspect sera détaillé dans une partie ultérieure. Pour ne prendre qu'un seul exemple dans le domaine de la coloration du plumage : un défaut majeur d'apport alimentaire en précurseurs de pigments pourrait expliquer que la couleur finale ne soit pas celle attendue, sans pour autant qu'il y ait une mutation génétique sous-jacente. Ainsi, deux individus porteurs des mêmes allèles peuvent arborer des plumages plus ou moins vifs, plus ou moins colorés.

L'action de gènes modificateurs peut également influencer sur le phénotype final. Ce sont une série de gènes qui peuvent stimuler ou freiner l'expression d'autres gènes. Ainsi, chez le

chien, ils sont responsables du large éventail de teintes du sable au fauve. Ils peuvent donc foncer ou éclaircir la coloration. Chez les oiseaux en général et chez les perroquets en particulier, ce mécanisme est relativement peu connu. L'existence de gènes modificateurs est très probable. Mais leur connaissance est pratiquement nulle à l'heure actuelle.

d. Un même phénotype peut-il être dû à des mutations différentes ?

Il est relativement fréquent qu'un phénotype soit obtenu par plusieurs mutations différentes. Cette situation se rencontre aussi bien entre espèces qu'au sein d'une même espèce. Plus les espèces sont éloignées d'un point de vue phylogénétique, plus la probabilité pour que ce soit une mutation identique qui donne le même phénotype est faible. Parmi les animaux de compagnie, ce phénomène est mieux connu chez le Chien et le Chat. Nous savons par exemple que, selon les races de Chien, ce ne sont pas les mêmes allèles qui donnent la couleur diluée. Inversement, plus les espèces ou les races sont proches et plus elles partagent d'allèles. Chez le Chat par exemple, il existe une affection rénale appelée la polykystose ou PKD (*Polykystic Kidney Disease*) qui se retrouve principalement chez les persans. La mutation en cause est autosomique dominant. Elle est également retrouvée dans des races proches du persan car croisées avec lui, l'*exotic shorthair* (persan à poils courts) par exemple ou encore le birman.

Les mutations peuvent se situer à plusieurs endroits du même gène ou concerner deux gènes différents. Voyons tout d'abord le cas où les différentes mutations sont présentes sur le même gène. Pour aboutir au même phénotype muté, il faut que la conséquence soit identique. Ce peut être ainsi deux mutations non-sens ou faux-sens produisant une protéine non fonctionnelle. Ce peut être également deux substitutions qui modifient le même acide aminé grâce à la redondance du code génétique. Deux insertions ou deux délétions peuvent aussi avoir les mêmes conséquences sur la protéine codée. Plus le gène est long et plus le nombre de mutations possibles est grand. Comme le gène touché est le même et que les conséquences phénotypiques des mutations sont identiques, il est très difficile de distinguer ces différents allèles. Seul le séquençage du gène (c'est-à-dire l'inventaire de ses nucléotides) en tout ou partie permet de distinguer les mutations. Une fois identifiées, il est possible de rechercher les allèles grâce à des techniques variées de biologie moléculaire (séquençage PCR (*Polymerase Chain Reaction*) en temps réel, hybridation de sondes spécifiques...).

Voyons maintenant le cas où les mutations se trouvent sur des gènes qui diffèrent entre les groupes d'individus mutés. Pour aboutir au même phénotype, il existe principalement deux cas de figure.

D'une part, les gènes peuvent coder des enzymes appartenant à la même voie métabolique de synthèse de pigment. Si cette voie est bloquée, le pigment ne sera pas exprimé, et ce quelle que soit l'enzyme mutée à l'origine du blocage. Cela est dû à la complexité des voies de synthèse des pigments car une synthèse se déroule toujours en plusieurs étapes. Il faut relativiser ce phénomène puisqu'il existe parfois des voies connexes de synthèse qui peuvent être activées si la voie principale est déficiente.

D'autre part, certains allèles ont pour propriété de masquer l'expression des allèles d'autres gènes. Il s'agit du phénomène d'épistasie. Chez le Chat par exemple, un individu tout noir peut être porteur d'allèles responsables de l'expression de motifs tigrés sur l'ensemble du corps ; il sera impossible de le savoir par la seule observation du phénotype. On dit que les allèles responsables d'une coloration noire uniforme sont épistatiques sur les allèles qui donnent un pelage tigré.

4. Petit rappel sur les divisions cellulaires

Il existe deux types de division cellulaire : la mitose et la méiose. La première concerne pratiquement toutes les cellules de l'organisme, à des rythmes plus ou moins importants. Elle permet notamment le développement puis la croissance par augmentation du nombre total de cellules. La méiose est un mode de division limité aux cellules germinales des gonades. Elle permet d'obtenir des gamètes. Nous verrons leurs différentes caractéristiques ci-dessous.

a. Etapes préalables à la division cellulaire

Préalablement à chaque division cellulaire, chaque brin d'ADN est copié à l'identique afin que chaque chromosome soit doté de deux bras porteurs de la même information. Durant la majorité du cycle cellulaire, les chromosomes sont en effet constitués d'un seul brin. La copie des brins d'ADN suit un processus bien défini. La double hélice est déroulée sur une courte distance pour que les enzymes de la réplication puissent accéder à la séquence de bases. C'est l'ADN polymérase qui est responsable de la copie. Et la réplication se poursuit tout au long de la molécule.

b. Mitose

Le but de la mitose est d'obtenir deux cellules filles qui contiennent exactement le même matériel génétique à partir d'une cellule mère. Elle a lieu tout le long de la vie de l'individu. Elle s'effectue en quatre étapes successives.

La première étape est la prophase. La chromatine se condense dans le noyau. Au maximum de condensation, les chromosomes sont parfaitement individualisés et possèdent chacun deux bras : chaque chromosome s'est dédoublé mais les copies sont encore attachées par le centromère. Parallèlement, le fuseau se forme et relie à terme les deux pôles nucléaires.

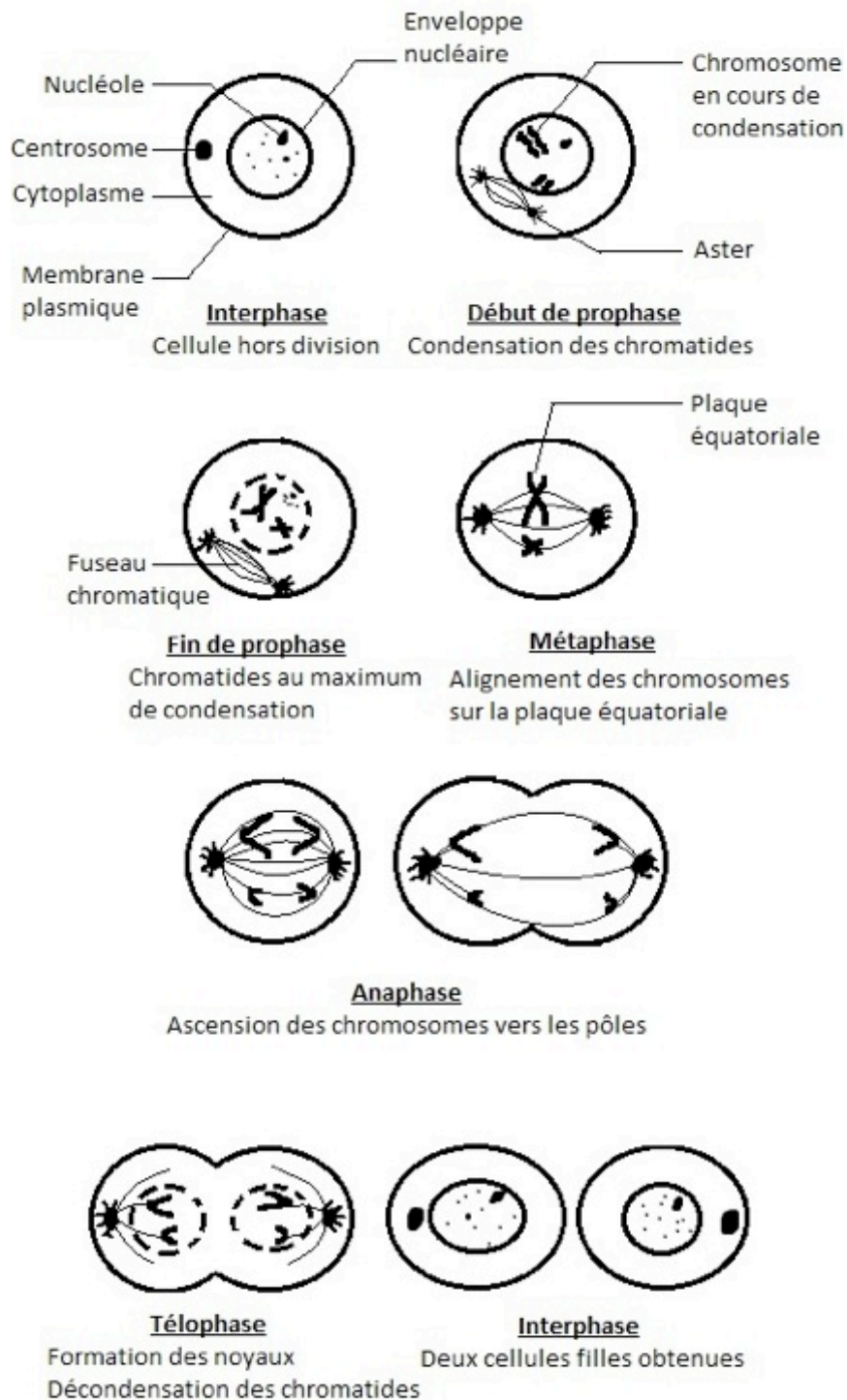
Lors de la deuxième étape, la métaphase, les chromosomes se rassemblent au centre du noyau, à égale distance des deux pôles. Ils forment la plaque équatoriale. L'enveloppe nucléaire commence à se désorganiser.

La troisième étape est l'anaphase. C'est l'ascension vers les pôles opposés d'un bras de chaque chromosome grâce au fuseau. Les futures cellules filles comporteront ainsi chacune l'ensemble des chromosomes.

Enfin, arrive la télophase durant laquelle les deux cellules filles se séparent par cloisonnement de la cellule mère et leurs noyaux respectifs se forment.

Le point le plus important de la mitose, est le fait qu'elle maintient une constance dans le nombre de chromosomes et qu'elle aboutit à deux cellules filles qui détiennent une information génétique identique entre elles et identique à celle de la cellule mère. (*figure 4*)

Figure 4 - Mitose (cellule à 2 chromosomes à 2 chromatides)
d'après COQUERELLE, 2000



La mitose est une division cellulaire qui permet la réplication à l'identique d'une cellule, appelée cellule mère. Elle aboutit à deux cellules, dites cellules filles. Elle peut être divisée en quatre étapes (prophase, métaphase, anaphase et télophase). La cellule représentée est à 2 chromosomes à 2 chromatides : elle possède 2 chromosomes, un petit et un grand (cas de la paire de chromosomes sexuels W et Z chez la femelle par exemple). Chaque chromosome comporte 2 chromatides.

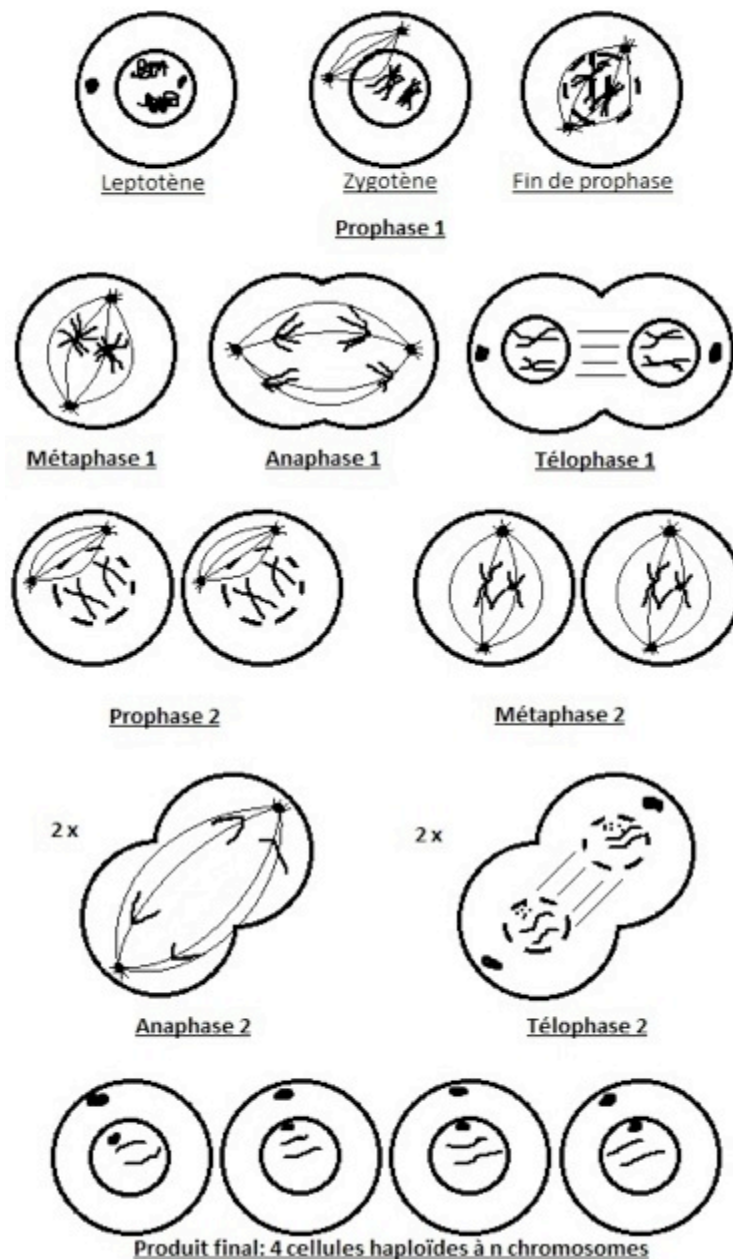
c. Méiose

La méiose est un type de division particulier qui vise à passer d'une cellule mère à $2n$ chromosomes, à deux chromatides chacun, à quatre cellules comportant chacune n chromosomes à une seule chromatide. Ce sont les gamètes. Ainsi, leur fusion lors de la fécondation donnera à nouveau une cellule diploïde, soit à $2n$ chromosomes. C'est donc la méiose qui permet de maintenir un nombre constant de chromosomes dans l'espèce.

La méiose peut être décomposée en deux grandes phases, chacune divisée en quatre : prophase, métaphase, anaphase et télophase. On parle de méiose 1 et de méiose 2. (*figure 5*)

La méiose 1, ou méiose sensu stricto, est l'étape cruciale : c'est elle qui permet une réduction de moitié du nombre de chromosomes dans les cellules filles. La prophase 1 est une phase complexe classiquement divisée en cinq étapes. Il y a tout d'abord le leptotène, pendant lequel les chromosomes se condensent. Ensuite vient le zygotène. C'est la phase d'appariement des chromosomes homologues : les chromosomes paternels et maternels s'assemblent par paire et deviennent solidaires. La condensation des chromosomes se poursuit. Au pachytène, la chromatine des chromosomes appariés a atteint son stade de compaction maximale. Les paires commencent alors à se cliver. Le clivage continue au diplotène. Les chromosomes homologues s'éloignent progressivement les uns des autres. Ils ne sont plus maintenus ensemble que par leur centromère et en certains points appelés chiasmas. Les chiasmas sont en fait des zones d'entrecroisement des chromatides de deux chromosomes homologues. Enfin, au diacène, l'enveloppe nucléaire se fragmente et le fuseau se forme. La méiose suit ensuite le processus classique d'une division. Lors de la métaphase 1, les chromosomes homologues ne sont plus appariés que par certains chiasmas relégués aux extrémités. À l'anaphase 1, les chromosomes homologues achèvent leur séparation et migrent chacun vers un des pôles de la cellule. Vient alors la télophase 1, étape pendant laquelle nous observons deux groupes de n chromosomes à deux chromatides regroupés aux deux pôles de la cellule. Parfois, les noyaux commencent à se reformer. Dans d'autres cas, les cellules filles enchaînent directement avec la méiose 2.

Figure 5 - Méiose (cellule à $2n=4$ chromosomes à 2 chromatides)
d'après COQUERELLE, 2000



La méiose permet de passer d'une cellule diploïde (ici à $2n=4$, soit à 2 paires de chromosomes homologues à 2 chromatides) à 4 cellules haploïdes (n chromosomes à une chromatide). Elle comprend 2 divisions successives, chacune avec 4 étapes : prophase (condensation des chromosomes), métaphase (chromosomes au centre de la cellule), anaphase (migration des chromosomes vers les pôles opposés de la cellule) et télophase (constitution de 2 cellules filles). La prophase 1 est plus complexe : les chromosomes homologues s'apparient avant d'être séparés à l'anaphase 1.

La méiose 2 suit en fait le déroulement d'une mitose classique. La seule différence, c'est qu'il n'y a qu'un seul chromosome par paire. Il n'y a pas non plus de réplication avant la division puisque les chromosomes présentent déjà deux chromatides chacun. Cette division aboutit à la formation de deux cellules filles par cellule, avec dans chacune n chromosomes à une chromatide. Par cellule mère, nous obtenons donc quatre cellules filles. Cette seconde division se fait à nombre constant de chromosomes.

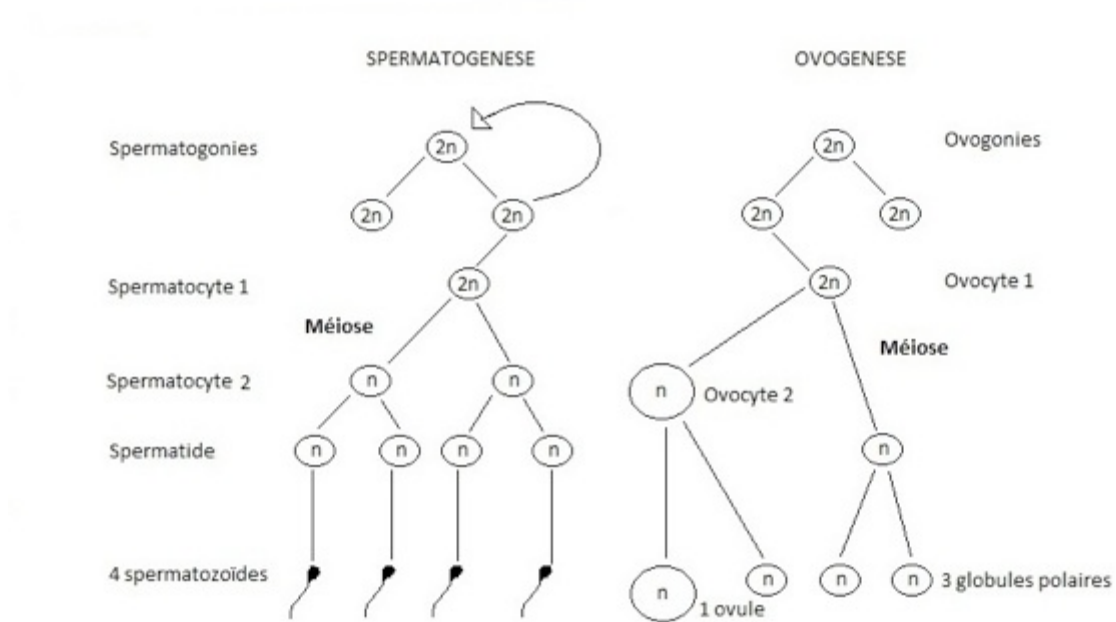
d. Gamétogenèse et transmission de l'information génétique à la descendance

La formation des gamètes repose en fait sur la méiose de cellules germinales présentes depuis la naissance dans les gonades (ovaire et testicule).

Chez le mâle, la division est tout à fait classique. A partir d'une spermatogonie à $2n$ chromosomes, on obtient tout d'abord un spermatocyte 1, toujours à $2n$ chromosomes, mais engagé dans la voie de synthèse des gamètes. À l'issue de la division 1 de méiose, les spermatocytes 1 donnent des spermatocytes 2 à n chromosomes. La division 2 aboutit à la formation de spermatides, toujours à n chromosomes. Ces derniers subissent alors une étape de différenciation morphologique et cytologique avant de devenir des spermatozoïdes à proprement parler. Chaque cellule souche donne un spermatocyte 1, deux spermatocytes 2, quatre spermatides. Chaque cellule souche donne ainsi quatre spermatozoïdes féconds.

Chez la femelle, la méiose est un peu particulière. Elle est en effet morphologiquement inégale. Le principe est toutefois le même : une cellule souche (cellule germinale ou ovogonie) va donner un ovocyte 1 à $2n$ chromosomes, engagé dans la gamétogenèse. Suite à la division 1 de méiose, l'ovocyte 1 donne un ovocyte 2 et un globule polaire, tous deux à n chromosomes. L'ovocyte 2 se divise à son tour en un ovule et un globule polaire. Le globule polaire est une cellule très petite, pratiquement réduite à un noyau : c'est en effet le futur ovule qui va récupérer la quasi-totalité du matériel cytoplasmique ainsi que les organites qu'il contient (mitochondries notamment). Ainsi, à partir d'un ovocyte 1, nous obtenons un unique ovule, les trois autres cellules étant réduites à des globules polaires. (*figure 6*)

Figure 6 - Gamétogenèse (mâle et femelle en parallèle)
d'après COQUERELLE, 2000



Les cellules souches (spermatogonies ou ovogonies) entrent dans la gamétogenèse sous forme de spermatocyte 1 ou ovocyte 1. Seules les spermatogonies se divisent régulièrement pour donner d'autres cellules souches. Les cellules subissent alors successivement les 2 divisions de méiose, donnant respectivement 2 spermatocytes 2 puis 4 spermatides ou 1 ovocyte 2 puis 1 ovule et 3 globules polaires (petites cellules réduites à leur matériel génétique). Les spermatides se différencient ensuite en spermatozoïdes.

II. VARIABILITE GENETIQUE ET TRANSMISSION DES MUTATIONS (FOUCHER, 1991 ; MINVIELLE, 1990 ; COQUERELLE, 2000)

L'étude des mutations chez les Psittaciformes est relativement complexe, notamment de part la profonde méconnaissance du génome. Nous n'avons même aucune certitude sur la localisation des gènes d'intérêt. Il est sûr que de nombreux facteurs entrent en ligne de compte pour les différents phénotypes observés : gènes majeurs, gènes modificateurs, environnement. Le faible nombre d'informations rend intéressante la transposition d'une espèce à l'autre. Cependant, il est très probable qu'un même phénotype soit donné par des mutations différentes. Cela s'observe chez le Chien ou le Chat, au sein d'une même espèce. Donc entre des espèces, et à plus forte raison des groupes différents, parfois relativement éloignés d'un point de vue phylogénétique, cette hypothèse prend encore plus de poids. Malgré la très mauvaise connaissance du génome des perroquets, certains indices nous permettent de savoir si les gènes impliqués dans l'obtention d'un phénotype mutant sont transposables d'une espèce à une autre.

Nous disposons tout d'abord du mode de transmission : si l'allèle muté suit un mode de transmission différent, il ne peut s'agir de la même mutation. En effet, si deux espèces présentent la même mutation d'un point de vue phénotypique et que cette mutation suit le même mode de transmission dans les deux cas, il est fort possible qu'il s'agisse de la même mutation. En revanche, si cette mutation est dominante chez une espèce et récessive chez l'autre, cela signifie qu'il ne peut s'agir du même allèle. Un allèle se caractérise en effet par sa localisation dans le génome, son mode de transmission et ses conséquences sur le phénotype.

De la même façon, la transmission préférentielle de l'allèle muté avec un autre caractère signifie que les gènes en cause sont probablement situés à proximité. Si cette liaison préférentielle n'existe pas pour les autres espèces, il est probable que la mutation sera également différente. Enfin, deux espèces qui partagent un ancêtre commun récent ont davantage de chance de posséder des allèles en commun que deux espèces plus éloignées d'un point de vue évolutif. Mais ce ne sont de toute façon que des critères indirects.

Enfin, il convient de noter que le nombre potentiel d'allèles différents augmente dans une population avec le nombre d'individus. En effet, pour chaque individu, la probabilité de transmettre une mutation à sa descendance est la même. Cette probabilité n'est pas élevée. Mais plus le nombre de sujets considérés est grand et plus le nombre de mutants observés sera

important. Cela est intéressant pour les Psittaciformes car certaines des espèces élevées le sont en un nombre plus restreint que d'autres. Parallèlement, l'utilisation importante de la consanguinité diminue de façon notable la diversité génétique. Cela contribue donc à fixer les mêmes allèles dans une population. Selon les espèces, ce phénomène est plus ou moins important.

1. Sources de variabilité génétique

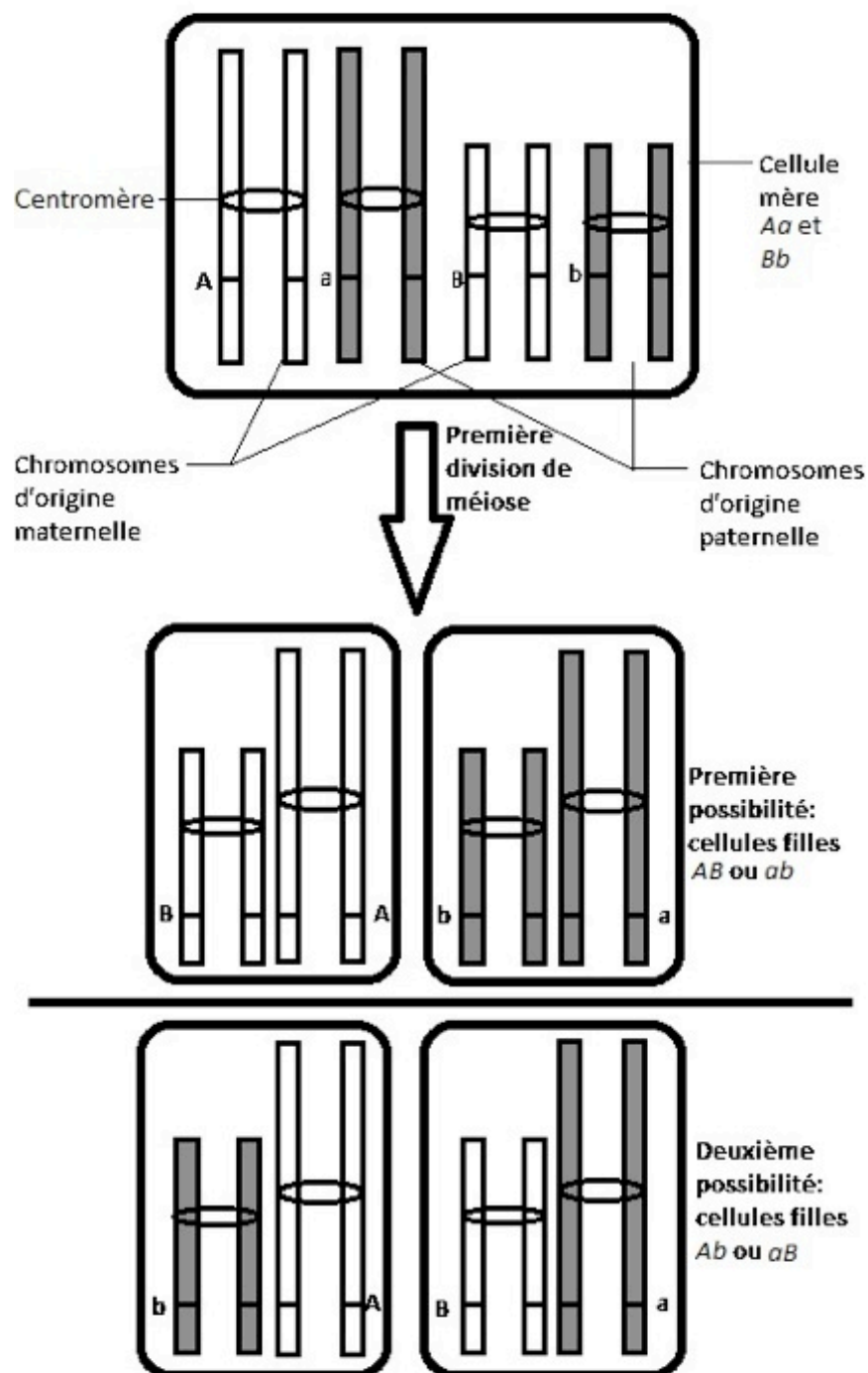
a. Non-correction des erreurs

La plupart des mutations ne sont rien d'autre que des erreurs de réplication de l'ADN qui n'ont pas été corrigées. Juste avant la division cellulaire, nous avons vu que l'ADN était copié à l'identique pour donner des chromosomes à deux chromatides. Chaque chromatide ira ensuite dans une des cellules filles. Si une erreur s'est produite lors de cette étape de réplication, une des cellules filles sera immanquablement porteuse de la mutation. Toutefois, il y a globalement très peu de mutations transmises par rapport au nombre d'erreurs apparues lors de la réplication. Cela s'explique par l'action de l'ADN polymérase. Enzyme-clé de la réplication, elle a un rôle crucial de relecture et de correction des séquences synthétisées.

b. Notion de brassage interchromosomique

Le brassage interchromosomique repose sur la métaphase 1 de méiose. Comme nous l'avons vu dans un paragraphe précédent (II-1.a-), chez les individus diploïdes, les chromosomes peuvent être regroupés par paires, chaque paire étant constituée de deux chromosomes homologues, mais non identiques par l'information qu'ils portent. Lors de la métaphase 1, les chromosomes de chaque paire se disposent aléatoirement de part et d'autre du plan équatorial puis se séparent en migrant chacun vers un pôle de la cellule. Pour chaque paire, il y a donc deux possibilités (*figure 7*). Le nombre de cellules filles génétiquement différentes est donc très élevé. Dans le cas de la Poule qui possède 39 paires de chromosomes ($n=39$), cela offre 2^{39} associations possibles, soit plus de six cent vingt sept milliards de combinaisons. Le brassage interchromosomique, appelé ainsi parce qu'il intervient entre chromosomes de différentes paires, est responsable d'une grande diversité dans les gamètes obtenus.

Figure 7 - Brassage interchromosomique (individu à $2n=2$ chromosomes)



Nous prenons ici l'exemple d'une cellule à $2n=2$ chromosomes (2 paires de chromosomes homologues, l'un hérité du père et l'autre de la mère). L'individu est hétérozygote pour les gènes *A* et *B*. Lors de la première division de méiose, les chromosomes homologues se séparent et gagnent chacun de façon aléatoire une des deux cellules filles, ce qui donne ici 2 possibilités pour les cellules filles. Ce phénomène est appelé brassage interchromosomique.

c. Notion de brassage intrachromosomique

Le brassage intrachromosomique repose sur les premières étapes de la méiose. Comme nous l'avons vu précédemment (paragraphe I-4.c-), la prophase 1 de méiose se caractérise par la constitution de paires de chromosomes homologues reliés entre eux en de nombreux points de croisement. Ces zones peuvent être le lieu d'échanges de fragments de chromatides entre les deux chromosomes liés. Il s'agit de *crossing over* ou enjambements. Après séparation des chromosomes homologues, chaque chromatide ne comporte plus nécessairement la même succession d'allèles qu'initialement : elle peut être constituée d'une suite d'allèles issus alternativement du père ou de la mère. Ainsi, considérons deux gènes notés A et B, le chromosome maternel comportant les allèles A et B, tandis que le paternel possède les allèles a et b. Si un *crossing over* intervient entre les deux loci A et B, les chromatides remaniées porteront respectivement les allèles A et b pour le chromosome maternel, a et B pour le chromosome paternel. Ce phénomène est appelé le brassage intrachromosomique car il intervient au sein d'une même paire de chromosomes homologues. (figure 8)

La probabilité de recombinaison entre deux gènes est directement liée à la probabilité de formation d'un *crossing over* entre les deux *loci*. Ce phénomène est lui-même lié à la distance génétique entre les deux gènes : plus les gènes sont éloignés et plus les chromatides auront de probabilité de s'entrecroiser entre elles. À l'inverse, si deux gènes sont très proches, il sera très rare qu'un *crossing over* se forme juste entre les deux. Le pourcentage de recombinaisons est donc utilisé pour calculer la distance génétique. Le lien entre distance génétique et pourcentage de recombinaison est toutefois biaisé dans le cas de deux gènes très éloignés : au-delà d'une certaine distance, il pourra y avoir plusieurs *crossing over* entre les gènes, le premier annulant les effets du second (du moins en ce qui concerne les gènes considérés). Quand deux gènes sont suffisamment proches pour être transmis le plus souvent ensembles, ils sont dits liés. Ils forment ce qu'on appelle un groupe de liaison. À l'inverse, deux gènes transmis indépendamment l'un de l'autre ont des loci relativement éloignés. Les gènes sont dits indépendants.

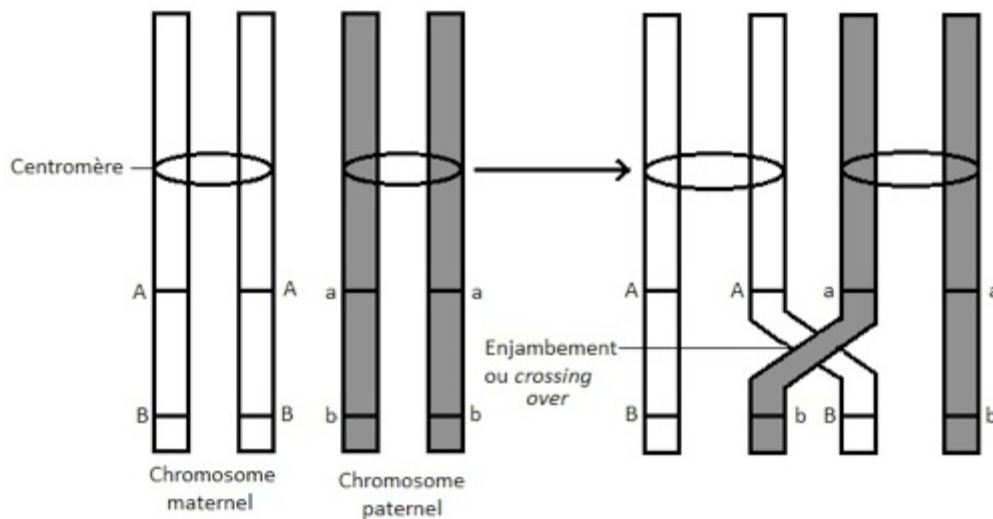
Le brassage intrachromosomique est un facteur important de diversité : il permet l'apparition de nouvelles combinaisons alléliques.

Figure 8 - Brassage intrachromosomique

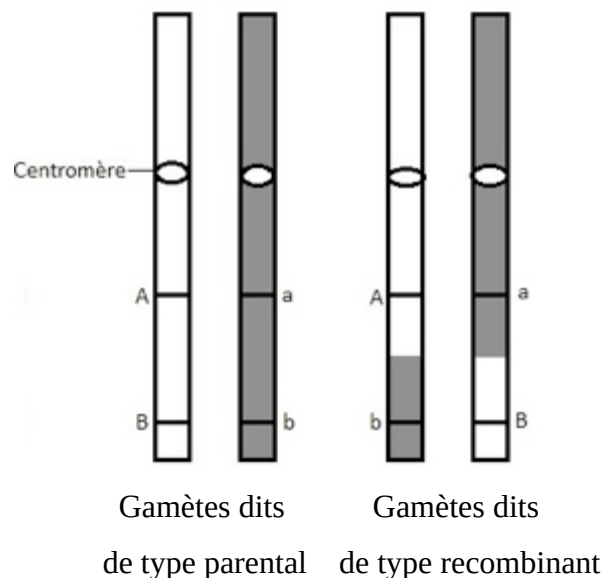
Deux chromosomes homologues à 2 chromatides Formation d'un *crossing over*

lors de la prophase I de méiose

entre les loci A et B



Obtention de 4 types de gamètes à l'issue de la méiose



Dans une cellule à une paire de chromosomes homologues, hétérozygote pour les gènes A et B, les chromosomes s'apparient lors de la prophase : ils forment des enjambements ou *crossing over*, ici entre les loci A et B, avec échange de fragments de chromatides. À l'issue de la méiose, les gamètes obtenus seront de type parental (même génotype que le père ou la mère, AB ou ab) ou de type recombinant (génotype différent de celui des parents, Ab ou aB). Ce phénomène s'appelle le brassage intrachromosomique.

d. Transmission d'une mutation à la descendance

Il existe deux modes principaux de transmission d'une mutation à la descendance. Le cas le plus évident est une mutation apparue lors de la gamétogenèse. Cela peut être une erreur de réplication non corrigée. La cellule œuf sera porteuse de la mutation donc toutes les cellules de l'individu à naître le seront aussi. Le second cas intervient plus tardivement dans le développement. Il s'agit d'une mutation apparue juste après la fécondation. Si cette mutation intervient à un stade très précoce, comme l'embryon comporte très peu de cellules, chacune d'elle va se diviser un très grand nombre de fois et être à l'origine de milliers de cellules-filles. Ainsi, l'individu va posséder une majorité de cellules porteuses de l'allèle muté. Si parmi elles il y a les cellules germinales, la transmission de la mutation pourra se faire aux générations suivantes. Toutefois, il convient de noter que l'individu chez qui la mutation est apparue en premier ne possède pas exactement le même matériel génétique dans l'ensemble de ses cellules : il s'agit d'un individu mosaïque. Plus la mutation intervient tardivement au cours du développement, plus le nombre de cellules embryonnaires non porteuses est important. Parallèlement, l'individu possèdera moins de cellules à mutation une fois sa croissance terminée.

2. Types de mutations

a. Deux grands types de mutations : autosomiques ou liées au sexe

Nous avons vu dans le premier paragraphe que tous les chromosomes se regroupent deux par deux. Ce n'est pas totalement vrai chez les oiseaux : il existe toujours une paire où les deux chromosomes ne sont pas identiques chez la femelle. Ce sont les chromosomes sexuels. Le mâle possède, lui, deux chromosomes de même morphologie. Ainsi le mâle est noté ZZ, tandis que la femelle est ZW (ce sont les équivalents des chromosomes X et Y des mammifères). Par opposition, les autres chromosomes sont nommés autosomes. Les gènes se trouvent tout aussi bien sur les chromosomes sexuels que sur les autosomes. Quand une mutation a lieu sur un autosome, l'oiseau peut être homozygote ou hétérozygote pour cette mutation. En revanche, si cette mutation est portée par un des chromosomes sexuels, mâle et femelle n'auront pas la même information. Si le gène est situé sur la partie du chromosome propre à Z, le mâle pourra en avoir une ou deux copies. La femelle, en revanche, ne pourra en posséder qu'une. À l'opposé, si le gène est porté par la partie propre à W, seule la femelle

pourra être mutée. Lorsqu'un individu ne possède qu'un exemplaire du gène, il est dit hémizygote ou monozygote. En ce qui concerne les gènes de la coloration liés au sexe, tous ceux que nous connaissons sont situés sur le chromosome Z. C'est pourquoi le terme « lié au sexe » est très souvent employé seul : dans ce contexte, il désigne intuitivement le chromosome Z.

b. Mutations dominantes

Dans les mutations dominantes, il suffit d'un seul allèle muté pour que la mutation s'exprime. Ainsi, lors du croisement entre un individu porteur d'une telle mutation et un individu au génotype sauvage, 50% des descendants possèdent le phénotype muté. Ce résultat est obtenu indépendamment du sexe des oisillons.

Les mutations dominantes se divisent elles-mêmes en deux sous-catégories : les mutations à pénétrance complète et celles à pénétrance incomplète. Le cas de la pénétrance complète est en réalité le cas idéal décrit ci-dessus. Mais il existe des mutations dominantes pour lesquelles certains individus posséderont un allèle muté tout en présentant un phénotype non muté (ils n'expriment pas leur génotype). Lors du croisement entre un individu porteur et un individu de génotype sauvage, moins de 50% de la descendance possède le phénotype muté. Le pourcentage de descendants mutés dépend du taux de pénétrance de la mutation.

Il existe des mutations un peu particulières qui sont qualifiées de co-dominantes : si un individu donné possède deux allèles co-dominants, son phénotype sera intermédiaire entre celui de deux individus homozygotes pour chacun de ces allèles. Les deux allèles s'expriment en effet simultanément et leurs effets s'additionnent. C'est le cas par exemple des allèles bleu et parbleu. Un oiseau homozygote bleu sera incapable de synthétiser des psittacines. Un homozygote parbleu pourra synthétiser ces pigments à une concentration moindre que celle trouvée chez les individus au phénotype sauvage. Enfin, un hétérozygote bleu/parbleu sera capable de synthétiser des psittacines, mais à un taux plus faible que celui des homozygotes parbleus.

c. Mutations récessives

À l'opposé, certaines mutations sont dites récessives : il faut posséder deux allèles mutés pour exprimer le phénotype muté. Si l'oiseau n'a qu'un seul allèle muté, il n'est pas possible de le voir extérieurement. Il est alors dit porteur de la mutation. Si un individu

homozygote muté est croisé avec un individu homozygote sauvage, la descendance ne comportera pas un seul individu de phénotype muté. Toute la descendance est porteuse de la mutation. Ce n'est qu'en croisant les descendants entre eux qu'apparaissent les premiers individus mutés, et ce dans les proportions suivantes : un quart d'homozygotes sauvage, un quart d'homozygotes mutés et la moitié porteurs mais n'exprimant pas phénotypiquement la mutation. Les mutations récessives sont en général à pénétrance complète.

III. PROBLEME DES COMPARAISONS ENTRE ESPECES

En annexe 1, un tableau a été composé pour récapituler les noms scientifiques, français et anglais des Psittaciformes cités dans cet ouvrage. En annexe 6, les principaux genres étudiés dans ce chapitre sont illustrés par des photographies.

1. Problématique

Devant le succès croissant des variétés de Psittaciformes, notamment des perruches, des standards ont été établis. Parallèlement, les éleveurs ont cherché à mieux comprendre ce qu'ils faisaient, afin de mieux gérer leurs croisements et de gagner ainsi un temps précieux. Les Psittaciformes ne comptent en effet pas parmi les espèces les plus prolifiques, avec souvent guère plus d'une nichée par an et parfois très peu de petits par couvée. Le point principal, dans l'étude des couleurs chez les psittacidés, est de comprendre le lien entre le phénotype (couleur visible à l'observation de l'oiseau) et les pigments sous-jacents. Les connaissances en génétique obtenues dans d'autres groupes d'oiseaux plus étudiés (Poule, Caille...) ont alors été extrapolées aux perroquets. Mais cette démarche est constamment sujette à critiques : dans quelle mesure ces extrapolations sont-elles possibles ? Les éleveurs se trouvent alors face à un dilemme : d'un côté la nécessité d'attribuer un gène ou un ensemble de gènes pour chaque couleur de base afin de comprendre au mieux l'obtention des différentes variétés de perruches et de perroquets, de l'autre l'impossibilité d'en séquencer l'ADN chez toutes les espèces concernées pour des raisons évidentes de coût. L'idée de disposer de tests génétiques pour les principaux gènes de couleur est encore loin de pouvoir se concrétiser.

Quelques études scientifiques ont toutefois été menées directement sur les Psittaciformes. La majorité vise à comprendre les différentes composantes de leur coloration. Les chercheurs se sont surtout intéressés au pigment rouge : contrairement aux autres oiseaux,

les Psittaciformes utiliseraient un pigment qui leur est propre. Plusieurs études portent également sur la coloration dite structurale. En revanche, les mélanines n'ont pas suscité l'attention du monde scientifique chez les perroquets. Il est vrai, toutefois, qu'elles sont connues pour être relativement bien conservées dans le règne animal. En ce qui concerne la génétique à proprement parler, les informations sont encore plus rares. Les uniques études dont nous disposons portent sur la phylogénétique. Elles ont été réalisées sans tenir compte des variétés de couleur. Les seules données sur la génétique des couleurs proviennent des éleveurs. La transmission des différentes mutations est alors déduite de l'étude des arbres généalogiques.

Enfin, le principal problème des quelques travaux dont nous disposons reste le faible nombre d'individus étudiés. Le plus souvent, seuls deux à quatre individus sont choisis par espèce. Le nombre d'espèces sélectionnées est d'ailleurs lui aussi fréquemment réduit. Cela pose donc des difficultés de généralisation des résultats, tant à une espèce entière qu'à l'ensemble des Psittaciformes. Mais dans l'état actuel des connaissances, il faut nous en contenter. C'est pourquoi j'ai cherché à savoir plus précisément dans quelle mesure il était possible de comparer les espèces de perruches et de perroquets entre elles.

Pour toutes les raisons énoncées ci-dessus, l'étude de la génétique des couleurs chez les perruches et perroquets est délicate. Puisque l'étude directe du génome des perroquets au sens large n'est pas encore envisageable, les éleveurs ne disposent que de données sur le mode de transmission des différentes mutations. De nombreuses questions sont donc soulevées. Pour commencer, chaque changement de couleur est traité comme si une mutation unique était en cause. Mais nous ne savons pas si une même couleur peut s'exprimer par le biais de plusieurs mutations. Enfin, il serait intéressant de savoir si une même mutation peut se retrouver chez plusieurs espèces différentes et, le cas échéant, si elle donne le même phénotype.

L'association d'une couleur avec une mutation unique est probablement réductrice, même au sein d'une même espèce. L'étude de l'évolution du groupe et sa classification apportent des éléments de réponse. Cela permet en effet de connaître les taxons les plus proches d'un point de vue évolutif, donc d'avoir une idée de la fiabilité des comparaisons entre groupes d'oiseaux. Enfin, une meilleure compréhension de la classification des espèces de perroquets au sens large rend possible une extrapolation de données plus raisonnée entre espèces.

2. Éléments de réponse

a. Origine des Psittaciformes et place dans le règne animal

L'ordre des Psittaciformes appartient au règne animal, à l'embranchement des Cordés, au sous-embranchement des Vertébrés et à la classe des Oiseaux. A ce titre, ils partagent un certain nombre de caractères avec les autres membres de la classe des Aves. En revanche, ce sont tous des zygodactyles : ils possèdent un doigt IV relativement court et opposé aux autres doigts (MAYR, 2002). Cet ordre comprend 374 espèces réparties officiellement en 85 genres. Le tableau 2 présente la liste des genres établie par le dernier Congrès Ornithologique International, en 2011. Sont grisées les espèces qui ont été mentionnées dans les études sur la phylogénétique abordées dans cette thèse. (COI, 2011 ; *tableau 2*)

La place des Psittaciformes parmi les autres oiseaux est assez délicate à déterminer. D'après MAYR (2002), certains auteurs les ont rapprochés des Cuculiformes (Gadow par exemple), d'autres des Columbiformes (Mayr et Amadon ou Feduccia). Mais les caractères communs entre ces différents groupes sont plus probablement le fruit de convergences évolutives. Enfin, les perroquets et les hiboux sont souvent présentés comme assez proches dans les classifications linéaires traditionnelles. La comparaison d'arbres phylogénétiques obtenus par divers moyens (séquençage de gènes ou de protéines notamment) a été réalisée par CHRISTIDIS *et al.* (1991b). Elle montre qu'au sein des oiseaux, ce sont les Ratites (Autruche, Emeu...) et les Galliformes (Dinde, Pintade, Poule...) qui ont divergé les premiers. Ils ont été suivis plus tardivement par les Psittaciformes. Cela aurait eu lieu bien avant la crise Crétacé-Tertiaire. MIYAKI *et al.* (1998) font remonter la séparation entre les Psittaciformes et les Galliformes à cent millions d'années avant notre ère. Mais il existe jusqu'à présent très peu d'éléments décrits sur lesquels repose cette proximité. Cela reste donc un élément à étudier plus attentivement.

Tableau 2 – Proposition de classification des Psittaciformes
D'après le COI, 2011

Règne	Embranchement	Sous-embranchement	Classe	Ordre	Familles	Genres	Nombres d'espèces
Animalia	Chordata	Vertebrata	Aves	Psittaciformes	Strigopidae	Nestor	2
						Strigops	1
					Cacatuidae	Probosciger	1
						Calyptrorhynchus	5
						Callocephalon	1
						Lophochroa	1
						Eolophus	1
						Cacatua	11
						Nymphicus	1
					Psittacidae	Psitttrichas	1
						Loriculus	14
						Micropsitta	6
						Chalcopsitta	4
						Eos	6
						Pseudeos	1
						Trichoglossus	13
						Psitteuteles	3
						Lorius	6
						Phigys	1
						Vini	5
						Glossopsitta	3
						Charmosyna	13
						Oreopsittacus	1
						Neopsittacus	2
						Prosopeia	3
						Eunymphicus	2
						Cyanoramphus	8

Règne	Embranchement	Sous-embranchement	Classe	Ordre	Familles	Genres	Nombres d'espèces
Animalia	Chordata	Vertebrata	Aves	Psittaciformes	Psittacidae	Purpureicephalus	1
						Barnardius	1
						Platycercus	6
						Northiella	1
						Psephotus	4
						Neopsephotus	1
						Neophema	6
						Lathamus	1
						Melopsittacus	1
						Pezoporus	3
						Psittacella	4
						Psittinus	1
						Geoffroyus	3
						Prioniturus	9
						Tanygnathus	4
						Eclectus	1
						Alisterus	3
						Aprosmictus	2
						Polytelis	3
						Psittacula	13
						Agapornis	9
						Coracopsis	2
						Psittacus	1
						Poicephalus	10
						Anodorhynchus	2
						Cyanopsitta	1
						Ara	8
						Orthopsittaca	1
						Primolius	3
						Diopsittaca	1

Règne	Embranchement	Sous-embranchement	Classe	Ordre	Familles	Genres	Nombres d'espèces
Animalia	Chordata	Vertebrata	Aves	Psittaciformes	Psittacidae	Rhynchopsitta	2
						Ognorhynchus	1
						Guarouba	1
						Aratigua	24
						Nandayus	1
						Leptopsittaca	1
						Cyanoliseus	1
						Pyrrhura	24
						Enicognathus	2
						Myiopsitta	1
						Psilopsiagon	2
						Bolborhynchus	3
						Forpus	7
						Brotogeris	8
						Nannopsittaca	2
						Touit	8
						Pionites	2
						Pyrilia	7
						Pionopsitta	1
						Hapalopsittaca	4
						Alipiopsitta	1
						Graydidascalus	1
						Pionus	8
						Amazona	32
						Deroptyrus	1
						Triclaria	1
						Cyclopsitta	2
						Psittaculirostris	3
						Bolbopsittacus	1

Ce tableau présente la classification des Psittaciformes communément retenue par le COI (2011). Y sont grisés les genres traités dans les études citées

Il y a quelques dizaines d'années, nous ne connaissions que peu de représentants des zygodactyles issus du tertiaire précoce. Un fossile baptisé *Primobucco olsoni* a été trouvé aux États Unis sous la forme d'un squelette complet datant de l'Éocène inférieur. Deux autres fossiles, correspondant aux espèces *Pseudastur macrocephalus* et *Serudaptus olsoni*, ont été retrouvés, datant de l'Éocène moyen. Ces trois espèces ont été regroupées par MAYR (2002) dans un nouveau taxon : les Pseudasturidae. Les affinités phylogénétiques de ce groupe restent incertaines. Un autre fossile a posé des difficultés de classification. C'est un squelette d'oiseau trouvé dans un terrain remontant à l'Éocène inférieur, en Angleterre. Il a tout d'abord été identifié comme un spécimen de *Primobucco olsoni*. Cependant, les restes d'une espèce similaire ont été exhumés dans la même localité (*Pulchrapollia gracilis*). Dyke et Cooper (cités par MAYR, 2002) les ont décrits comme appartenant à un nouveau genre, rattaché aux Psittaciformes et ils ont explicitement distingué cette espèce des Pseudasturidae, en se fondant notamment sur un os coracoïde mal identifié. Toutefois, la grande proximité entre cette espèce et *Primobucco olsoni* permet de penser qu'elles pourraient bien n'appartenir qu'à une seule et même famille.

Pour tâcher de mieux comprendre la classification de ces fossiles, MAYR (2002) a étudié à nouveau l'ensemble des squelettes de Pseudasturidae connus à ce jour. Les Pseudasturidae partagent des caractères significatifs avec peu d'autres taxons. Parmi eux figurent les Cuculidae et les Galbulae. Mais leurs pattes zygodactyles incitent automatiquement à les comparer aux autres oiseaux dont les pieds ont la même conformation. Pour cette raison, il a été proposé de les rattacher à différents groupes, dont les Psittaciformes font partie.

Sont énumérés ci-après les points communs entre les Pseudasturidae et les Psittaciformes. Le corps des vertèbres thoraciques crâniales est fortement compressé médiolatralement, caractère que partagent les Cuculidae et les Galbulae. L'extrémité proximale du tibiotarse comporte une strie médialement, à l'opposé de la *crista fabularis*, tandis que l'extrémité distale supporte des condyles petits et courts, séparés par une large incisure intercondylienne, l'épaisseur des condyles étant supérieure à leur hauteur. Ce dernier caractère n'est pas retrouvé dans les autres groupes. Chez la majorité des autres oiseaux, l'épaisseur des condyles est égale ou inférieure à leur hauteur : ce serait un caractère primitif retrouvé chez les neornithines. La trochlée du métatarse III est bien plus large dans le sens médiolateral que dans le sens dorso-plantaire, avec un sillon bien distinct entre les bords. C'est un caractère que ne partagent pas les autres groupes et qui est considéré comme autapomorphique aux Psittaciformes. Chez les autres oiseaux, la trochlée est plus large dans le

sens dorso-plantaire que dans le sens médio-latéral. Enfin, il existe un sillon à l'extrémité distale du tarsométatarse, entre la face dorsale de la trochlée du métatarse IV et l'incisure latérale intertrochléenne. C'est encore un caractère propre aux Psittaciformes. D'après la relative abondance des Pseudasturidae dans les couches datant de l'Éocène, ils faisaient probablement partie des oiseaux percheurs les plus représentés à cette époque. Jusqu'à présent, ils n'ont que peu été retrouvés dans les dépôts remontant à l'Oligocène ou au Miocène. (MAYR, 2002)

Les fossiles d'oiseaux sont surtout présents dans les couches de l'Éocène (- 58 à - 37 millions d'années). Ils comprennent quelques rares spécimens d'ancêtres des Psittaciformes. Mais la plupart des traces de l'existence des Psittaciformes datent du Miocène inférieur et moyen (- 24 à - 17 millions d'années). Ils ont été retrouvés dans l'ancien monde : France, République tchèque, Allemagne... Les exemplaires de perroquets découverts sur d'autres continents sont très rares : dans le Nebraska, un humérus venant d'un taxon éteint récemment datant du Miocène (taxon *Conuropsis*), en Argentine, un crâne de *Nandayus* qui remonte au Pliocène et, enfin, en Australie, un bec de cacatoès du Miocène et les restes d'un ancêtre de Perruche ondulée du Pliocène. (MAYR et GÖHLICH, 2004)

En résumé, aucun fossile caractéristique des Psittaciformes antérieur au Miocène n'a été trouvé. À l'Éocène, étaient présents les Pseudasturidae qui constituent peut-être un groupe ancêtre des Psittaciformes. Enfin, les quelques rares fossiles d'oiseaux qui datent du Crétacé, soit près de 40 millions d'années avant le Miocène, ne possèdent aucune des caractéristiques des perroquets. En outre, il reste de nombreuses interrogations relatives aux quelques fossiles découverts, à commencer par leur appartenance réelle au groupe des perroquets pour plusieurs d'entre eux. (DYKE et MAYR, 1999)

b. Événements paléogéographiques (tableau 3)

Comme nous l'avons vu dans la première partie, les Psittaciformes sont cosmopolites. Il paraît logique de penser que les espèces d'un même continent sont plus proches. Comme les différents continents sont désormais isolés, savoir jusqu'à quand des connections ont perduré permettrait de mieux comprendre la proximité entre les groupes. En effet, si deux territoires sont en contact plus longtemps, des échanges plus nombreux entre perroquets peuvent avoir lieu, à l'origine d'une sorte d'homogénéisation génétique entre les populations. Comme nous

allons le voir, pour les continents qui nous intéressent dans l'évolution des Psittaciformes, des contacts ont perduré pendant des millions d'années.

Pour mieux comprendre la colonisation du monde par les différentes espèces, il convient de connaître la chronologie de la formation des continents. Nous en présenterons donc les principaux événements.

Le Gondwana est un continent qui s'est divisé pendant le Mésozoïque supérieur et le Tertiaire inférieur (au Crétacé notamment) pour donner l'Australie, l'Amérique du Sud, l'Afrique, la Nouvelle Zélande, l'Antarctique et l'Inde. La fissure de l'Atlantique Sud est apparue il y a 137 millions d'années et le fond de l'océan s'est formé entre 127 et 131 millions d'années, à la latitude du bassin de Parana (Brésil). La séparation finale entre l'Afrique et l'Amérique du sud se serait produite il y a 100 millions d'années. L'île de Madagascar, quant à elle, se serait détachée de l'Afrique il y a 155 à 160 millions d'années, soit au Jurassique moyen ou inférieur, et de l'Australie de 130 à 160 millions d'années avant notre ère. La séparation définitive de l'Inde avec l'Antarctique est mal connue, mais elle est estimée à moins 118 millions d'années. La Nouvelle Zélande s'est détachée du Gondwana il y a environ 82 à 85 millions d'années. La séparation du Gondwana en Australie et Amérique du sud a eu lieu quant à elle entre 55 et 40 millions d'années avant notre ère. Enfin, l'Antarctique est séparée de l'Australie au Paléocène et les dernières connections entre l'Amérique du sud et l'Antarctique ont pu persister jusqu'à 30 ou 35 millions d'années avant notre ère. (CRACRAFT, 1972 ; CRACRAFT, 2001 ; MIYAKI *et al.*, 1998)

Tableau 3 - Evénements paléogéographiques et évolution des Psittaciformes

Evénements paléogéographiques		Dates (millions d'années)		Epoques	Evolution des Psittaciformes	
- 160 / - 155	Séparation Afrique / Madagascar	-280	-144	Jurassique		
- 160 / - 130	Séparation Afrique / Australie				Apparition de l'Archéoptéryx	- 150
- 137	Fissure de l'Atlantique Sud	-144	-65	Crétacé		
- 137 / - 131	Formation du fond de l'océan à la latitude du Brésil					
- 118	Séparation Inde / Antarctique					
- 100	Séparation finale Afrique / Amérique du Sud				Divergence Psittaciformes / Galliformes	- 100
- 85 / - 82	Séparation Gondwana / Nouvelle Zélande					
		-65	-58	Paléocène	Séparation perruches australiennes / Psittaciformes du Nouveau Monde	- 76
	Séparation Australie / Antarctique				Extinction massive d'espèces	- 65
- 55 / - 40	Séparation Australie / Amérique du Sud	-58	-37	Eocène	Fossile de <i>Primobucco olsoni</i>	Eocène inférieur
					Fossiles de <i>Pseudastur macroencephalus</i> et <i>Serudaptus olsoni</i>	Eocène moyen
- 35 / - 30	Fin des dernières connections entre Amérique du Sud et Antarctique	-37	-24	Oligocène		
- 24 / - 17	Connection de l'Afrique à l'Asie Echanges entre Asie et Amérique du Nord	-24	-5	Miocène	Plupart des traces de Psittaciformes fossiles (surtout Europe, un peu Amérique)	Miocène inférieur et moyen
					Divergence Psittacula / Psittacidae	- 9,7 / - 3,4
		-5	-2	Pliocène	Rares fossiles d'ancêtres de Psittaciformes (Argentine, Australie)	

Ce tableau met en parallèle l'évolution des Psittaciformes avec les principaux événements paléogéographiques.

Un des événements paléographiques les plus importants du point de vue de l'évolution est la crise Crétacé-Tertiaire. Il y a soixante-cinq millions d'années de cela, une extinction massive d'espèces a en effet eu lieu. Les dinosaures en font partie. Pourtant, parallèlement, des groupes de mammifères et d'oiseaux se sont développés de façon importante. Il est communément admis que si la crise a également affecté ces deux derniers groupes, cela a été suivi par une rapide radiation à partir des quelques lignées restantes. Il est toutefois également possible que de nombreuses espèces de mammifères et d'oiseaux aient survécu. Les études moléculaires appuient plutôt la seconde hypothèse. En réalité, il semble bien qu'il y ait eu une extinction massive d'oiseaux et de mammifères, suivie d'une évolution rapide pour la majorité des groupes restants. (COOPER et PENNY, 1997)

Durant le Miocène, de nombreux mouvements des plaques tectoniques se sont produits, avec notamment la connexion de l'Afrique à l'Asie. Les échanges resteront longtemps possibles entre l'Asie et l'Amérique du nord, ainsi qu'entre l'Asie et l'Afrique. Durant le Quaternaire, quelques migrations de mammifères ont été prouvées entre l'Asie et l'Amérique du nord. (MIYAKI *et al.*, 1998)

c. Evolution des Psittaciformes

La distribution géographique des Psittaciformes suggère une divergence précoce des différentes familles. Leur origine remonterait au Gondwana et ils seraient probablement originaires du bloc Australie-Nouvelle Zélande. Les quelques espèces retrouvées actuellement en Nouvelle Zélande se seraient séparées assez tôt des autres groupes. L'ancêtre commun aux genres *Nestor* et *Strigops* aurait ainsi vécu dans la partie du Gondwana qui est devenue la Nouvelle Zélande. (DE KLOET et DE KLOET, 2005)

Il est intéressant de noter que la lignée ayant menée aux perruches australiennes telles que la Perruche ondulée se serait séparée des autres il y a 76 millions d'années, soit avant la séparation finale du Gondwana et avant l'isolement de la Nouvelle Zélande. Malheureusement, ces données issues des études génétiques ne sont jusqu'à présent confortées par aucun fossile de perruches datant du Gondwana. Parmi les deux grands groupes distingués (lories, Perruche ondulée, platycerques et inséparables, d'une part, amazones, aras, conures, cacatoès, Perroquet gris du Gabon, *Gand vasa* et *Psittichas* de Pesquet, d'autre part), il convient de noter certains points concernant leur évolution. Tout d'abord, la présence de perruches du genre *Psittacula* en

Inde ainsi que celle d'Agapornidae en Afrique démontre que les membres du premier groupe se sont dispersés bien plus loin que ceux du second groupe. Ces derniers ne se sont pas répartis plus loin à l'ouest que jusqu'aux Philippines. D'autre part, il est troublant de constater que tous les perroquets néotropicaux appartiennent au second groupe. Cela sous-entend que lorsque le premier groupe est apparu, ces régions néotropicales étaient déjà hors d'atteinte. Mais il est bien sûr impossible d'exclure une extinction d'espèces. Enfin, l'Afrique héberge des oiseaux appartenant aux deux groupes de Psittaciformes : le Perroquet gris du Gabon et le Youyou du Sénégal du second groupe, mais également les Agapornidae (ou inséparables) du premier groupe. Cela suggère que l'Afrique, au même titre que l'Australie, a subi deux invasions indépendantes de Psittaciformes. La colonisation de l'Afrique reste problématique : il ne reste aucun fossile qui puisse donner une certitude. En outre, le continent a été séparé du Gondwana et de l'Amérique du sud il y a près de cent millions d'années. Une hypothèse serait que l'Afrique aurait été colonisée précocement à partir de l'Europe, ce qui concorderait avec le fait que la plupart des fossiles trouvés à ce jour sont européens. Une autre possibilité repose sur une connexion entre Madagascar, l'Inde et l'Antarctique par l'intermédiaire du plateau de Kerguelen, connexion qui aurait perduré jusqu'au Crétacé supérieur. (DE KLOET et DE KLOET, 2005)

Certains chercheurs, dont Glenney ont même émis l'hypothèse selon laquelle les Psittaciformes viendraient de la région du Gondwana qui a ensuite donné l'Antarctique. (MIYAKI *et al.*, 1998)

d. Etude de la proximité entre espèces

La classification des Psittaciformes en est encore à ses balbutiements. De nombreuses études ont été réalisées, mais les résultats en sont souvent contradictoires ou parcellaires. En outre, les études portent toujours sur un faible nombre d'espèces et sur peu d'individus dans chaque espèce, ce qui rend la tâche de généralisation délicate. Enfin, de nombreuses classifications ont vu le jour. Je vais en présenter les principales.

d1. Diverses tentatives de classification des Psittaciformes
(tableau 4)

- Première approche de la phylogénie selon DE LUCCA *et al.* (1991)

L'examen des caryotypes permet d'avoir une idée de la structure physique du génome et constitue une première approche de la proximité entre espèces. L'étude de cytogénétique, chez les Psittaciformes, la plus complète à ce jour, a été réalisée par DE LUCCA *et al.* (1991) : les auteurs ont effectué des recherches sur vingt-deux espèces de perroquets au sens large. Les espèces étudiées ont été les suivantes : le Lori à ventre violet, le Lori tricolore, le Lori des Fidji, l'Amazone à front rouge, la Conure jandaya, l'Éclectus, la Pione de Maximilien, la Pione à tête bleue, la Pione à couronne blanche, la Pione givrée, le Youyou du Sénégal, la Perruche princesse de Galles, la Perruche ondulée, l'Amazone à front jaune, le Ara bleu et jaune, le Ara macao, la Perruche à collier, le Perroquet gris du Gabon, la Conure à joues vertes, la Conure couronnée ou Conure à front d'or, le Touï de Spix ou Perruche-moineau à ailes bleues, le Touï à front d'or et le Touï à ailes variées. Parmi ces espèces, certaines avaient déjà fait l'objet d'études antérieures, citées par DE LUCCA *et al.* (1991). Chez tous les individus, ils ont retrouvé toujours des chromosomes regroupés par paires (diploïdie), avec une distinction entre les macro- et les microchromosomes. En revanche, le nombre de chromosomes variait de façon importante d'une espèce à l'autre : il allait de 62 chez la Perruche ondulée à 86 chez le Touï de Spix. Des variations s'observaient également au sein du même genre. Ainsi, le Touï à front d'or possédait 72 chromosomes, tandis que le Touï à ailes variées en avait 82. La même situation est retrouvée chez la Perruche à tête de prune, qui ne possédait pas le même nombre de chromosomes que d'autres espèces du même genre telles que la Perruche à collier et la Perruche à moustaches.

Quant à la position du centromère, les Psittaciformes se distinguent encore par une grande diversité. Quelques espèces ont un caryotype presque exclusivement constitué de chromosomes télocentriques, à l'exception d'une paire métacentrique (les chromosomes sexuels). C'est le cas du Cacatoès à huppe jaune, du Cacatoès de Banks, du Cacatoès noir et du Touï à front d'or. A l'opposé, d'autres espèces possèdent de nombreuses paires de chromosomes métacentriques et submétacentriques : la Perruche ondulée, le Lori des Fidji, le Lori à ventre violet, le Lori tricolore ou encore la Perruche princesse de Galles. Cette hétérogénéité dans les caryotypes est relativement peu fréquente chez la plupart des autres groupes d'oiseaux. A l'opposé, certaines espèces possèdent des caryotypes très proches alors qu'elles appartiennent à des familles différentes, comme le Coryllis vernal, un Psittacidae, et

les Cacatuidae suivants : le Cacatoès banksien et le Cacatoès à huppe jaune. Cela montre que l'identité de deux caryotypes ne signifie pas automatiquement que deux espèces sont proches.

Enfin, les chromosomes sexuels présentent une certaine constance dans le groupe des Psittaciformes. Le chromosome Z est en effet métacentrique chez toutes les espèces étudiées jusqu'à ce jour, à l'exception du genre *Pionus*, chez lequel il est subtélocentrique. Le chromosome W est également métacentrique, sauf chez la Conure à joues vertes où il est submétacentrique.

La comparaison entre les caryotypes permet d'avoir une idée de l'évolution des espèces. Tous les caryotypes de Psittacidae étudiés, à l'exception toutefois des genres *Loriculus* et *Brotogeris*, possèdent trois paires de chromosomes subtélocentriques : les paires 2 à 4. En ce qui concerne la première paire de chromosomes, elle est constituée de chromosomes métacentriques, sauf dans les genres *Amazona*, *Pionus*, *Phigys*, *Pyrrhura* et chez le Toui à front d'or où elle est subtélocentrique. Chez certaines espèces, il est très difficile de distinguer la première paire de chromosomes car la deuxième paire a une taille identique à légèrement inférieure. C'est le cas du Lori tricolore, de la Conure à joues vertes ou encore du Youyou du Sénégal. Les paires 5, 6 et 7 présentent une grande variation dans leur morphologie. Elles sont de taille moyenne chez les amazones, les aras, les aratingas, la Perruche à collier, le Youyou du Sénégal, l'Éclectus, les loris, le Lori des Fidji, la Perruche princesse de Galles, le Perroquet gris du Gabon et le Toui à ailes variées. La septième paire est constituée de petits chromosomes dans le genre *Pionus* et chez le Toui à front d'or et la Conure à joues vertes. Enfin, les paires 5 à 7 sont nettement plus petites chez le Toui de Spix. Chez la Perruche princesse de Galles, il existe une paire de chromosomes télocentrique de grande taille, la paire 9, qui n'est retrouvée à ce jour chez aucune autre espèce. Elle possède d'ailleurs un caryotype particulier.

Le genre *Brotogeris* présente une tendance manifeste à la diminution du nombre de paires de chromosomes. Cette tendance se retrouve dans d'autres genres (*Melopsittacus*, *Psittacula*, et *Nestor*). Chez la Perruche ondulée et chez les aras, les chromosomes métacentriques de petite taille ont probablement été formés par translocation de Robertson entre des micro-chromosomes : deux microchromosomes ont pu fusionner par leur centromère. Enfin, il faut noter que la différence entre les macro- et les microchromosomes est très difficile à faire chez certains genres et espèces (Perroquet gris du Gabon, Perruche princesse de Galles, Youyou du Sénégal, piones, Lori des Fidji et Conure à joues vertes). Cela peut contribuer à expliquer leur nombre relativement faible de chromosomes.

Tableau 4 – Résumé des principales classifications des Psittaciformes

Etude concernée	Année	Sujet de l'étude	Classification des Psittaciformes	
Christidis et al.	1991	Electrophorèse des protéines	Cacatoès	<i>Calyptrorhynchus</i>
				<i>Cacatua</i>
			Psittacidae et Loriidae	<i>Loriculus, Cyclopsitta, Micropsitta</i>
				Lien plus lointain (<i>Melopsittacus, Agapornis</i>)
				<i>Geoffroyus, Eclectus, Psittacula</i>
				<i>Polytelis, Alisterus, Platycercus, Psephotus</i>
				Lien plus lointain (<i>Cyanoramphus, Neophema, Chrysostoma, Pezoporus, Psittacella</i>)
Leeton et al.	1994	Cytochrome b, morphologie, carotide	Groupe à carotide de type A1	<i>Neophema, Melopsittacus, Geopsittacus</i>
			Groupe à carotide de type A2	<i>Nestor, Psittrichas, Prosopieia, Psittacini</i> africain, perroquet d'Amérique du Sud
Miyaki et al.	1998	Caryotypes, ribosomes et cytochrome b	Sous-groupe américain	
			Sous-groupe asio-australien	
			Sous-groupe africain	
Groombridge et al.	2004	Morphologie, cytochrome b	Groupe 1	
			Groupe 2	
			Groupe 3	
De Kloet et De Kloet	2005	Gène "spindlin"	Groupe 1	<i>Platycercus, Psittacula, Lorius, Cyclopsitta</i>
			Groupe 2	<i>Cacatua, Ara, Psittacus, Psittrichas</i>
			Groupe 3	Psittaciformes néotropicaux
Machado et al.	2006	Squelette (os de l'orbite)	Groupe à orbite fermée	Perruche ondulée, Perruche calopsitte, Cacatoès à huppe jaune
			Groupe à orbite ouverte	Conure dorée, Ara macao, Ara ararauna

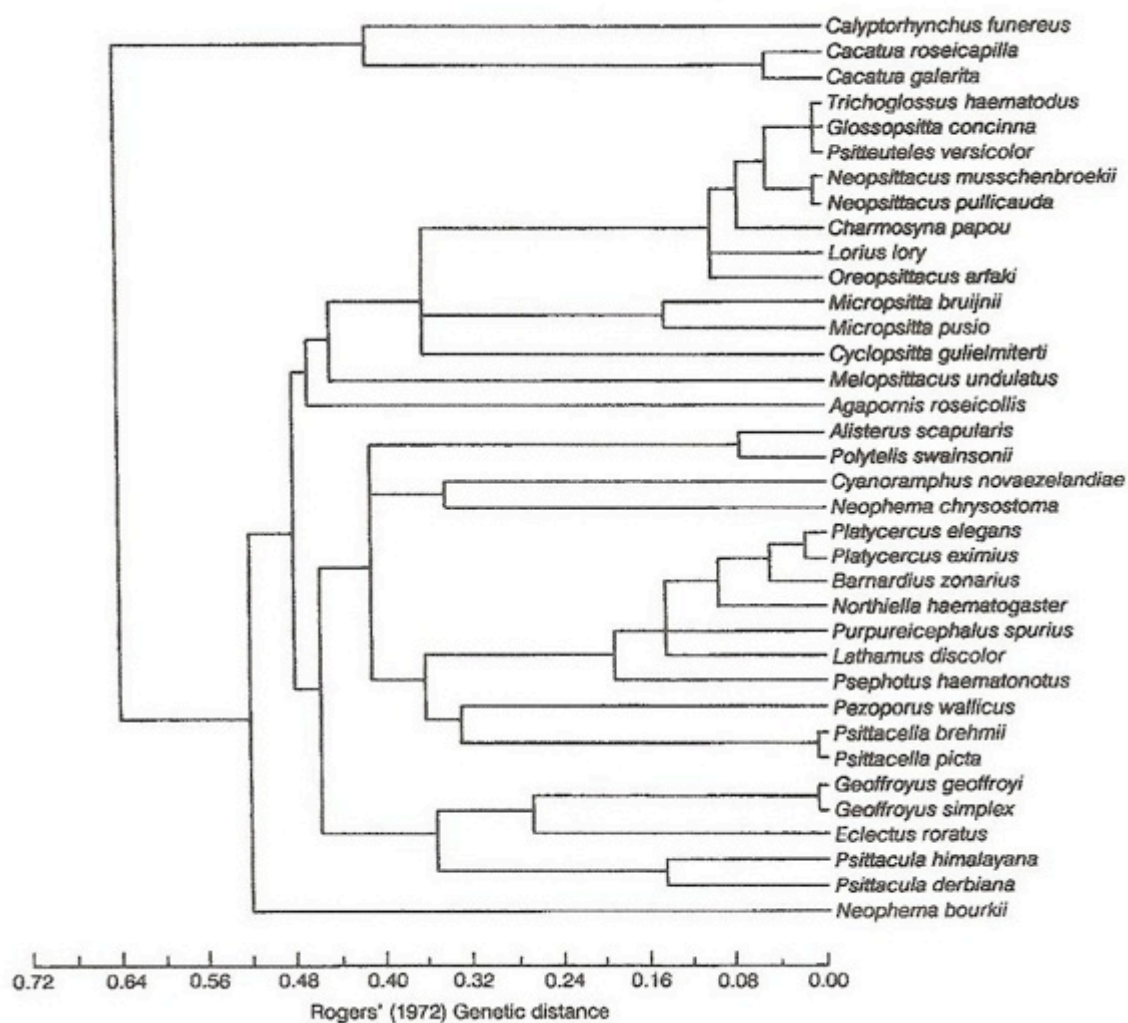
Ce tableau résume les principales études qui ont abouti à une classification des Psittaciformes. Pour chaque étude, sont présentés le ou les sujets d'étude, puis la classification qui en ressort.

Les données apportées par l'étude des caryotypes suggèrent que les Psittaciformes ont vu de nombreuses fusions de leurs microchromosomes. Cela aboutit à une réduction du nombre de chromosomes et une augmentation de la taille, donc de la longueur de certains macro- et microchromosomes. Cela a également permis de créer de nouveaux macro-chromosomes métacentriques de petite taille, de changer la position du centromère dans certains macrochromosomes et de diminuer le nombre de microchromosomes. Cette tendance à fusionner des chromosomes apparaîtrait plus dans les groupes à évolution rapide que dans les autres groupes. Les chiasmas sont rares à absents dans les microchromosomes, ce qui diminue probablement les possibilités de variations génétiques chez ces espèces. La translocation des microchromosomes pourrait donc refléter un accroissement de la variabilité potentielle. Mais cela reste à prouver car nous ne connaissons guère les gènes de ces chromosomes.

- *Classification selon CHRISTIDIS et al. (1991b)*

Cette classification repose sur l'électrophorèse des protéines. Elle permet de distinguer deux grands groupes et plusieurs sous-groupes dans les Psittaciformes. (*figure 9*) Le premier groupe est constitué par les cacatoès. Il comprend deux sous-groupes : les cacatoès à plumage foncé (genre *Calyptorhynchus*) sont en effet relativement éloignés des individus du genre *Cacatua*. Le deuxième groupe comprend les Psittacidae et les Loriidae. Il comprend deux sous-groupes. Dans le premier sont réunis les genres *Loriculus*, *Cyclopsitta* et *Micropsitta*. Y sont liés de façon plus lointaine les genres *Melopsittacus* et *Agapornis*. Le second groupe est également divisé en deux : les genres *Geoffrours*, *Eclectus* et *Psittacula* d'une part et les genres *Polytelis*, *Alisterus*, *Platycercus* et *Psephotus* d'autre part. Ils sont liés de façon plus lointaine avec les genres *Cyanoramphus*, *Neophema*, *Chrysostoma*, *Pezoporus* et *Psittacella*. Enfin, en marge de ces grands groupes, se trouve la Perruche de Bourke.

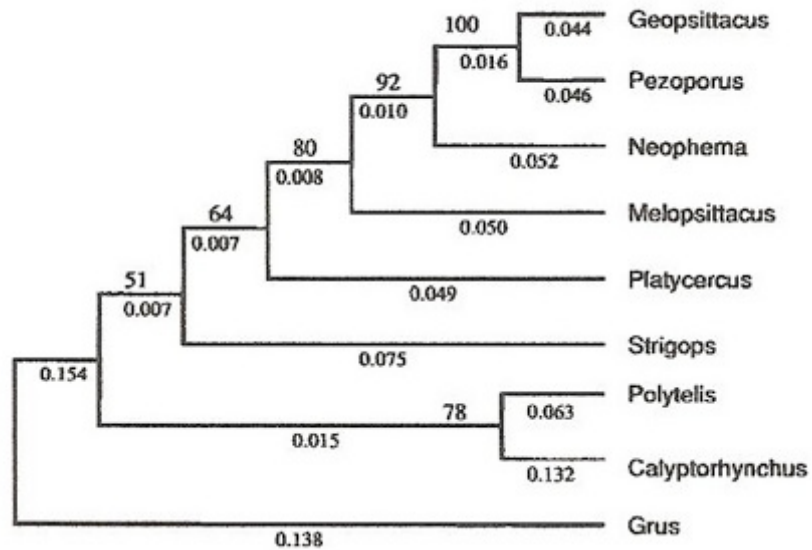
Figure 9 - Arbre phylogénétique des Psittaciformes d'Australie et de Nouvelle Zélande
(CHRISTIDIS, 1991b)



L'arbre phylogénétique a été réalisé par CHRISTIDIS *et al.* (1991b) à partir de l'électrophorèse des protéines. Les espèces étudiées appartenaient à différentes familles de Psittaciformes d'Australie et de Nouvelle Zélande. L'échelle située sous le graphe correspond aux distances génétiques dites de Roger. Elle illustre la plus ou moins grande proximité génétique entre deux espèces.

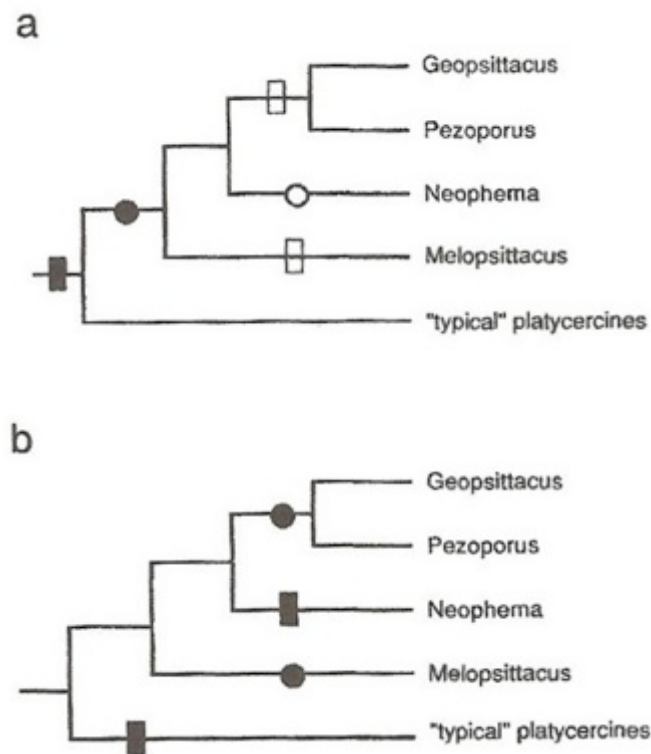
LEETON et al. ont également cherché à comprendre les liens entre les genres suivants : *Geopsittacus*, *Pezoporus*, *Neophema*, *Melopsittacus*, *Platycercus*, *Polytelis*, *Strigops* et *Calyptorhynchus*. Pour cela, ils ont séquencé des fragments du gène du cytochrome b. Ils ont ainsi mis en évidence une forte association entre les genres *Geopsittacus* et *Pezoporus*. Ces deux genres sont également proches des genres *Neophema* et *Melopsittacus*. Enfin, malgré leurs similitudes morphologiques, les genres *Geopsittacus* et *Strigops* ne sont pas reliés de façon forte. (figure 10) En outre, les auteurs se sont penchés plus précisément sur quelques caractères phénotypiques retrouvés dans certains groupes de Psittaciformes. Ainsi, l'absence de tache colorée sur la nuque serait un caractère ancestral des perroquets au sens large. Cette tache n'est présente que chez une grande partie des platycerques d'Australie et chez le genre *Cyanoramphus*. Si, comme le suggère cette étude, les genres *Geopsittacus* et *Melopsittacus* font partie des platycerques, deux hypothèses peuvent expliquer l'absence de cette tache sur la nuque chez ces différents genres. Selon la première, cette marque serait apparue tôt dans l'évolution des platycerques, puis aurait disparu chez le genre *Melopsittacus*, ainsi que dans le groupe comprenant les *Geopsittacus* et les *Pezoporus*. L'autre possibilité serait que cette tache ne soit apparue chez les platycerques qu'après leur divergence d'avec la lignée qui donnera les *Geopsittacus* et les *Pezoporus*. Il n'existe actuellement aucune donnée nous permettant de trancher entre ces deux hypothèses. Les auteurs se sont également intéressés aux plumes barrées chez les platycerques. Là encore, deux scénarios sont possibles. Dans le premier, ce caractère est apparu précocement dans l'évolution du groupe *Geopsittacus* - *Melopsittacus* et a été perdu secondairement dans le genre *Neophema*. Dans le second, le port de plumes barrées a évolué indépendamment dans le genre *Melopsittacus* et dans le groupe *Geopsittacus* - *Pezoporus*. L'observation attentive des plumes a révélé la grande similitude entre les genres *Pezoporus* et *Geopsittacus*, au contraire du genre *Melopsittacus*. Cela supporte l'idée selon laquelle ce caractère a évolué de façon indépendante dans ces deux groupes. (figure 11) Enfin, même le type de carotide diffère selon les taxons. Selon l'arc branchial dont les carotides sont issues au cours du développement embryonnaire (troisième ou quatrième arc branchial), le système carotidien est classé en deux catégories : A-1 et A-2. Dans les genres *Neophema*, *Melopsittacus* et *Geopsittacus*, de même que l'ensemble des genres d'origine australienne et asiatique, les oiseaux sont de type A-1. Chez les perroquets d'Amérique du Sud et chez les Psittacini africains, ainsi que chez trois genres d'origine australo-asiatique (*Nestor*, *Psittarchas* et *Prosopopia*), c'est le type A-2 qui est présent. Il paraît probable que le type A-1 soit le type ancestral en Australie et en Asie et que le type A-2 soit apparu chez les platycerques après la divergence de la lignée qui donnera le groupe *Geopsittacus* - *Melopsittacus*.

Figure 10 - Arbre phylogénétique de quelques espèces de Psittaciformes
(LEETON *et al.*, 1994)



Cet arbre phylogénétique, réalisé par LEETON *et al.* (1994), est basé sur le séquençage du cytochrome b chez quelques espèces de Psittaciformes et chez la Grue. Les chiffres situés sous les lignes correspondent à la longueur des branches, ce qui donne une idée du temps écoulé entre deux divergences d'espèces. Les chiffres placés au-dessus des branches indiquent la fiabilité du nœud : plus la valeur est élevée et plus le nœud est fiable (il s'agit de la *bootstrap value*).

Figure 11 - Propositions d'évolution pour les plumes barrées et la tache sur la nuque chez quelques platycerques (LEETON *et al.*, 1994)



Les figures a et b, réalisées par LEETON *et al.* (1994) représentent deux hypothèses qui expliquent les marquages actuels de quelques platycerques (tache sur la nuque et plumes barrées). Les rectangles colorés symbolisent l'acquisition de la tache sur la nuque. Les rectangles vides représentent la perte de la tache nucale. Les cercles colorés symbolisent l'acquisition de plumes barrées. Les cercles vides représentent la perte des barrures sur les plumes.

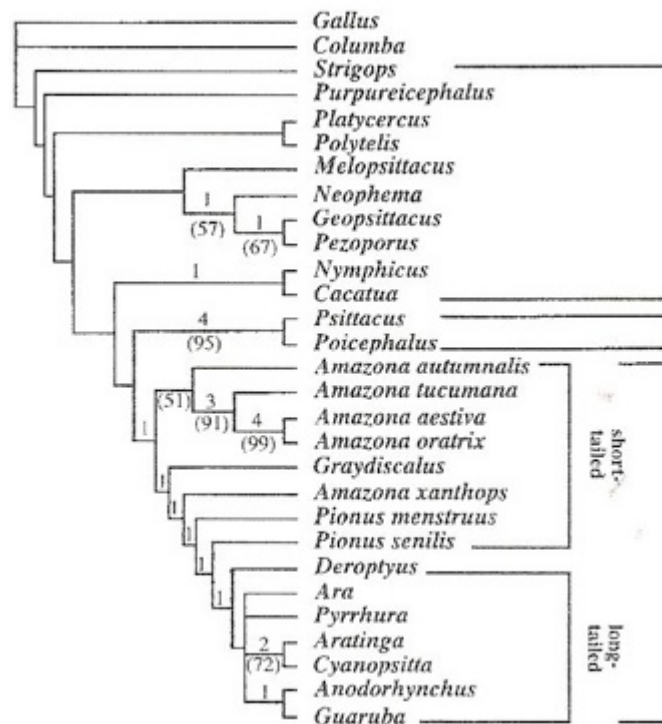
- *Classification selon MIYAKI et al. (1998)*

Le Nouveau et l'Ancien Monde ne partagent aucun genre. D'après l'étude des caryotypes, les espèces sud-américaines présentent une certaine homogénéité, opposée à la diversité des espèces australiennes. D'après les données d'hybridation de l'ADN, trois grands sous-groupes apparaissent : Australasie, Afrique, Amérique. (figure 12) Ces résultats renforcent l'hypothèse selon laquelle les espèces du Nouveau Monde se sont différenciées à partir des autres. La comparaison entre des séquences d'ADN ribosomique d'espèces sud-américaines et celles d'une espèce australienne, la Perruche ondulée, a permis d'estimer leur séparation à 76 millions d'années avant notre ère.

- *Classification selon GROOMBRIDGE (2004)*

GROOMBRIDGE s'est principalement intéressé à la place du genre *Psittacula* parmi les Psittaciformes. Ce genre se caractérise par la possession de trois caractères morphologiques propres : un collier noir ou coloré, une coloration distincte pour la tête et la partie ventrale du collier qui s'amincit en se terminant contre la mandibule inférieure. Les différentes espèces de ce taxon présentent néanmoins une relative diversité, tant dans la coloration (notamment de la tête) que dans la taille. Cette diversité est très marquée en Inde et en Asie du Sud. Elle est moins évidente en Afrique et dans le reste de l'Asie. GROOMBRIDGE a séquencé l'ADN du cytochrome b chez les espèces suivantes : la Perruche Alexandre, la Perruche à tête de prune, la Perruche à tête ardoisée, la Perruche à moustaches, la Perruche à collier, la Perruche à longs brins, la Perruche de Derby, la Perruche verte de la Réunion, la Perruche à tête rose et la Perruche Malabar. Il a comparé ces résultats avec ceux obtenus chez le Perroquet gris du Gabon, le *Psittarchas* de Pesquet, l'Éclectus et le Coryllis à tête bleue. Les divergences les plus grandes se trouvent entre le Perroquet gris du Gabon et la Perruche à tête ardoisée. Le genre *Psittacula* se serait séparé des autres Psittacidae il y a 3,4 à 9,7 millions d'années, soit entre le Miocène tardif et le début du Pliocène. Il comprendrait trois groupes principaux. Le premier regroupe la Perruche à tête rose, la Perruche à tête de prune et la Perruche à tête ardoisée. Le second comprend la Perruche à longs brins, la Perruche Malabar, la Perruche de Derby et la Perruche à moustaches. Dans le troisième, se trouvent la perruche à collier et la Perruche verte de la Réunion. La Perruche Alexandre voit sa position changer de façon importante selon la technique utilisée. D'autres études sont donc nécessaires pour en préciser la place exacte.

Figure 12 - Arbre phylogénétique basé sur le séquençage du gène mitochondrial du cytochrome b
(MIYAKI *et al.*,1998)

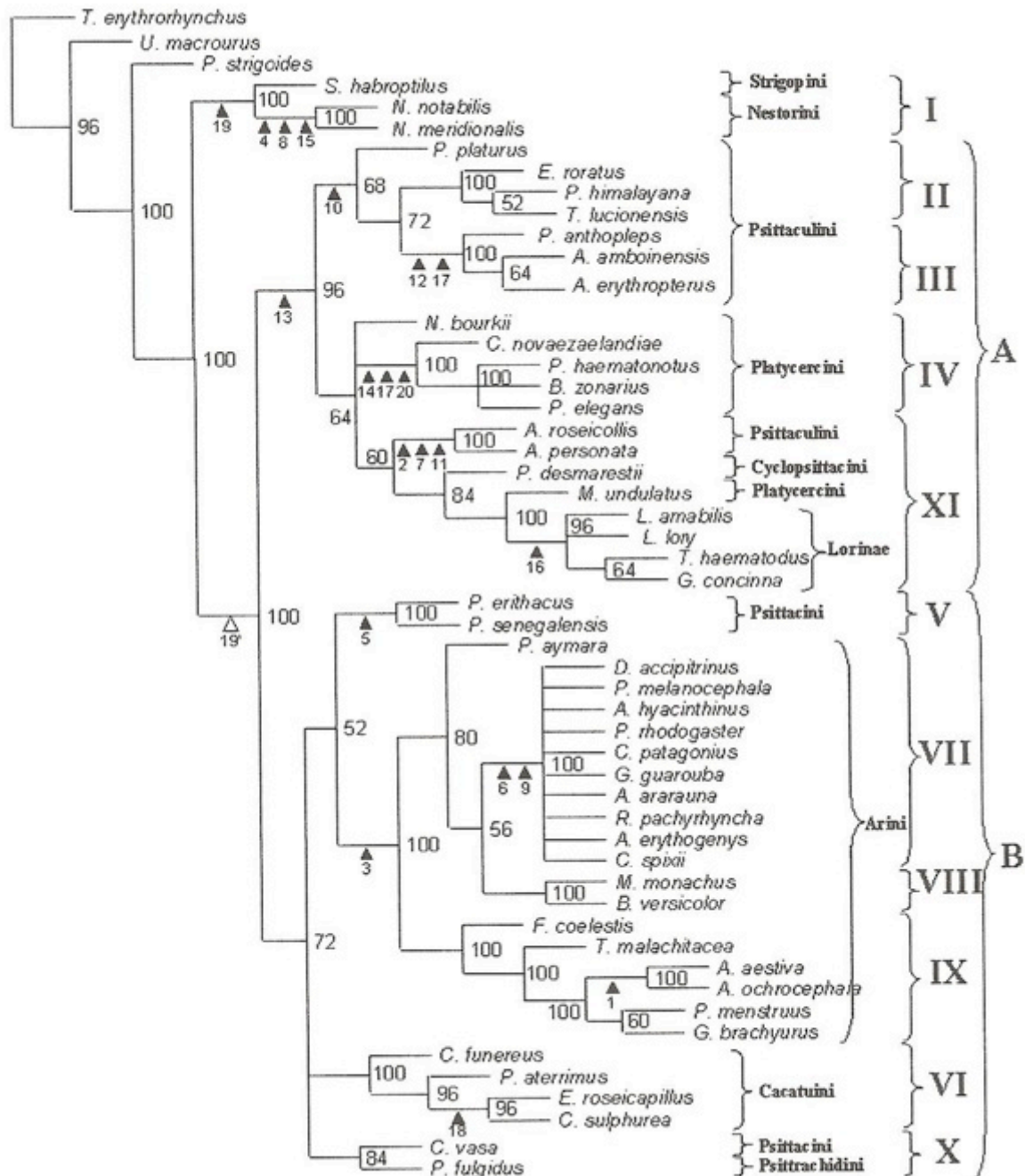


Cet arbre phylogénétique a été obtenu par MIYAKI *et al.* (1998) par séquençage du gène mitochondrial du cytochrome b. Les accolades situées à droite du schéma présentent les trois grands groupes d'espèce : Australo-asiatique, africain et américain, en allant du haut vers le bas. Ce dernier groupe est lui-même divisé en deux (petites accolades) : les perruches à queue courte placée au-dessus sur le schéma et les perruches à longue queue placées en-dessous.

Une première approche repose sur l'examen des caractéristiques morphologiques des Psittaciformes. Elle permet de diviser le groupe en deux familles : les Cacatuidae ou cacatoès (dont la sous-famille des Cacatuini) et les Psittacidae (perruches et perroquets au sens strict). Cette dernière famille comprend classiquement dix sous-familles. La famille des Cacatuidae n'est présente qu'en Australie et dans les îles proches. Les études morphologiques, biochimiques et même les analyses d'ADN concourent à montrer que c'est un groupe monophylétique. Les Psittacidae, eux, se répartissent sur toute la planète, avec une préférence pour les régions tropicales. Les sous-familles sont les suivantes : les Arini néotropicaux (amazones, aras et conures, situés en Amérique), les Loriinae (Australie), les Psittaculini (Australie), les Platycercini (Australie), les Psittacini (Afrique), les Micropsittini (Asie du sud-est), les Cyclopsittacini (Asie du sud-est), les Nestorini (Nouvelle Zélande), les Strigopini (Nouvelle Zélande) et les Psittrichacini (Nouvelle Guinée).

En un second temps, les auteurs se sont appuyés sur l'étude du gène *Spindlin*. Le séquençage d'un de ses introns a été réalisé sur les chromosomes Z et W chez 52 Psittaciformes et 9 espèces d'oiseaux appartenant à divers autres groupes. Cela a mis en évidence quatre grandes divisions parmi les Psittaciformes. (*figure 13*) Le premier groupe concerne uniquement 3 espèces : le Strigops kakapo, le Nestor kéké et le Nestor superbe, tous trois issus de la Nouvelle Zélande. Ils forment en réalité un ensemble à part, en marge de l'ensemble des Psittaciformes. Le second groupe comprend 4 genres : *Platycercus*, *Psittacula*, *Lorius* et *Cyclopsitta*. Le troisième groupe réunit 4 autres genres : *Cacatua*, *Ara*, *Psittacus* et les *Psittrichas*. Enfin, les Psittaciformes néotropicaux sont relativement proches les uns des autres et forment un dernier ensemble.

Figure 13 - Arbre phylogénétique basé sur l'étude du gène *Spindlin*
(DE KLOET et DE KLOET, 2005)



Cet arbre phylogénétique a été réalisé par DE KLOET et DE KLOET (2005) par séquençage du gène *spindlin*. Les accolades à droite représentent les différents groupes d'espèces constitués selon leur proximité génétique : 10 sous-groupes répartis en 3 grands groupes (I, A et B). Les chiffres placés à chaque bifurcation entre deux branches correspondent à la proximité génétique entre les deux branches. Les chiffres de 1 à 20 placés en indice représentent certaines insertions et délétions dans le gène *spindlin* relevées lors du séquençage.

- *Classification selon MACHADO et al. (2006)*

L'étude de MACHADO *et al.* portait sur 27 individus issus des Psittacidae, des Loriidae et des Cacatuidae dont ils ont étudié les squelettes et, plus précisément, l'os de l'orbite. Ils ont pu constater que ce dernier présentait une certaine variabilité au sein des Psittaciformes. Cela leur a permis de former deux groupes. Le premier se caractérise par la possession d'une orbite fermée : sur leurs crânes, le processus zygomatique est fusionné avec le processus post-orbitaire et à l'arc sous-orbitaire, ce qui ménage un petit foramen entre cette structure et la fosse temporale. La Perruche ondulée, la Perruche calopsitte et le Cacatoès à huppe jaune en font partie. Dans le second groupe, l'orbite est ouverte ventralement : l'arc sous-orbitaire leur fait en effet défaut. Leurs processus orbitaire et post-orbitaire sont dirigés respectivement caudo-ventralement et rostro-ventralement et restent trop courts pour se rejoindre en arc. Ce groupe réunit la Conure dorée, l'Ara macao et l'Ara ararauna.

d2. Particularités des principaux sous-groupes de Psittaciformes

- *Particularités du sous-groupe américain*

Les études portant sur les perroquets du Nouveau Monde sont plutôt rares. Les caryotypes des espèces de perroquets d'Amérique du Sud présentent de grandes similitudes, ce qui s'oppose à la diversité rencontrée dans les autres continents. Cette uniformité est renforcée par le fait que, parmi les 138 espèces sud-américaines, il n'y en a pas moins de 92 qui appartiennent à seulement six genres. Ces espèces se seraient séparées de la Perruche ondulée il y a 76 millions d'années. L'Éclectus est lié de façon lointaine avec les *Psittacula*. (DE LUCCA *et al.*, 1991 ; CHRISTIDIS *et al.*, 1991a)

Les taxons du Nouveau Monde sont très proches. Les aras et les amazones, notamment, présentent une grande homogénéité. Parmi les perruches néotropicales, il est possible de distinguer deux groupes : celles à queue courte et celles à queue longue. (CHRISTIDIS *et al.*, 1991a)

Il est possible de diviser les Psittaciformes du Nouveau Monde en deux groupes selon leur morphologie et leur comportement : le groupe des perruches à longue queue vit généralement à mi-hauteur dans les arbres et va se nourrir au sol ; le groupe des perruches à queue courte habite la canopée et descend rarement à terre. Certaines études des caryotypes confortent cette division. MIYAKI *et al.* (1998) se sont intéressés plus précisément aux

relations entre les perruches d'Amérique du Sud. Pour mieux comprendre les liens entre les différentes espèces, les auteurs ont séquencé un fragment de trois gènes mitochondriaux (ADN ribosomique des sous-unités 12s et 16s, ainsi que le cytochrome b), et ce chez neuf espèces d'Amérique du Sud : l'Amazone à front bleu, le Ara hyacinthe, le Ara bleu et jaune, la Conure couronnée, le Ara de Spix, le Papegai maillé, la Conure dorée, la Pionne à tête bleue et la Conure versicolore. L'étude des séquences mitochondriales a montré qu'elles ont évolué de façon plus lente chez les espèces à queue courte que chez celles à queue longue. Cela tend à suggérer que ces deux groupes ont évolué de façon indépendante. (MIYAKI *et al.*, 1998)

Chez certains genres, les espèces sont considérées comme proches car elles possèdent des caryotypes presque identiques. C'est le cas des genres suivants : *Amazona*, *Ara*, *Aratinga*, *Lorius* et *Pionus*. Ces résultats sont toutefois à relativiser car le caryotype seul ne suffit malheureusement pas à prouver une proximité génétique forte entre deux espèces. (DE LUCCA *et al.*, 1991)

Plusieurs données concourent à prouver que les aras (genre *Arini*) sont plutôt monophylétiques. Ils sont en effet distants d'un point de vue biochimique des autres groupes de Psittaciformes et partagent certains caractères de pigmentation, d'ontogenèse et de reproduction distincts de ceux des autres taxons. (CHRISTIDIS *et al.*, 1991a)

Les conures sont des espèces originaires d'Amérique. Elles regroupent les genres *Pyrrhura*, *Aratinga*, *Guarouba* et *Nandayus*. L'étude des caryotypes a été menée par Goldschmidt et ses collaborateurs chez deux espèces de conures (la Conure dorée et la Conure à tête bleue), afin de mieux comprendre leur évolution. Il apparaît tout d'abord que les chromosomes sexuels sont bien différents dans les deux espèces. En revanche, les deux comprennent le même nombre de chromosomes : $2n=70$, avec une distinction difficile entre les microchromosomes et les dix paires de macrochromosomes. Les chromosomes sont métacentriques, submétacentriques ou subtélocentriques. Il existe quelques différences entre les deux espèces. Elles portent sur cinq paires de chromosomes qui varient dans la position de leur centromère. La première paire est toutefois toujours métacentrique, comme dans de nombreux genres de Psittaciformes (*Ara*, *Loriculus*, *Psittacula*, *Nestor*, *Psitttrichas*, *Eclectus*, *Forpus*, *Poicephalus*, *Polytelis* et *Lorius*). Cela apparaît comme une caractéristique de ce taxon. Comme les différences entre les espèces de conures reposent uniquement sur la position du centromère, sans variations dans la forme des chromosomes, les auteurs expliquent ces divergences par des inversions péricentriques. (GOLDSCHMIDT *et al.*, 1997)

- Particularités du sous-groupe asio-australien

La Perruche calopsitte a longtemps posé un problème de classification. Des données morphologiques, comportementales, mais également moléculaires (étude des allozymes et de l'ADN mitochondrial) ont permis de la classer dans le grand groupe des cacatoès. Elle aurait été l'une des premières espèces à diverger dans ce taxon, précédée par les cacatoès de couleur foncée (genre *Calyptorhynchus*). La Perruche calopsitte y serait d'ailleurs assez fortement reliée. L'autre genre de cacatoès proche de cette espèce est *Callocephalon*. La phylogénie supportée par l'étude de l'ADN mitochondrial ne conforte donc pas l'hypothèse selon laquelle la Perruche calopsitte forme une sous-famille ne comprenant qu'un seul genre. (BROWN et TOFT, 1999)

Les Cacatuidae constituent un groupe assez soudé. Ils sont éloignés des Loridae et des Psittacidae. Une première divergence a eu lieu pour les espèces de couleur foncée (Cacatoès banksien et Cacatoès funèbre). La Perruche calopsitte s'en serait ensuite séparée. Une étude de caryotypes a été réalisée par CHRISTIDIS *et al.* (1991a) chez neuf espèces de Psittaciformes : le Cacatoès rosalbin, Cacatoès à huppe jaune, la Perruche calopsitte (Cacatuidae), la Perruche royale, la Perruche de Pennant, la Perruche omnicolore (Psittacidae), l'Inséparable roséicollis, le Loricet à tête bleue et le Lori à ventre violet (Loriidae). Pour plus de précisions, ils ont également marqué les chromosomes par la coloration des bandes C (coloration des centromères). Ce travail a permis de montrer la grande similitude entre espèces au sein des Cacatuidae, ainsi que leur démarcation d'avec les Psittacidae : ils possèdent un plus grand nombre de chromosomes (72 à 80, contre 60 à 72 pour les autres taxons étudiés). En outre, leurs chromosomes sont majoritairement télocentriques. A l'inverse, les Psittacidae offrent une remarquable diversité dans leurs caryotypes.

Les loris et loriquets forment aussi un groupe relativement à part. En revanche, au sein de ce taxon, les espèces présentent une grande homogénéité. Ils sont reliés aux Psittacidae de façon assez distante.

CHRISTIDIS *et al.* (1991b) ont cherché à mieux comprendre les liens entre les perroquets d'Australie et de Papouasie-Nouvelle Guinée. Pour ce faire, ils ont réalisé l'électrophorèse de protéines chez plusieurs espèces. Plusieurs conclusions ont été tirées. Ainsi, les cacatoès forment un groupe monophylétique distant des autres perroquets et des loriquets. Les loriquets sont également monophylétiques. En revanche, ils sont liés aux autres perroquets. Le groupe de perroquets australiens à queue large comprend les genres suivants : *Platycercus*,

Barnardius, *Northiella*, *Purpureicephalus*, *Lathamus* et *Psephotus*. D'autres groupes y semblent attachés : les *Psittacella* de Nouvelle Guinée ainsi que les *Alisterus*-*Polytelis*. D'autres espèces de type platycerques sont plus distantes et présentent des affinités disparates. Cela concerne les genres suivants : *Pezoporus*, *Melopsittacus*, *Cyanoramphus* et *Neophema*. La principale dichotomie se trouve donc entre les cacatoès et le reste des perroquets. Les premiers se divisent en deux groupes également assez distincts : les cacatoès au plumage foncé (*Calyptorhynchus*) et les autres (*Cacatua*). Ensuite, le premier taxon à se séparer des perroquets à proprement parler est la Perruche de Bourke. Le reste des espèces est divisé en deux principaux groupes. Le premier comprend les loriquets. Il inclut des lignées sœurs, à savoir les genres *Cyclopsitta* et *Micropsitta*. La Perruche ondulée et les inséparables africains (*Agapornis*) leur sont liés de façon plus lointaine. Le second est à son tour séparé en deux sous-groupes. Le premier sous-groupe comprend les trois genres suivants : *Geoffroyus*, *Eclectus* et *Psittacula*. Le second rassemble les genres *Polytelis*, *Alisterus*, *Platycercus* et *Psephotus*. Leur sont reliés les *Cyanoramphus*, *Neophema chrysostoma*, les *Pezoporus* et les *Psittacella*.

Les espèces australiennes sont celles qui s'illustrent par la plus grande diversité. Certains genres sont toutefois plus proches : *Platycercus* (Perruche omnicolore, Perruche flavéole, Perruche de Pennant, Perruche à tête pâle, Perruche Adélaïde, Perruche à oreilles jaunes), *Barnardius* (Perruche vingt-huit, Perruche de Barnard, Perruche à collier jaune), *Northiella* (Perruche à bonnet bleu), *Lathamus* (Perruche de Latham), *Psephotus* (Perruche à croupion rouge, Perruche multicolore, Perruche à capuchon noir), *Psittacula* (Grande Alexandre, Perruche à moustaches, Perruche à tête de prune), *Alisterus* (Perruche royale) et *Polytelis* (Perruche de Baraband, Perruche mélanure et Perruche princesse de Galles).

- Particularités du sous-groupe africain

D'après CHRISTIDIS *et al.* (1991a), les inséparables se démarquent des autres taxons. Ainsi, leur nombre de macrochromosomes est plus élevé que chez les autres Psittaciformes et ils possèdent en contrepartie très peu de paires de micro-chromosomes : respectivement onze et douze. Ils conservent un lien lointain avec les loris et loriquets, ainsi qu'avec la Perruche ondulée et sont en fait assez proches des Psittaciformes ancestraux.

d3. Bilan sur les points de classification couramment admis

Les Cacatuidae constituent un groupe assez soudé. Ils sont éloignés des Loridae et des Psittacidae. Une première divergence a eu lieu pour les espèces de couleur foncée (Cacatoès banksien et Cacatoès funèbre). La Perruche calopsitte s'en serait ensuite séparée. En tout cas, elle est très souvent rattachée aux cacatoès.

Les loris et loriquets forment aussi un groupe relativement à part. En revanche, au sein de ce taxon, les espèces présentent une grande homogénéité. Ils sont reliés aux Psittacidae de façon assez distante.

Les Psittacidae, eux, se caractérisent par une extraordinaire diversité. La Perruche de Bourke semble être l'une des premières espèces à s'en être séparée. Les conures (*Pyrrhura*, *Aratinga*, *Nandayus*) et les touis (*Forpus*, *Brotogeris*) sont deux taxons assez hétérogènes. Ils ont subi de nombreux remaniements au cours de leur évolution, témoin leur grande diversité dans les caryotypes.

Les inséparables se démarquent des autres taxons. Ils sont en fait assez proches des Psittaciformes ancestraux. Ils conservent un lien lointain avec les loris et loriquets, ainsi qu'avec la Perruche ondulée.

Les taxons du Nouveau Monde sont très proches. Les aras et les amazones, notamment, présentent une grande homogénéité. Les aras forment bien un groupe monophylétique, distant des autres. Parmi les perruches néotropicales, il est possible de distinguer deux groupes : celles à queue courte et celles à queue longue. Ces espèces se seraient séparées de la Perruche ondulée il y a 76 millions d'années. L'Éclectus est lié de façon lointaine avec les *Psittacula*.

Les espèces australiennes sont celles qui s'illustrent par la plus grande diversité. Certains genres sont toutefois plus proches : *Platycercus* (Perruche omnicolore, Perruche flavéole, Perruche de Pennant, Perruche à tête pâle, Perruche Adélaïde, Perruche à oreilles jaunes), *Barnardius* (Perruche vingt-huit, Perruche de Barnard, Perruche à collier jaune), *Northiella* (Perruche à bonnet bleu), *Lathamus* (Perruche de Latham), *Psephotus* (Perruche à croupion rouge, Perruche multicolore, Perruche à capuchon noir), *Psittacula* (Grande Alexandre, Perruche à moustaches, Perruche à tête de prune), *Alisterus* (Perruche royale) et *Polytelis* (Perruche de Baraband, Perruche mélanure et Perruche princesse de Galles).

IV. BASES DE LA COLORATION DU PLUMAGE

En annexes 2 et 3, deux tableaux présentent successivement les définitions résumées des mutations et combinaisons de mutations citées. En annexes 4 et 5, deux tableaux résument les principaux synonymes français et anglais existant pour les mutations et combinaisons de mutations citées.

1. Rappels sur la plume

a. Développement (BEAUMONT et CASSIER, 1994)

La plume est issue d'un bourgeon épidermique que soulève une papille dermique vascularisée. Le bourgeon s'allonge en un cylindre épidermique qui entoure un axe dermique (appelé également pulpe). Il s'enfonce ensuite progressivement par sa base sous la surface de la peau, entraînant l'épiderme qui s'invagine en un follicule plumaire.

Au sein de l'épiderme de la partie apicale du bourgeon, des files longitudinales de cellules poussent à partir d'une zone germinative annulaire ou collier. Ces cellules se vacuolisent, se kératinisent et constituent les crêtes barbares. Le même processus est à l'origine des crêtes barbulaires, de part et d'autre des crêtes barbares. L'ensemble de cette ébauche de plume est revêtu d'une gaine kératinisée, différenciée à la périphérie du bourgeon épidermique.

Dans les futures plumes de contour (rémiges, rectrices, plumes de couverture et tectrices, soit les plumes visibles et non le duvet), le collier prolifère dorsalement et s'allonge en tige pleine. Il constitue ainsi l'ébauche du rachis et entraîne les crêtes barbares à son extrémité. De nouvelles crêtes barbares se différencient à la face ventrale du collier et viennent s'ajouter derrière les précédentes, le long du rachis. Celui-ci s'allonge régulièrement. Pendant ce temps, les crêtes barbares initialement insérées verticalement sur le collier s'insèrent transversalement sur le rachis, en demi-cercles légèrement obliques qui s'affrontent par leurs extrémités le long d'une ligne médio-ventrale. Quand le cylindre de la plume émerge à la surface de la peau, la gaine se déchire et le cylindre se fend le long de cette ligne médio-ventrale, libérant les barbes qui s'étalent de chaque côté du rachis en étendard. À la face

ventrale du collier, un mécanisme identique met en place un étendard secondaire ou hypoptyle, opposé à l'étendard principal. Quand ce dernier est achevé, le collier prolifère régulièrement et édifie un cylindre de kératine dure, le calamus, ouvert aux extrémités par les ombilics. (*figure 14*)

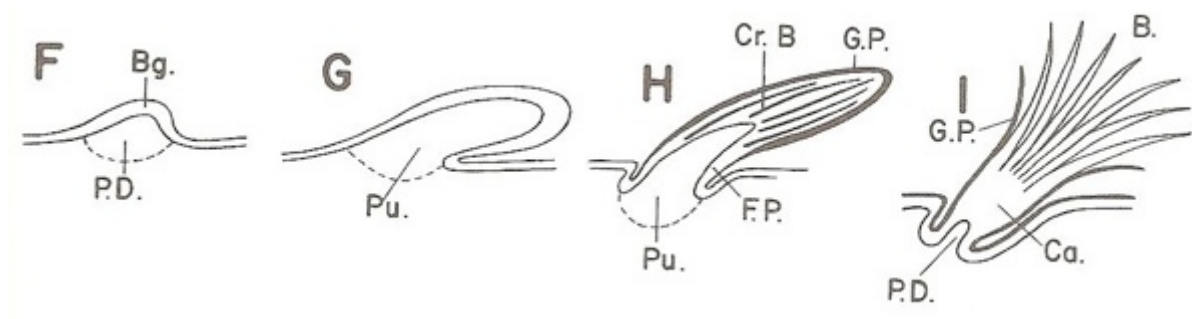
Les mélanines sont produites par des cellules spécialisées appelées mélanocytes. Elles sont situées dans les follicules plumeux. Ces cellules sont issues de la crête neurale de l'embryon. A ce stade, il s'agit encore de mélanoblastes (cellules indifférenciées). Au cours du développement de l'oiseau, elles migrent vers la peau et dans certains organes colorés, les yeux par exemple. C'est là qu'elles se spécialisent et deviennent les mélanocytes. Ces dernières produisent les pigments sous forme de petits grains, appelés mélanosomes. Ceux-ci sont ensuite transférés dans les plumes lors de leur formation. (MARTIN, 2002)

b. Différents types de plumes

Les plumes sont des phanères beaucoup plus complexes que les poils. Elles sont également constituées de cellules kératinisées dérivées de l'épiderme, mais celles-ci sont vacuolisées et minéralisées par des sels de calcium. (BEAUMONT et CASSIER, 1994) Leurs cellules souches sont situées dans le follicule basal appelé encore follicule plumeux. Ce follicule est profondément enfoncé dans le derme. (HARCOURT-BROWN, 2005)

L'adulte possède trois grands types de plumes : les plumes de contour, les plumules et les filoplumes. (BEAUMONT et CASSIER, 1994)

Figure 14 - Développement d'une plume
(BEAUMONT et CASSIER, 1994)



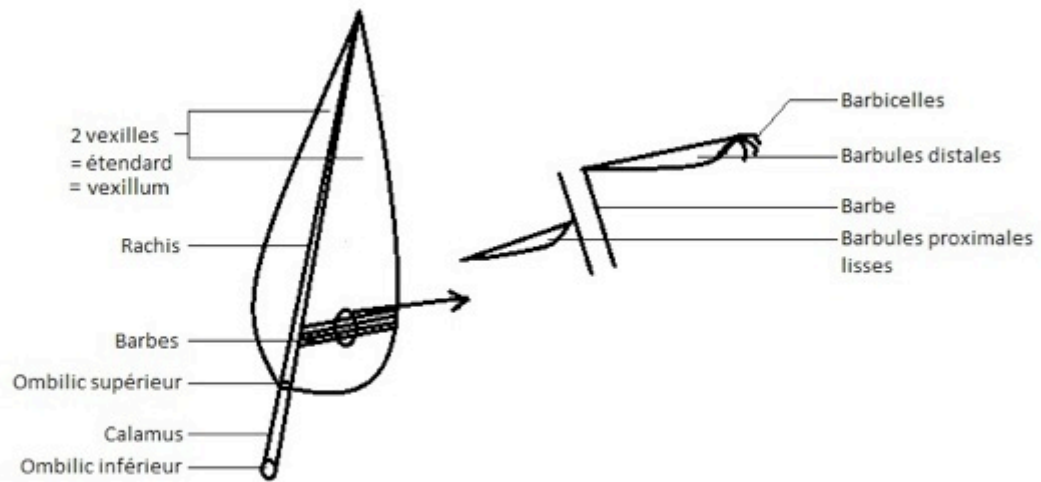
Les schémas F à I, réalisés par BEAUMONT et CASSIER (1994), représentent le développement d'une plume de couverture. B. désigne les barbes, Bg. le bourgeon épidermique, Ca. le calamus, Cr. B. les crêtes barbares, F.P. le follicule plumaire, G.P. la gaine plumaire, P.D. la papille dermique et Pu. la pulpe.

Les plumes de contour sont directement visibles : ce sont elles qui confèrent à l'oiseau sa silhouette et sa couleur. Elles sont constituées d'un axe rigide appelé calamus pour sa partie adjacente à la peau et rachis pour sa partie libre, ainsi que d'une surface plane nommée étendard ou *vexillum* et qui est portée par le rachis. Le calamus, également appelé hampe, est un cylindre creux et fortement kératinisé, enfoncé dans une invagination épidermique. À ses extrémités, il est en communication avec l'extérieur par des orifices, les ombilics supérieur et inférieur. Enfin, sa cavité centrale est divisée par une suite de cloisons transversales. Le rachis, quant à lui, est une tige pleine située au-delà de l'ombilic supérieur. Sa face ventrale comporte un sillon longitudinal. Enfin, l'étendard est une structure plane et souple divisée en deux surfaces inégales de part et d'autre du rachis, chacune constituée de lames parallèles entre elles, les barbes. Les barbes sont porteuses de deux rangées de lamelles plus petites, ou barbules. Les barbules distales s'entrecroisent avec les barbules proximales de la barbe voisine. Les minuscules crochets ou barbicelles qu'elles possèdent s'accrochent aux barbules proximales lisses. L'ensemble est d'une grande cohésion. Ce système se retrouve sur toutes les grandes plumes des ailes (les rémiges) et de la queue (les rectrices). C'est un point fondamental pour le vol. Sur les autres plumes, une telle cohésion ne s'observe que sur la partie découverte du *vexillum* : la partie recouverte par les plumes adjacentes est en effet constituée de barbules plus longues et sans crochets, d'allure duveteuse. En outre, la partie ventrale de l'ombilic supérieur porte généralement un étendard secondaire duveteux appelé hypoptyle ou hyporachis. Sa face ventrale est appliquée contre celle de la plume principale. Son développement est variable selon l'espèce et même la région du corps. Ainsi, il est absent ou réduit à quelques barbes sur les rémiges et les rectrices. (BEAUMONT et CASSIER, 1994) (*figure 15*)

Les plumules, encore appelées plumes de duvet, sont de petites plumes très simples recouvertes par les plumes de contour. Elles sont constituées d'une touffe de barbes qui s'insèrent généralement directement sur un court calamus. Le rachis est en effet souvent absent ou extrêmement réduit. Chaque barbe porte deux rangées de barbules lisses, plus développées vers la base de la plume (BEAUMONT et CASSIER, 1994). Elles se trouvent sous les plumes de contour et forment une couche isolante. (HARCOURT-BROWN, 2005)

Les filoplumes sont en réalité des plumes dégénérées : elles sont réduites à un rachis filiforme qui rappelle un poil (d'où son nom). Il porte parfois quelques barbes à son extrémité. Cachées sous les plumes de contour, elles leur sont étroitement associées car elles se forment sur la paroi latérale de leur follicule. (BEAUMONT et CASSIER, 1994)

Figure 15 - Structure d'une plume
d'après BEAUMONT et CASSIER (1994)



Ce schéma présente les différentes parties d'une plume de contour (grande plume qui constitue la partie visible du plumage). Le calamus est ancré dans la peau de l'oiseau. Les barbes sont fixées les unes aux autres grâce à leurs barbules respectives (plus précisément grâce aux barbicelles des barbules distales).

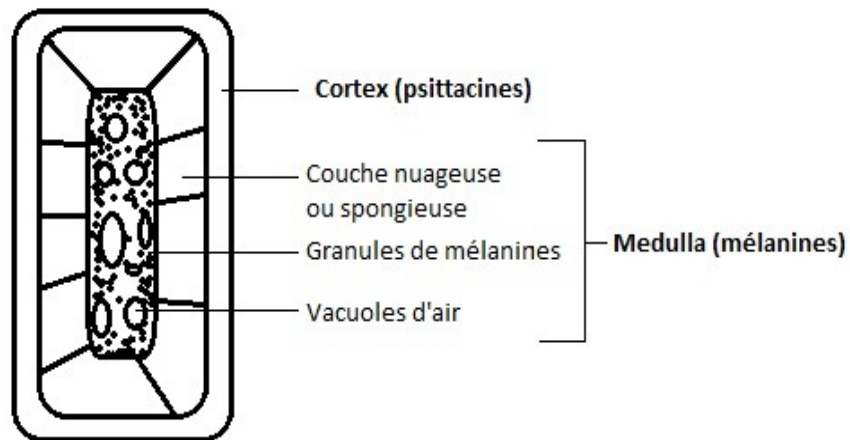
Chez les perroquets, certains auteurs distinguent un sous-type dans les plumes de duvet : des plumes chargées de poudre. L'extrémité de leurs barbes se brise en permanence, ce qui donne une poussière blanche très fine qui couvre tout le corps de l'oiseau. Cela est très visible chez les cacatoès de couleur blanche. Ces plumes peuvent se trouver en taches sous les ailes (comme chez les cacatoès) ou être disséminées dans le plumage (chez les piones). (HARCOURT-BROWN, 2005)

c. Structure d'une plume et zones pigmentées

Les plumes auxquelles nous allons nous intéresser sont les plumes de contour : comme nous l'avons vu au paragraphe précédant, ce sont elles qui supportent la coloration de l'oiseau.

Le support de la couleur dans la plume est le *vexillum*, plus précisément les barbes qui le constituent. En coupe, ces barbes présentent une structure particulière. Elles comportent tout d'abord un centre appelé également noyau ou médulla. Il est rempli de grains de mélanine de densité variable. Ces pigments sont transférés aux cellules médullaires des barbes par les mélanocytes du calamus. C'est en effet dans le cytoplasme de ces cellules que sont synthétisés les grains de mélanine. Ils entourent la vacuole centrale de taille relativement importante. À la périphérie de la barbe, nous trouvons une couche compacte constituée de β -kératine, le cortex. C'est là que se fixent les pigments lipidiques (psittacines pour les Psittaciformes). Enfin, entre le cortex et la médulla, se trouve une zone nuageuse ou couche spongieuse dans laquelle les rayons peuvent être réfractés. Elle est en effet composée de vacuoles d'air et d'éléments rectilignes de mélanine de largeur équivalente. Son épaisseur varie selon la coloration de la plume. Il est ainsi possible de classer les plumes colorées par ordre décroissant de taille de la couche spongieuse : jaune, vert, bleu, violet, puis émissions d'UV (ultra-violet). L'étude de plumes de perruches ondulées et d'inséparables rosécollis a montré que leur couche nuageuse contenait des barres de kératine en forme de tige ou de colonne d'un diamètre relativement uniforme et des vacuoles d'air de différentes formes et diamètre. Elles diffèrent en cela de certains Passeriformes tels le Cotinga des Maynas (*Cotinga maynana*) et le Diamant de Gould (*Chloebia gouldiae*), dont les vacuoles sont uniformes et circulaires et les barres de kératine de largeur irrégulière (BEAUMONT et CASSIER, 1994 ; FINGER, 1995 ; GOLDSTEIN *et al.*, 2004 ; HAYWARD, 1992 ; PRUM, 2003 ; SHAWKEY *et al.*, 2006b). (figure 16)

Figure 16 - Coupe d'une barbe type
d'après MARTIN (2002)



Ce schéma présente une barbe en coupe. La partie centrale, appelée medulla, contient des vacuoles remplies d'air et des granules de mélanines. Elle est entourée par une couche nuageuse ou spongieuse, principalement composée de vacuoles d'air, mais qui possède aussi des mélanines sous forme de bâtonnets. Enfin, en périphérie, le cortex est constitué de kératine dans laquelle sont fixés les pigments lipidiques, à savoir les psittacines chez les Psittaciformes (couleur jaune).

2. Couleurs présentes chez les Psittaciformes

a. Coloration structurale

Aussi curieux que cela puisse paraître, certaines couleurs ne sont pas créées par des pigments. C'est une propriété qui se retrouve chez tous les oiseaux. Cela concerne le blanc et le bleu. La couleur est alors produite par l'interaction entre la lumière et des structures biologiques de taille similaire à la longueur d'onde de la lumière visible. Dans la plume, c'est la couche spongieuse qui est impliquée dans ce processus : la lumière est dispersée par la matrice de kératine et les vacuoles remplies d'air. (PRUM *et al.*, 1999)

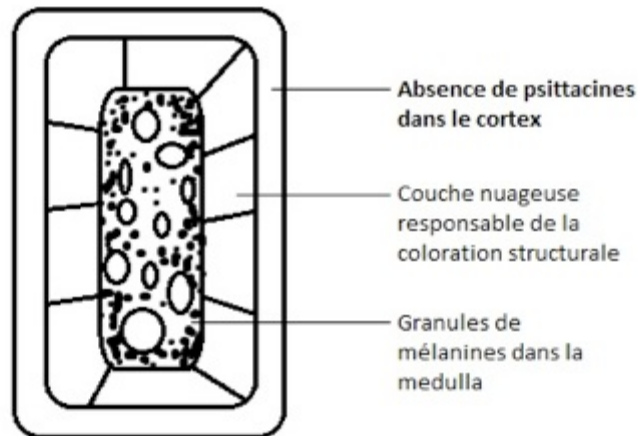
a1. Blanc

Le blanc est la plus simple des couleurs structurales : en l'absence de pigments, la plume disperse l'ensemble des longueurs d'onde du spectre visible. Or le blanc n'est rien d'autre que la somme de toutes les autres couleurs. C'est donc l'absence de pigments qui donne cette couleur. La meilleure preuve en est le fait qu'une plume colorée (par exemple en jaune) qui subit un traitement pour éliminer les pigments qu'elle contient devient blanche. (PRUM *et al.*, 1999 ; SHAWKEY et HILL, 2005)

a2. Bleu (figure 17)

Pour la couleur bleue, le principe est relativement similaire : la lumière pénètre à l'intérieur des barbes et est dispersée, mais cette fois de façon partielle. La première modélisation qui a permis de comprendre ce phénomène s'appelle l'effet Tyndall : les rayons lumineux vont en effet arriver jusqu'au centre de la barbe et la mélanine de la substance médullaire va absorber les grandes longueurs d'onde. Les rayons de petites longueurs d'onde sont alors réfractés dans la zone nuageuse avant de traverser le cortex dépourvu de pigment. La couleur obtenue est le bleu, d'autant plus clair que les grains de mélanine de la substance médullaire sont dispersés : ils absorbent alors moins les grandes longueurs d'onde et les rayons sortant se rapprochent du blanc. La différence entre une plume blanche et une plume bleue repose surtout sur la couche médullaire de mélanine. (BEAUMONT et CASSIER, 1994 ; GOLDSTEIN *et al.*, 2004 ; HAYWARD, 1992 ; SHAWKEY et HILL, 2006).

Figure 17 - Coupe d'une barbe de plume bleue
d'après MARTIN (2002)



Dans une plume bleue, chaque barbe (élément support de la couleur) possède une structure classique (cortex, couche nuageuse, medulla). Seul le cortex ne contient pas de psittacines (pigment jaune). La coloration est uniquement due à la réfraction par la couche nuageuse des rayons de petites longueurs d'onde qui n'ont pas été absorbés par la mélanine de la medulla.

Plusieurs modèles ont ensuite été proposés pour étudier la coloration bleue. Les premiers à être utilisés ont été les modèles de dispersion de Rayleigh et de Mie. La répartition des vacuoles d'air dans les plumes apparaît en effet aléatoire, ce qui explique le recours à des modèles de dispersion incohérente. Selon Rayleigh, la lumière est dispersée par de petites sphères ou par des molécules dont la taille est inférieure à la longueur d'onde de la lumière visible. Mie pose à peu de choses près les mêmes hypothèses. Ce sont donc les vacuoles remplies d'air de la couche de kératine médullaire qui joueraient un rôle dans la diffraction des rayons lumineux. Mais plusieurs auteurs ont ensuite montré que la couche spongieuse était suffisamment organisée dans sa nanostructure pour produire les teintes observées par dispersion cohérente ou par interférence constructive. Il est alors possible d'utiliser l'analyse bi-dimensionnelle de Fourier pour la décrire. En effet, le mathématicien Jean-Baptiste Fourier a montré que toute onde répétitive peut être décomposée en une série d'ondes sinusoïdales. Ces ondes se caractérisent par une fréquence unique, par leur amplitude et par leur phase. L'analyse de Fourier est en fait la séparation d'une onde complexe en ses constituants élémentaires. En outre, un des points sur lequel repose les théories de Mie et Rayleigh n'est pas vérifié dans les plumes, ce qui amène à prendre plus de distance avec ces modèles. En effet, l'indépendance spatiale des structures à l'origine de la diffraction n'a été retrouvée chez aucune des espèces étudiées (*Cotinga* des Maynas ou *Cotinga maynana*, Diamant de Gould ou *Chloebea gouldiae*, Perruche ondulée et Inséparable roséicollis). La couche nuageuse peut également expliquer les couleurs violettes et turquoise. En résumé, les études récentes tendent à montrer que l'effet Tyndall n'est pas impliqué dans la coloration bleue, mais que ce sont les interférences constructives avec les éléments de la couche spongieuse (kératine et vacuoles d'air) qui interviennent. La lumière réfléchie présente un pic entre 500 et 520 nanomètres. (FINGER, 1995 ; PRUM, 2003 ; PRUM *et al.*, 1998 ; PRUM *et al.*, 1999).

SHAWKEY *et al.* (2006 b) ont étudié des Passeriformes bleus (*Sialia spp.*, comprenant le Merle bleu azuré) et ont montré que la particularité des plumes bleues est de ne contenir de la mélanine que sous la couche spongieuse. Au contraire, les plumes rouilles de certaines variétés de cette espèce contiennent le pigment noir dans leur cortex. Les auteurs ont émis l'hypothèse que les différentes nuances de bleu étaient dues à des variations dans les dimensions de la couche nuageuse. Une série de mesures leur a permis de valider cette hypothèse, au moins en ce qui concerne le genre étudié.

a3. Irisation
(GUIRADELLA et BUTLER, 2009 ; KEYSER et HILL, 1999 ; PRUM *et al.*, 1999)

Au même titre que le bleu, l'irisation des plumes est due à la diffraction de la lumière incidente, cette fois par la kératine. L'irisation est en fait la propriété qu'ont les plumes de changer de teinte selon l'angle d'incidence de la lumière ou selon la position de l'observateur. Elle est due à une interférence constructive entre les grains de mélanine, la kératine et/ou l'air des vacuoles disséminées dans les barbes. Elle repose donc sur l'existence d'une ou de plusieurs couches de kératine et de granules de mélanines dans les barbes.

a4. Émission de rayons ultra-violets non visibles pour l'homme
(EALTON et LANYON, 2003 ; FINGER, 1995 ; HARCOURT-BROWN, 2005 ; PEARN *et al.*, 2001 ; PEARN *et al.*, 2003 ; PRUM, 2003 ; PRUM *et al.*, 1999 ; SHAWKEY *et al.*, 2003)

Il est bon de rappeler que l'œil de nombreux oiseaux (Psittaciformes compris) ne perçoit pas les couleurs de la même façon que l'homme. De nombreuses études ont en effet montré qu'ils étaient sensibles à certains rayons ultra-violets que notre œil ne peut pas voir. Ils possèdent en effet quatre types de cônes, dont un réceptif aux UV (soit à des longueurs d'onde allant de 365 à 410 nm selon les espèces). Certains auteurs définissent les couleurs dites à « UV » comme celles qui stimulent uniquement les cônes sensibles aux UV. Il a été prouvé à plusieurs reprises que de nombreuses régions colorées de leur plumage réfléchissent les UV. Ce phénomène serait une composante importante de la teinte des plumes. Dans une étude portant sur 312 espèces issues de 142 familles différentes, 60% des individus émettaient des UV. (EALTON et LANYON, 2003) Plusieurs couleurs peuvent être associées à une telle réflexion. Ainsi le bleu, le vert et le jaune sont très souvent liés à une production d'UV, tandis que le noir et le marron le sont beaucoup moins. Toutefois, il n'existe pas de lien strict entre la production d'UV et la couleur perçue par l'homme. Seules certaines tendances apparaissent. L'étude citée ci-dessus qui porte sur 312 espèces d'oiseaux a montré par exemple certaines corrélations. Ainsi, plus de 50% des plumes noires, marrons et rouges réfléchissent moins de 5% d'UV. Au contraire, 50 à 75% des régions jaunes et vertes réfléchissent plus de 5% d'UV. Ce dernier résultat est d'ailleurs retrouvé dans plus de 75% des plumes bleues. Enfin, toutes les plumes blanches émettent des UV. (EALTON et LANYON, 2003)

L'obtention de ces couleurs repose exactement sur les mêmes principes physiques qui expliquent les autres couleurs structurales : c'est la couche nuageuse qui émet la lumière par dispersion cohérente. Elle dépend de la taille et de la disposition dans la barbe des éléments de kératine et des vacuoles d'air de cette couche.

a5. Fluorescence
(ARNOLD *et al.*, 2002 ; DRIESEN, 1953 ; HARCOURT-BROWN, 2005 ; PEARN *et al.*, 2001 ; PEARN *et al.*, 2003)

Outre l'émission d'UV, certaines espèces de perroquets ont un plumage fluorescent. Celui-ci absorbe en effet les longueurs d'onde courtes (UV et bleu) et les réémet à des longueurs d'onde plus importantes, ce qui donne une impression de brillance. Chez les Psittaciformes, cela correspond à l'absorption d'UV, suivie de leur réémission dans le spectre visible et, donc, perçu par l'œil humain. Une étude menée chez la Perruche ondulée a ainsi révélé qu'il y avait fluorescence suite à l'exposition des plumes de la tête à un rayonnement de courte longueur d'onde (proche de 350 nm). L'utilisation de lampes noires est un bon moyen de mettre en évidence ce phénomène : l'émission des rayonnements se fait autour de 365 nm, avec une composante d'ultra-violet de type A. Cette dernière serait un point capital pour provoquer la fluorescence. En revanche, la lumière du jour seule est totalement insuffisante.

Jusqu'à présent, la fluorescence n'aurait été rapportée que chez les perroquets au sens large, peut-être parce qu'elle dépend des psittacines, pigments propres à ce taxon. En revanche elle semble assez bien partagée dans ce groupe : une étude portant sur 52 espèces de perroquets a montré que 68% d'entre eux présentaient un phénomène de fluorescence (soit trente cinq espèces réparties en quatorze genres sur vingt-quatre). Parmi les espèces concernées, nous trouvons principalement des groupes australiens dont voici quelques exemples où la fluorescence a été démontrée : les genres *Cacatua*, *Platycercus*, *Neophema*, ou encore la Perruche ondulée. (PEARN *et al.*, 2003) Plusieurs couleurs peuvent être associées à de la fluorescence : le rouge, l'orange, le jaune et le vert. La fluorescence et l'émission d'UV sont fréquemment retrouvées chez le même individu, souvent sur des taches juxtaposées. L'hypothèse d'un renforcement du contraste dans la partie UV du spectre a donc été émise par plusieurs scientifiques. (ARNOLD *et al.*, 2002 ; PEARN *et al.*, 2001 ; PEARN *et al.*, 2003)

b. Coloration pigmentaire

b1. Mélanines

- Définition

(BEAUMONT et CASSIER, 1994 ; DESMAREZ, 2000 ; MC GRAW *et al.*, 2005)

Les mélanines sont des pigments très largement répandus dans l'ensemble du règne animal, aussi bien chez les oiseaux que chez les reptiles ou les mammifères. Ce sont des produits d'oxydation de dérivés phénoliques plus ou moins polymérisés. Ils forment de petits grains de quelques dizaines de microns de diamètre, les mélanosomes. Ces grains sont stockés dans le cytoplasme des cellules.

- Localisation

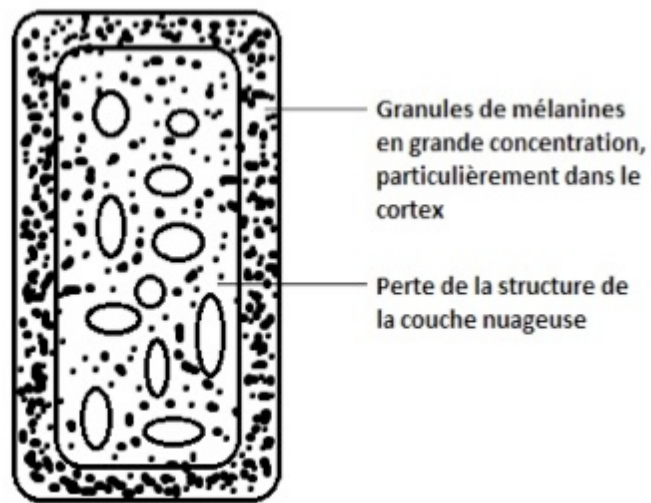
(DESMAREZ, 2000 ; FINGER, 1995 ; GOLDSTEIN *et al.*, 2004)

Les mélanines sont situées à divers endroits de la plume. Ainsi, dans une barbe, nous les trouvons en granules médullaires autour de la vacuole centrale et en bâtonnets disséminés dans la couche nuageuse. Mais c'est quand elles sont présentes dans le cortex, mêlées à la kératine, qu'elles absorbent l'ensemble des longueurs d'onde incidentes et donnent une couleur noire à la plume (*figure 18*). Si elles sont situées plus profondément dans la médulla et en moindre quantité, elles donnent une couleur grise à la plume.

- Différents types de mélanines

Deux formes de mélanines peuvent être distinguées : les mélanines noire à brunes ou eumélanines (le préfixe grec *eu* signifiant vrai, véritable) et les mélanines rougeâtres appelées par opposition phaeomélanines (*phaeo* pour faux, mauvais). La seconde mélanine, au contraire de l'eumélanine, réclame la présence de cystéine (un acide aminé soufré) pour être formée. Les eumélanines sont responsables des couleurs noire, marron et grise. Les phaeomélanines donnent des teintes allant du rougeâtre à la couleur chamois. (GRIFFITH *et al.*, 2006 ; MC GRAW *et al.*, 2004 ; MC GRAW *et al.*, 2005)

Figure 18 - Coupe d'une barbe de plume noire
d'après MARTIN (2002)



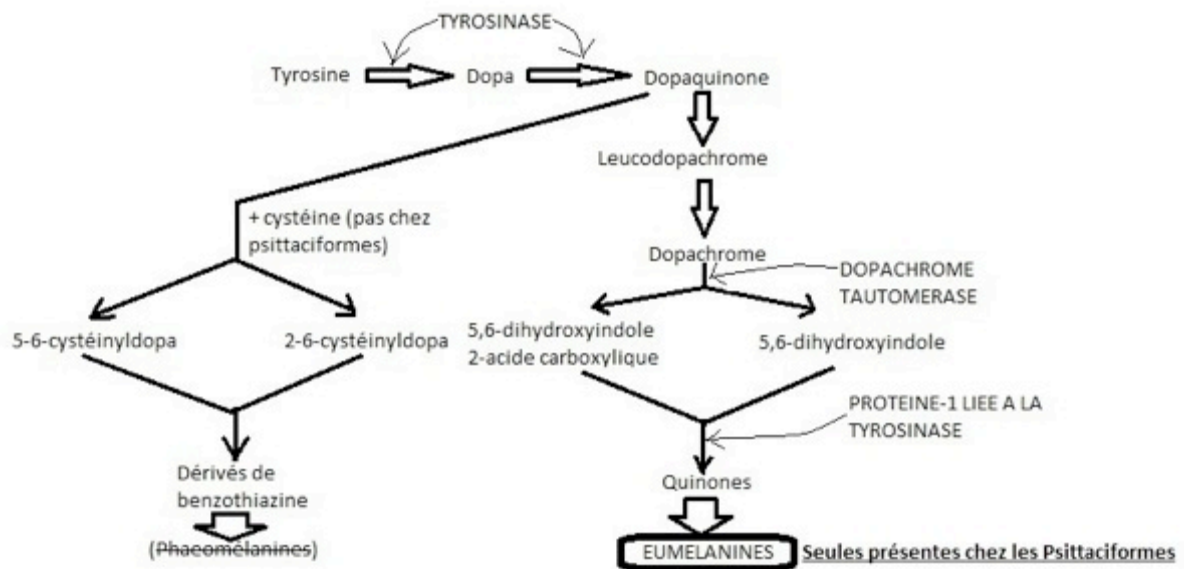
Dans une plume noire, chaque barbe présente une importante perte de sa structure interne : la medulla et la couche nuageuse n'existent plus en tant que telles. Le centre de la barbe contient des vacuoles d'air et des granules de mélanines répartis de façon diffuse. En périphérie, le cortex comprend une importante concentration en granules de mélanines.

TORAL *et al.* (2008) ont montré que chez toutes les espèces d'oiseaux, les plumes rouges contiennent à la fois les deux types de mélanines dans des proportions variables : l'extraction des mélanines après traitement chimique permet en effet d'obtenir un surnageant brun (phaeomélanines) et un culot noir (eumélanines). Le même protocole expérimental appliqué aux perroquets donne un résultat original. Ainsi, si le culot d'eumélanines est le même, le surnageant présente ici une couleur jaune. En outre, son spectre d'absorption, compris entre 400 et 500 nm, diffère totalement de celui obtenu avec les phaeomélanines. Il s'agit en réalité des psittacines (initialement appelées psittacofulvines). Ces résultats nous permettent raisonnablement de penser que l'eumélanine est la seule forme de mélanines présente chez les Psittaciformes.

- Synthèse

La synthèse de la mélanine s'effectue dans les follicules des plumes en phase de maturation, dans les mélanocytes. (MC GRAW *et al.*, 2004) L'eumélanine s'obtient par un ensemble de réactions chimiques utilisant notamment l'acide aminé tyrosine (*figure 19*). Cette molécule peut être apportée par la nourriture ou être synthétisée par l'organisme à partir d'un autre acide aminé, la phénylalanine, lui-même obligatoirement issu de l'alimentation (il s'agit d'un acide aminé essentiel). Des études menées chez différentes espèces d'oiseaux ont montré que la synthèse de la mélanine suivait la stimulation des mélanocytes par une hormone hypophysaire appelée MSH (*Melanine Stimulating Hormone*). Chez les mammifères, il a été prouvé que cette hormone stimule un récepteur propre (MC1R ou *Melanocortin-1-receptor*), ce qui aboutit à l'augmentation de l'activité de la tyrosinase. Cette dernière est l'enzyme clé qui permet la transformation de la tyrosine, avec la mélanine comme produit final. De nombreuses études ont mis en évidence le fait que la synthèse de ce pigment repose de façon très forte sur le patrimoine génétique. Le rôle de l'alimentation et, plus généralement, de l'environnement est en effet relativement réduit. Toutefois, il est évident que les nutriments absorbés sont malgré tout importants, dans la mesure où l'animal doit notamment disposer par ce moyen des acides aminés indispensables aux différentes réactions. Mais une alimentation correcte constitue un apport suffisant pour couvrir ce type de besoins. (PRICE et BONTRAGER, 2001)

Figure 19 - Synthèse des mélanines
d'après MARTIN, 2002



Ce schéma présente les deux grandes voies de synthèse des mélanines. Chez les Psittaciformes, les phaeomélanines n'existent pas, c'est pourquoi cette voie a été barrée : chez eux, la dopaquinone ne peut réagir avec la cystéine. La tyrosine est donc uniquement transformée en eumélanines (pigments responsables des couleurs noire, marron et grise). La tyrosinase est une enzyme clé de cette chaîne de réactions : c'est elle qui fait rentrer la tyrosine dans la voie de synthèse des pigments. La dopachrome tautomérase et la Protéine-1 liée à la tyrosinase sont deux autres enzymes importantes pour la synthèse des eumélanines.

b2. Psittacines

- Preuve de leur existence chez les Psittaciformes

Les couleurs jaune à rouge, en passant par l'orange, sont dues à des pigments de type lipidique. Ce sont des couleurs largement retrouvées chez les Psittaciformes : parmi les quelques trois cent cinquante espèces qu'ils comprennent, près de 80% d'entre elles possèdent du rouge dans leur plumage. Chez les autres oiseaux, ce type de couleurs vient des caroténoïdes. Ils ne peuvent pas être synthétisés par l'organisme et sont donc exclusivement tirés de l'alimentation. Les Flamands roses, par exemple, doivent leur couleur si admirée à l'absorption de petits organismes aquatiques, d'où certaines variations d'intensité selon la localisation géographique et la densité des eaux en nutriments. (DRIESEN, 1953 ; MC GRAW et NOGARE, 2005)

Quelques études ont permis d'étayer fortement la thèse selon laquelle les Psittaciformes n'utilisent pas de caroténoïdes dans leurs plumes, mais usent de pigments propres appelés psittacines. (DRIESEN, 1953) D'après STRADI et ses collaborateurs, ces psittacines diffèrent des caroténoïdes, notamment par leur spectre d'absorption en lumière visible. Ils absorbent en effet à des longueurs d'onde plus courtes et leurs pics d'absorption sont plus rapprochés les uns des autres que pour les caroténoïdes. (STRADI *et al.*, 2001)

Non seulement les Psittaciformes possèdent des pigments particuliers, mais leurs plumes ne contiennent pas le pigment commun à tous les autres taxons d'oiseaux. Ainsi, après analyse de plumes rouges prélevées sur quarante quatre espèces de psittaciformes, aucun caroténoïde n'a été détecté (limite inférieure de détection de 1µg/g). (MC GRAW et NOGARE, 2005)

En outre, des mesures sanguines pratiquées par MC GRAW et NOGARE (2004) chez cinq espèces de perroquets (un Éclectus, un Perroquet gris du Gabon, un Ara macao, un Ara chloroptère et une Amazone à front bleu) ont révélé qu'il y circulait cinq principaux types de caroténoïdes, à savoir : de la lutéine, de la zéaxanthine, de la 3'-déhydrolutéine, de la 2',3'-anhydrolutéine et de la β-cryptoxanthine. En revanche, aucune psittacine n'a été détectée (limite de détection de 1 ng de pigment pour 50 µg de plasma). Les perroquets étaient pourtant nourris avec une alimentation variée comprenant des noix, des graines, des fruits, des légumes et un mélange formulé pour les perroquets. L'absence de transport des psittacines dans le sang

peut s'expliquer par leur synthèse locale, dans la plume. La coloration par le biais des psittacines ne dépend donc pas directement de l'alimentation. Cela conforte l'observation selon laquelle la couleur des perroquets ne change pas en captivité malgré la variété d'aliments proposés.

La préférence des Psittaciformes pour les psittacines au détriment des caroténoïdes n'est toutefois pas due à une quelconque incapacité de stockage ou de transport des caroténoïdes chez ces espèces. Deux hypothèses sont donc avancées pour expliquer ce phénomène. Selon la première, les follicules plumeux formeraient une barrière sélective qui exclurait les caroténoïdes. D'après la seconde hypothèse, les deux types de pigments seraient présents dans les follicules plumeux, mais les enzymes incorporant les pigments dans la matrice de kératine se lieraient préférentiellement avec les psittacines. (MC GRAW et NOGARE, 2004)

L'étude des spectres de réflexion des différents pigments à l'origine d'une couleur rouge a permis de différencier les psittacines des caroténoïdes. Pour comparer les pigments, les auteurs ont recouru à l'analyse en composantes principales (*Principal Component Analysis* ou PCA) basée sur les réflexions à 10 nm d'intervalle dans le segment compris entre les longueurs d'onde suivantes de la courbe du spectre de réflexion : 360 à 740 nm. Cette méthode est l'un des modes d'analyse de variables multiples le plus fréquemment utilisé pour étudier les spectres de réflexion, dans la recherche sur la coloration des oiseaux. Les résultats ont montré une différence significative entre caroténoïdes et psittacines : sur les quatre composantes analysées, la quatrième présentait une valeur nettement plus basse pour les caroténoïdes. En revanche, les valeurs étaient statistiquement identiques en ce qui concernait les trois autres composantes de l'analyse. Par ailleurs, les deux groupes se distinguent des mélanines par leur seconde valeur, nettement inférieure pour les pigments noirs. Toutefois, les courbes de réflexion des caroténoïdes et des psittacines étaient relativement proches, ce qui explique d'ailleurs pourquoi la couleur obtenue est sensiblement la même. (TORAL *et al.*, 2008)

- Localisation

Les psittacines sont fixées dans le cortex des barbes, mêlées à la kératine qui entoure la plume. (GOLDSTEIN *et al.*, 2004 ; MC GRAW et NOGARE, 2004)

- Nature, structure et propriétés physico-chimiques

Les psittacines ont été baptisées il y a une centaine d'années, en 1882, par Krukenberg, en référence évidente à leur présence uniquement chez les psittaciformes. Toutefois, peu de données existent encore sur ces pigments particuliers. Leur structure chimique était même totalement ignorée jusqu'à très récemment. Les psittacines (ou *psittacofulvines*, en anglais) ont la même solubilité que les caroténoïdes : ce sont des molécules lipophiles. En outre, elles partagent avec leurs homologues des propriétés de réflexion de la lumière relativement similaires, ce qui explique qu'elles soient à l'origine des mêmes couleurs. (MC GRAW et NOGARE, 2004 ; MC GRAW et NOGARE, 2005 ; STRADI *et al.*, 2001)

MC GRAW et NOGARE (2005) ont utilisé la chromatographie en phase liquide pour rechercher les pigments contenus dans les plumes rouges de quarante quatre espèces choisies parmi les trois grandes familles de Psittaciformes (les Psittacidae, les Loriidae et les Cakatuidae). L'étude comprenait également l'espèce considérée comme une des plus primitives des perroquets : le Psittichas de Pesquet. Cette étude regroupait ainsi vingt-sept genres. Chez tous les individus étudiés, les cinq mêmes lipochromes ont été retrouvés. Parmi eux, quatre avaient déjà été identifiés (tétradécahexenal, hexadécaheptenal, octadécaoctenal et eicosanonenal). En revanche, la nature exacte du cinquième lipochrome, plus polaire et présent en trop faible quantité, n'a pas encore été déterminée à ce jour. Sa présence avait toutefois déjà été détectée dans une étude antérieure, également chez le Ara macao. (STRADI *et al.*, 2001) Cela montre que ce système de coloration, reposant sur les psittacines, est remarquablement bien conservé dans l'ensemble des Psittaciformes (au moins pour les espèces étudiées). Quant au *ratio* entre les différents lipochromes, il diffère de façon importante d'un individu à l'autre et d'une espèce à l'autre. Toutefois, il ne semble pas y avoir de variation entre les sexes ni de tendance phylogénétique : les trois principales familles étudiées possédaient la même composition relative en pigments. En revanche, il existait une différence significative du point de vue de la concentration totale en psittacines entre les sexes et les familles. Ainsi, les plumes des mâles étaient plus riches en pigments. Enfin, parmi les trois familles, ce sont les Loriidae qui présentaient le niveau le plus élevé de psittacines. Cela tend à montrer que seule la concentration totale en pigments est caractéristique du sexe, de la famille et de la coloration.

Quant à l'extraction des psittacines, elle a été réalisée avec succès il y a quelques années : en 1995, Veronelli et ses collaborateurs, cités par STRADI *et al.* (2001) avaient abouti à l'hypothèse d'une structure de type polyène linéaire comprenant sept à neuf doubles liaisons conjuguées pour les psittacines. Mais ce n'est qu'en 2000 que les psittacines ont

réellement pu être extraites et analysées, confirmant cette hypothèse. L'expérience a été menée par STRADI *et al.* (2001) sur les plumes rouges d'un Ara macao. La chromatographie en phase liquide réalisée sur les pigments extraits a montré quatre pics principaux, dont les masses moléculaires respectives étaient : 200, 226, 252 et 278 dalton. Après analyse, il apparaissait que ces éléments avaient tous la même formule générale : $\text{CH}_3\text{-(CH=CH)}_n\text{-CHO}$ (avec n allant de 6 à 9). Finalement, les quatre composants ont pu être identifiés. La couleur rouge du Ara macao contient donc du tétradécahexénal, de l'hexadécahepténal, de l'octadécaocténal et de l'eicosanonénal. (STRADI *et al.*, 2001)

- Synthèse

Le mécanisme de synthèse des psittacines est encore inconnu à ce jour. La seule certitude que nous ayons est le fait qu'il se déroule dans la plume elle-même. En effet, la recherche des polyènes dans le sang a été infructueuse, même pendant la période de croissance de la plume. Les analyses sanguines ont été réalisées sur des échantillons de plasma prélevés sur huit adultes dont les plumes rouges ont été analysées en parallèle. Les individus provenaient des espèces suivantes : un couple d'Éclectus, des Perroquets gris du Gabon, un Ara rouge ou Ara macao, un mâle Amazone à front bleu et une femelle Ara chloroptère. Les lipochromes ont été extraits des prélèvements et analysés sur plasma décongelé par chromatographie en phase liquide, moins d'une semaine après la prise de sang. Il n'a été trouvé aucune psittacine dans les échantillons (limite inférieure de détection de 1 ng ou 0,02 µg/mL). D'autres éléments sont en défaveur d'une origine alimentaire pour ces pigments. D'une part, les psittacines n'ont pas été retrouvée dans certains échantillons d'aliment destinés aux perroquets. D'autre part, les Psittaciformes gardent leur coloration en captivité malgré de grandes variations de régime. (MC GRAW et NOGARE, 2005)

Quelques hypothèses ont été avancées pour expliquer la synthèse des psittacines. STRADI *et al.* ont ainsi supposé qu'elles dérivent de polyènes acycliques par addition d'unités d'acétyl-coenzyme A ou par désaturation d'acide gras. (MC GRAW et NOGARE, 2005 ; STRADI *et al.*, 2001)

- Obtention des différentes nuances (jaune, rouge, orange, rose)

Dans l'étude de MC GRAW et NOGARE (2005) portant sur 44 espèces de Psittaciformes, les auteurs n'ont obtenu de résultats que sur les plumes rouges. Toutefois, ils se sont également penchés sur la coloration jaune. Mais ce pigment s'est révélé plus difficile à

étudier par chromatographie. Des travaux préliminaires ont malgré tout abouti à quelques constatations : tout comme les pigments rouges, les psittacines jaunes sont liposolubles et produites de façon endogène. Un point les distingue des précédentes : elles sont fluorescentes sous un éclairage UV, tout au moins dans les espèces étudiées. Chez les autres oiseaux, les variations de teintes des plumes rouges et jaunes sont proportionnelles à la concentration en caroténoïdes et fonction du type de pigment (xanthophylle jaune et canthaxanthine rouge). (*figure 20*) Il n'est donc pas impossible que la concentration en psittacines joue un rôle sur le type de coloration. (SHAWKEY et HILL, 2005)

c. Coloration mixte (vert)

(BEAUMONT et CASSIER, 1994 ; FINGER, 1995 ; GOLDSTEIN *et al.*, 2004 ; HAYWARD, 1992)

Le vert résulte de la combinaison entre une coloration chimique jaune et une coloration structurale bleue. Les rayons pénètrent jusqu'aux microgranules de mélanine de la médulla. Les rayons de grande longueur d'onde y sont alors absorbés et les autres réfractés. Ils traversent ensuite le cortex, porteur de psittacines. Ces pigments arrêtent les longueurs d'onde courtes. La couleur résultante est le vert. Le vert demande donc la présence de psittacines dans le cortex ainsi que celle de petits grains de mélanine dans la substance médullaire. (*figure 21*)

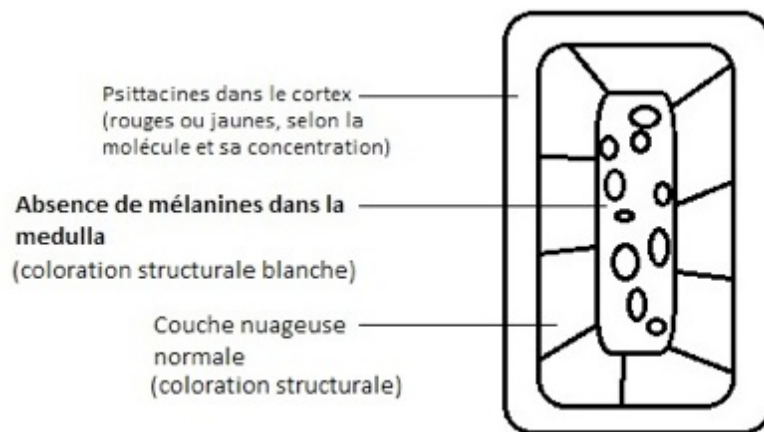
3. Facteurs du milieu influençant la couleur

a. Alimentation

a1. Influence de l'alimentation sur les psittacines

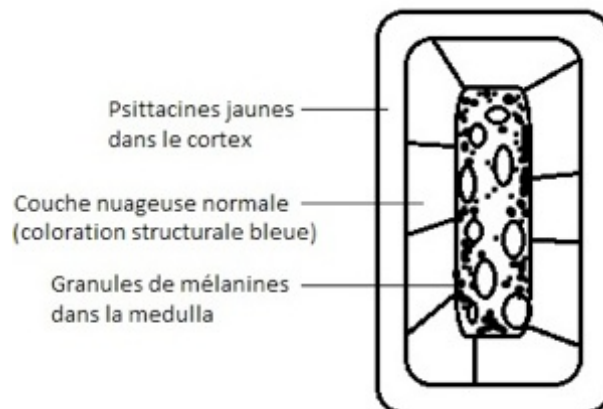
Les psittacines sont des pigments caractéristiques des Psittaciformes. Elles ont été définies en opposition avec les caroténoïdes, justement par leur indépendance vis-à-vis de l'alimentation. Une étude de STRADI *et al.* (2001) a vérifié cette assertion en effectuant des mesures sanguines. Elle a montré que les psittacines, au contraire des caroténoïdes, n'étaient pas trouvées dans le sang. Cela corrobore donc l'hypothèse d'une synthèse locale : l'alimentation n'est pas un facteur majeur dans l'expression des psittacines. (STRADI *et al.*, 2001)

Figure 20 - Coupe de barbe d'une plume jaune ou rouge
d'après MARTIN (2002)



Dans une plume jaune ou rouge, la barbe présente une structure classique. En périphérie, son cortex contient des psittacines (jaunes ou rouges). La couche nuageuse contient principalement des vacuoles remplies d'air. La medulla (centre de la barbe) possède toujours des vacuoles d'air, mais elle ne présente plus de granules de mélanines. La lumière traverse la plume, est réfractée dans la couche nuageuse et certaines longueurs d'onde sont absorbées par les psittacines du cortex, ce qui donne la couleur jaune ou rouge de la plume.

Figure 21 - Coupe de barbe d'une plume verte
d'après MARTIN (2002)



Dans une plume verte, la barbe présente une structure classique : cortex avec psittacines jaunes, couche nuageuse riche en vacuoles remplies d'air et medulla contenant quelques vacuoles d'air et des granules de mélanines. Les psittacines absorbent les rayons lumineux de certaines longueurs d'onde et la couche nuageuse disperse les rayons par réfraction. Cela confère une couleur verte à la plume.

a2. Influence de l'alimentation sur les mélanines

Les mélanines, par opposition aux caroténoïdes, ont très souvent été présentées comme l'exemple même du pigment dont l'expression est indépendante de l'alimentation. Mais il est troublant de constater que peu d'études ont cherché à le démontrer scientifiquement. Parmi elles, il convient de noter celle de MC GRAW *et al.* (2002) qui recherchait l'influence d'un stress nutritionnel sur l'expression des mélanines chez les mâles de deux espèces de Passeriformes : le Moineau domestique (*Passer domesticus*) et le Vacher à tête brune (*Molothrus ater*). Pour chacune de ces deux espèces, deux groupes étaient constitués. Le groupe contrôle avait de la nourriture à volonté tandis que l'autre était restreint pendant la période de mue : les auteurs leur ôtaient l'aliment six heures par jour (heures déterminées de façon aléatoire) et trois jours sur quatre. En parallèle, les oiseaux ont reçu un traitement antiparasitaire pour limiter l'interférence du parasitisme. L'expérience n'a montré aucune variation significative dans la coloration mélanique malgré le stress nutritionnel imposé aux oiseaux. Les auteurs avancent quelques éléments pour expliquer pourquoi ces pigments sont si faciles à synthétiser par l'animal. La tyrosine est en effet l'acide aminé précurseur de la mélanine. Or ce n'est pas un acide aminé indispensable. Cet élément peut en effet être acquis de diverses manières : par dégradation des protéines alimentaires ou par absorption digestive directe. Enfin, il existe une voie annexe qui passe par la phénylalanine (un autre acide aminé) et qui peut être utilisée à condition que l'aliment contienne de l'azote. Les trois acides aminés indispensables à la synthèse des mélanines sont la lysine, la phénylalanine et la tyrosine. Une carence en l'ensemble de ces précurseurs est donc très peu probable. Elle a pu être produite artificiellement chez le Moineau domestique, par exemple, avec des répercussions démontrées sur les mélanines. En revanche, elle n'a pas été décrite dans des conditions naturelles, ni sur des Psittaciformes. (MC GRAW *et al.*, 2002 ; POSTON *et al.*, 2005)

MC GRAW (2007, 2008) s'est penchée sur le rôle de certains minéraux dans la synthèse des mélanines chez le Diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*). Il a montré que le calcium, le zinc et le fer peuvent jouer un rôle dans la production de ces pigments : un apport alimentaire supérieur en calcium est en effet corrélé à une extension des marquages noirs et à une augmentation du nombre de plumes de cette couleur. Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer cette interaction, tout particulièrement dans le cas des ions calcium : ils peuvent accélérer les réarrangements moléculaires des produits intermédiaires de synthèse dans la cascade de réactions qui aboutissent aux mélanines ou alors ils permettent la polymérisation de ces éléments par oxydation ou, enfin, ils stimulent l'activité de la tyrosinase par la voie de l'adénosine monophosphate cyclique lié au calcium.

Plusieurs autres études fondées sur le même principe ont abouti aux mêmes conclusions (HILL et BRAWNER, 1998 ; MC GRAW et HILL, 2000). En revanche, certaines études réalisées chez le Moineau domestique (*Passer domesticus*) ont conclu à une influence de l'alimentation sur l'expression des mélanines dans le plumage. Cependant ce lien ne serait pas direct : les oiseaux arborant un plumage plus riche en mélanine sont également ceux qui occupent les places supérieures sur l'échelle hiérarchique du groupe. Ce sont donc également eux qui ont un accès privilégié aux sources de nourriture. Dans ce cas, il est bien plus probable que ce soit le statut hiérarchique qui soit lié avec l'expression des mélanines. L'alimentation est un corollaire de cet état de fait.

Aucune étude n'a été réalisée sur des Psittaciformes. Toutefois une généralisation aux perroquets ne paraît pas déplacée puisque les mélanines sont reconnues pour être des pigments remarquablement conservés au sein du règne animal. Quelques données sur les perroquets au sens large montrent qu'un déficit en tyrosine ou en cuivre diminuerait la brillance des plumes foncées. En outre, un déficit en choline et en riboflavine serait à l'origine d'une achromatie chez les perruches calopsittes. (KOSKI, 2002)

a3. Influence de l'alimentation sur la coloration structurale

Dans l'étude présentée au chapitre précédent (MC GRAW *et al.*, 2002) qui portait sur le Moineau domestique et le Vacher à tête brune, les auteurs montraient également que la coloration structurale était affectée de façon significative par un stress nutritionnel. Dans cette étude, l'attention était principalement portée sur la brillance et l'irisation du plumage. Cette observation avait déjà été faite sur d'autres espèces. La coloration structurale repose sur une matrice de kératine hautement organisée, de l'air et des pigments mélaniques. Ce serait donc des variations dans l'orientation des granules de mélanine ou dans l'uniformité et la finesse de la matrice qui contribueraient à la direction et à l'intensité de la lumière réfléchie, donc à la couleur perçue.

Une autre étude portant sur le Guiraca bleu (*Guiraca caerulea*) a également montré un lien entre la vitesse de croissance des plumes de la queue, elle-même liée à l'alimentation, et l'intensité de la couleur bleue du plumage (KEYSER et HILL, 1999). Pour ce faire, les auteurs ont capturé et marqué un certain nombre d'oiseaux sauvages. Après avoir relevé de nombreux paramètres, ils les ont relâchés puis capturés à nouveau un an plus tard, afin de noter la croissance des animaux et l'évolution de leur plumage. Leur croissance a été évaluée par la

variation de taille de leur queue. Les mâles qui ont pu être capturés deux fois ont vu leur couleur changer de façon plus ou moins importante. Cela s'explique naturellement tout d'abord par leur âge. Mais les auteurs ont suggéré que les variations entre individus adultes pouvaient être dues à l'alimentation. Les résultats ont montré une corrélation positive entre deux paramètres de la coloration (le pourcentage de bleu et la longueur d'onde au pic) et la croissance des plumes de la queue. Les régions bleues étudiées ont été le croupion (pour lequel toutes les méthodes d'étude ont montré une différence significative) et le poitrail (pour lequel les résultats ont été plus variables). La variabilité observée dans les valeurs retrouvées sur le poitrail peut s'expliquer par le fait qu'il contient un fort pourcentage de plumes marrons qui interfèrent avec les mesures. Enfin, les mâles qui présentaient le pourcentage de bleu le plus important étaient également ceux chez lesquels la croissance de la queue était maximale. Les auteurs ont alors avancé l'hypothèse selon laquelle un accès important à l'aliment permettait seul au bleu d'atteindre son maximum d'expression.

Ces informations sont toutefois à prendre avec précautions. Il ne faut en effet pas les généraliser trop hâtivement à l'ensemble des couleurs dites physiques ou structurales. Ainsi, une étude menée par SHAWKEY *et al.* (2006 a) a montré que la couleur blanche (obtenue, rappelons-le, par une réflexion totale de la lumière sur les plumes) était indépendante de l'alimentation. Ils ont choisi pour cette étude le Chardonneret jaune (*Carduelis tristis*). Ils ont capturé 48 mâles qu'ils ont maintenus en cage par petits groupes. Une partie avait accès à l'aliment à volonté. Pour les autres, les auteurs leur ôtaient la nourriture pendant 38% des heures de jour pendant la période de mue. Après quoi, ils ont effectué un certain nombre d'analyses sur les plumes. Au contraire des caroténoïdes, aucune variation entre les deux groupes n'ont été observées concernant la coloration structurale blanche.

Les études citées n'ont pas été réalisées sur des Psittaciformes, mais il n'a pas encore été noté de différence significative entre les taxons d'oiseaux pour la coloration structurale.

Chez les Psittaciformes, le déficit en certains nutriments semble avoir des conséquences sur la coloration structurale. Ainsi, une carence en acides aminés donne un plumage terne. En outre, l'achromatose des plumes primaires des Perruches calopsittes est dû à une carence en choline et en riboflavine. Enfin, la tyrosine et le cuivre peuvent causer un éclaircissement des plumes foncées. (KOSKI, 2002)

b. Luminosité

Une étude a montré que les oiseaux vivant dans un environnement naturel plutôt clos, c'est-à-dire avec peu de luminosité ou une luminosité particulière (dans la forêt ou dans les bois), présentent un plumage plus brillant et plus riche en teintes vives telles que le rouge ou l'orange. Cela leur permettrait de mieux ressortir par rapport à leur environnement (MC NAUGHT et OWENS, 2002) . Il n'y a toutefois pas d'étude, à ma connaissance, portant sur l'influence directe de la luminosité sur la couleur des Psittaciformes.

c. Parasitisme

L'influence du parasitisme sur la coloration chez les oiseaux a été étudiée chez un petit nombre d'espèces, ne comprenant malheureusement pas, à ma connaissance, de représentants des Psittaciformes. MC GRAW et HILL (2000) se sont ainsi intéressés au Chardonneret jaune (*Carduelis tristis*) et à son infection par *Isospora sp.* Ils ont capturé trente individus mâles et les ont maintenus en cage avec de la nourriture à volonté. Aucun ectoparasite n'a été trouvé sur les oiseaux captifs. Les animaux ont été divisés en deux groupes : l'un laissé sans traitement et l'autre recevant de la sulfadiméthoxine, un antiparasitaire. Malgré l'absence d'inoculation, le comptage des oocystes a montré que les oiseaux étaient bien infectés. En plus de l'évaluation du taux d'infestation, le poids et la taille des sujets ont été relevés. Enfin, des mesures spectrophotographiques ont permis d'évaluer la teinte, la saturation (du point de vue de la couleur et de l'intensité), ainsi que la brillance du plumage. Après vérification statistique, les deux groupes ne différaient que par leur statut d'infection : il n'a été trouvé aucune différence significative pour l'âge, le poids initial...

Les résultats ont de plus montré que les individus infectés présentaient un plumage moins saturé en caroténoïdes, mais dont la brillance et les dimensions de la cape noire n'avaient pas été modifiées. En outre, les oiseaux parasités consommaient significativement moins que le groupe contrôle traité à l'aide de molécules antiparasitaires, ce qui peut interagir avec les résultats obtenus.

Les mélanines et la coloration structurale ne seraient donc pas affectées par le parasitisme, ces données étant probablement transposables aux perroquets. En revanche, l'impact des parasites sur les caroténoïdes est délicat à rapporter aux Psittaciformes puisque ceux-ci disposent d'un pigment particulier, lui-même indépendant de l'alimentation. Il est donc

possible que ce type de coloration ne soit pas affecté par le parasitisme chez les perroquets, ou tout au moins pas de façon aussi nette. Mais des études seraient souhaitables pour confirmer ou infirmer cette hypothèse.

d. Autres affections

Plusieurs affections peuvent être à l'origine d'un changement de coloration chez les perroquets. Il convient de citer principalement : les hépatopathies (plumes jaunes de la Perruche calopsitte), l'intoxication chronique au plomb (grisonnement des plumes des cacatoès), l'hypothyroïdisme, le traitement à base de thyroxine, la forme précoce de la maladie du bec et des plumes (*Psittacine Beak and Feather Disease* ou PBFD), une tumeur pituitaire ou encore une inflammation du follicule plumeux lors de la croissance de la plume. Dans ce dernier cas, le changement n'a lieu que dans les quelques plumes touchées, non sur l'ensemble du plumage. (KOSKI, 2002)

Le noircissement des plumes du corps est une présentation atypique. Il peut être dû à une affection hépatique, à une colonisation par des levures ou encore à une contamination par des particules d'aérosol ou par du cambouis. (HARCOURT-BROWN, 2005)

Une infection par le circovirus à l'origine du PBFD peut causer un changement de couleur des plumes. Ainsi, il arrive que certaines plumes normalement grises du Perroquet gris du Gabon prennent un contour rouge chez un oiseau infecté. Chez le Perroquet vasa, normalement noir, apparaissent des plumes blanches. Ces changements de couleur s'observent principalement dans les formes aiguës et chroniques de la maladie. (HARCOURT-BROWN, 2005)

Parfois, certaines plumes initialement vertes deviennent jaunes après une mue. Cela peut s'expliquer par des causes nutritionnelles, virales ou par une maladie systémique. Une fois le problème résolu, elles reprennent leur couleur d'origine. Il arrive également que les plumes vertes deviennent noires lors d'une infestation mycosique. (HARCOURT-BROWN, 2005)

Certains oiseaux peuvent adopter un phénotype pie lors de maladies. Ils perdent ainsi une grande partie de la mélanine de leur plumage. Cela peut se produire lors d'atteinte hépatique ou d'infection par le polyomavirus ou par la PBFD. (MARTIN, 2002)

e. Autres facteurs

D'autres facteurs peuvent être avancés pour leur impact possible sur la coloration des oiseaux, sans toutefois que des études n'aient pu prouver leur implication chez les psittaciformes : le statut social ou encore le stress, de façon générale. Le statut social serait à corréler avec l'alimentation, puisqu'un animal plus haut placé dans la hiérarchie d'un groupe a plus de facilités d'accès aux ressources alimentaires. De même, toute source de stress diminue la prise alimentaire, d'où d'éventuelles répercussions sur la coloration.

SECONDE PARTIE - MUTATIONS DE COULEUR DES PSITTACIFORMES

(COQUERELLE, 2000 ; GOLDSTEIN *et al.*, 2004 ; HAYWARD, 1992 ; MARTIN, 2002 ; ONSMAN, 2007 ; POSTON *et al.*, 2005 ; PRIN et PRIN, 1990 ; PRIN et PRIN, 1991)

En annexes 2 et 3 sont présentées sous forme de tableau les définitions des mutations et combinaisons de mutations décrites dans ce chapitre. En annexes 4 et 5 sont récapitulées sous forme de tableau les appellations françaises et anglaises des mutations et combinaisons de mutations décrites dans ce chapitre. Les annexes 7 et 8 illustrent la plupart de ces mutations et certaines de ces combinaisons de mutations par des photographies.

I. QUELQUES PRECISIONS SUR L'EXPRESSION DES MUTATIONS ET LA CLASSIFICATION DES PHENOTYPES

1. Rapport entre la coloration du plumage et celle des yeux, du bec et des pattes

Nous disposons de très peu d'éléments sur le lien entre la couleur du plumage et celle des yeux, des pattes et du bec. Nous savons que certaines mutations du plumage s'accompagnent de modifications sur les yeux, les pattes et le bec : la mutation albinos, par exemple, dans laquelle les yeux deviennent rouges, tandis que le bec et les pattes seront de couleur chair. Ce phénomène implique que certains gènes de coloration agissent sur l'ensemble du corps, peau et yeux compris. Mais ce type de mutations reste relativement rare : dans la majorité des cas, le changement de couleur n'affecte que le plumage.

Chez la Poule, les connaissances dans le domaine de la coloration et de la génétique sont beaucoup plus avancées que chez les Psittaciformes. Cela a permis d'identifier quelques gènes qui conditionnent la couleur des pattes, du bec, de la peau et parfois même de la graisse. L'existence de gènes équivalents chez les Psittaciformes n'a pas encore été décrite. En

revanche, il existe dans les deux taxons des gènes qui influent à la fois sur le plumage et le bec et/ou les pattes. Chez la Poule, l'allèle noté I inhibe la pigmentation noire de l'épiderme des pattes comme des plumes. Ce pourrait donc être lui (ou son équivalent) qui est impliqué dans les mutations lutino et albinos des Psittaciformes. D'autre part, les allèles B (barrure liée au sexe) et mo (*mottling*, caillouté) diminuent la mélanisation des pattes en plus de leur action sur le plumage. Or le phénotype *mottling* est décrit chez les perroquets. Il est donc fort possible que l'allèle *mo* ait la même action.

2. Dilution

Le phénomène de dilution correspond à une diminution de la densité des pigments. Chez les mammifères, elle ne concerne que les mélanines puisque ce sont les seuls pigments présents. Chez les Psittaciformes, elle peut aussi bien intéresser les mélanines que les psittacines. Mais, dans les deux cas, ce sont des mécanismes d'action totalement indépendants. Ainsi, il faut au moins la présence de deux mutations pour que l'individu soit porteur de dilution pour les deux familles de pigments.

3. Schizochroisme

Le schizochroisme est une subdivision du grand groupe des mutations de couleur. Il désigne l'absence totale d'expression d'un pigment sans répercussion aucune sur les autres pigments. La mutation bleue en fait donc partie.

4. Mélanisme

Le mélanisme est le phénomène selon lequel les plumes vont exprimer une quantité de mélanines supérieure à celle présente dans le phénotype sauvage. Une discussion existe quant au statut des mutations olive (facteur foncé) et grise par rapport au mélanisme : certains chercheurs ont noté une très légère augmentation de la concentration en mélanines dans les plumes. En réalité, si celle-ci est présente, elle est négligeable et c'est la modification de la microstructure des plumes qui est la principale responsable du changement de couleur.

II. MUTATIONS INTERESSANT LES PSITTACINES

1. Caractéristiques générales

Les psittacines sont très probablement produites par une courte chaîne de réactions chimiques. En effet, très peu de mutations les modifient, la principale étant la mutation bleue qui les supprime totalement. En dehors de cette mutation, qui peut toutefois concerner deux loci dans certaines espèces, deux autres loci interviennent dans la formation des psittacines : le locus *orange* (qui joue peut-être uniquement sur la répartition des pigments) et le locus *tangerine* qui contrôle la couleur de la face chez l'Inséparable roséicollis. Il faut noter que la suppression de la couleur jaune empêche également les couleurs orange, rouge et rose d'être exprimées. Cela laisse supposer que la couleur jaune est la couleur de base dans le groupe des psittacines.

Nous ne connaissons pas, actuellement, le mécanisme exact de production des couleurs dérivées du jaune. Nous savons en revanche que les mélanocytes y jouent très probablement un rôle. D'un côté, lorsque ceux-ci sont supprimés, dans certaines mutations pies, les régions normalement jaunes prennent d'autres teintes produites par les psittacines. En outre, la perte des mélanocytes est associée à la disparition de tout ou partie des pigments rouges, par exemple dans la mutation pie aux yeux noirs. D'un autre côté, certains faits nous amènent à croire qu'il suffit d'un petit nombre de mélanocytes pour assurer la conversion des psittacines jaunes en psittacines rouges. Ainsi, les marquages typiques de la mutation pie ne sont guère présents dans les régions rouges. Mais il est aussi possible que la conversion des psittacines jaunes en psittacines rouges ne soient pas dépendante des mélanocytes. Les phénomènes décrits ci-dessus dans la mutation pie peuvent être expliqués autrement : si le locus *pie* a une action pléiotropique, il contrôle de multiples fonctions et la perte des psittacines rouges est peut-être due à un de ses rôles encore non identifiés.

2. Mutations connues à ce jour

a. Bleu

- Définition

La mutation bleue est une des mutations de base. Elle consiste en l'absence d'expression des psittacines (couleurs jaune, rose, orange et rouge). Ce sont donc les mélanines et la coloration structurale qui sont seules responsables du phénotype de l'oiseau.

- Phénotype obtenu

Le phénotype est plus ou moins clair, plus ou moins intense, selon les caractéristiques du vert d'origine (rappelons que le vert est obtenu par la combinaison d'une couleur structurale bleue avec une couleur pigmentaire jaune). Cela dépend en fait de la structure de la couche nuageuse : plus les grains de mélanines y sont dispersés et plus la couleur finale apparaîtra claire. Chez les oiseaux verts, le mutant est bleu. Chez d'autres espèces, la mutation bleue donne une couleur qui se rapproche plus du gris : chez la Perruche de Pennant par exemple. Dans d'autres cas, il est encore plus difficile de savoir si l'animal est porteur de la mutation tant le phénotype diffère de celui auquel nous nous attendons. Ce phénomène est malheureusement source de multiples confusions. C'est le cas des espèces qui ne possèdent de psittacines que sur une partie restreinte de leur corps, par ailleurs dépourvue de mélanines. La suppression des psittacines combinée à l'absence naturelle de mélanines donne une couleur blanche. Le meilleur exemple en est la Perruche calopsitte. Chez elle, l'orange ou le jaune est limité strictement à la tête et sa suppression donne un oiseau à tête blanche.

Les espèces présentant la mutation bleue sont très nombreuses. Nous verrons ici quelques exemples pour mieux comprendre de quelle façon le phénotype de l'oiseau peut être modifié par cette mutation.

Chez la Perruche ondulée, le corps est bleu, les rectrices bleues foncées et les rémiges noires finement bordées de blanc. Les spots et les ondulations situés sur la tête et la nuque restent noirs. Les taches situées sur les joues sont violettes. Le masque est devenu blanc, de même que les cercles péri-oculaires (noirs dans le phénotype sauvage). Enfin, les pattes sont de couleur gris-bleu.

Chez la Perruche calopsitte, le mâle muté présente un corps gris foncé avec une tête blanche. La femelle, elle, possède des joues blanches sur une tête grisâtre et une poitrine gris clair. En outre, les points jaunes situés sous les ailes de cette dernière, ainsi que les stries des rectrices ne sont plus jaunes, mais blanches.

Chez la Perruche à collier, le plumage est d'un bleu soutenu, avec un collier rose devenu blanc, accolé au collier noir. En revanche, le bec reste rouge.

Chez la Perruche princesse de Galles, le vert clair est devenu bleu lumineux. La tête, le dos et le manteau arborent un gris soutenu, les plumes étant parfois bordées de bleu. La poitrine et le ventre sont de couleur gris argent, tandis que la gorge est blanche. Enfin, le mâle présente un front bleu vif. Selon les souches, la coloration bleue peut montrer quelques variations dans son intensité.

Chez la Perruche grande Alexandre, l'ensemble du corps arbore une couleur bleue, un peu moins vive que chez la Perruche à collier. La tache alaire rouge est devenue blanc grisâtre et le collier rose est maintenant blanc. Enfin, le bec conserve sa coloration rouge.

Pour finir, la Perruche de Pennant, comme nous l'avons vu précédemment, voit les zones rouges de son plumage remplacées par des surfaces bleues-grisâtres.

Chez certaines espèces, l'allèle bleu est l'allèle sauvage. C'est le cas par exemple du *Cacatoès alba*, naturellement blanc et donc incapable de synthétiser de psittacines (ni même de mélanines).

- Appellation

Même si cela ne correspond pas toujours au phénotype final, le mot « bleu » (en anglais *blue*) désigne bien cette mutation. C'est d'ailleurs la dénomination communément reconnue, tant chez les éleveurs que chez les scientifiques. Dans les cas où la mutation donne une zone faciale blanche, les animaux sont qualifiés de tête blanche, face blanche (*White-face*), masque blanc ou front blanc (*White-fronted*). Pourtant, c'est exactement la même mutation qui est impliquée. Simplement, la couleur d'origine ne comprenait pas de mélanines et la couleur structurale était blanche et non bleue. La multiplication des appellations est malheureusement un phénomène largement répandu chez les Psittaciformes. Or, elle est source de confusions, dans un domaine où il est déjà si aisé de se perdre.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

La mutation bleue est une mutation de base. Elle se décompose donc aisément en ses constituants élémentaires : un taux normal de mélanines (fonction de la couleur originelle du plumage) et une absence totale de psittacines.

Elle fait partie des mutations dites de base jaune, car elle joue sur la suppression des psittacines.

- Mode de transmission

La mutation bleue suit un mode de transmission autosomique récessif : la possession d'un seul allèle non bleu suffit en effet à une expression correcte des psittacines. Il faut que le petit hérite de deux allèles mutés pour être bleu.

La Perruche ondulée présente une particularité concernant la mutation bleue : elle possède deux types d'allèles dits « bleus ». La mutation propre à l'espèce est connue par les éleveurs anglo-saxons par le nom de *Yellowface mutant 1*. C'est également un allèle récessif. La seconde mutation, appelée *Yellowface mutant 2*, est en fait une mutation parbleu (voir paragraphe suivant b).

- Quelques exemples

Voici une liste assez exhaustive des espèces possédant la mutation bleue : Perruche ondulée (deux mutations), Perruche splendide, Perruche à ailes bleues, Perruche à croupion rouge, Perruche de Barnard, Perruche à collier jaune, Perruche Vingt-huit, Perruche omnicolore, Perruche à tête pâle, Perruche de Pennant, Perruche à oreilles jaunes, Perruche princesse de Galles, Perruche royale, Éclectus, Perruche calopsitte, Cacatoès rosablin, Loricet à tête bleue (éteint), Loricet vert, Inséparable masqué, Inséparable de Lilian, Inséparable de Fischer, Inséparable à joues noires, Perruche à collier, Perruche grande Alexandre, Perruche à tête de prune, Perruche à moustaches, Perroquet gris du Gabon, Perruche-moineau céleste, Toui tirica, Ara macao, Ara ararauna, Perruche-souris, Conure couronnée, Conure de Weddell, Amazone à front bleu, Amazone à nuque jaune.

b. Parbleu

- Définition

La mutation parbleue consiste en l'inactivation partielle de la synthèse des psittacines.

- *Phénotype obtenu*

La couleur obtenue est intermédiaire entre le vert et le bleu, chez un oiseau possédant à l'origine une coloration pigmentaire jaune et une coloration structurale bleue, soit un individu vert.

- *Appellation*

La mutation, appelée *parblue* par les anglo-saxons, correspond à la variété parbleue. Parbleu signifie en fait bleu partiel, ce qui correspond bien à la fonction de cet allèle. Elle est également désignée par les termes *aqua*, bleu turquoise, bleu américain, bleu de mer, bleu marine, face pâle, pastel ou encore bleu pastel ; en anglais *goldenface* (chez la Perruche ondulée notamment), *yellowface mutant 2* (Perruche ondulée), *marine*, *navy blue*, *pastel blue*, *pastelface*, *seablue*. En fait, tous ces synonymes permettent de décrire les différentes nuances de parbleu. Ainsi, bleu de mer désigne les oiseaux dont la couleur va du juste milieu entre le bleu et le vert à la couleur verte elle-même. Les oiseaux qui se rapprochent plus du bleu sont appelés turquoises. À l'inverse, les individus qui possèdent uniquement 50% de leurs psittacines sont qualifiés d'aqua. Dans certains cas, le terme turquoise désigne en réalité une mutation dans laquelle la diminution de synthèse des psittacines ne se fait pas de la même façon sur l'ensemble du corps de l'oiseau.

Parfois, la mutation ne semble s'exprimer que sur une partie du corps, certaines zones ne possédant plus du tout de psittacines. C'est le cas de la variété bleu à tête blanche (*Whiteface Blue*) de l'Inséparable roséiocollis et probablement de la Perruche à oreilles jaunes appelée bleu australien (*Australian Blue*). Dans cette mutation, la réduction des psittacines est plus importante sur la tête et l'abdomen et moins forte sur le dos et les ailes. Jim Hayward (HAYWARD, 1992) a proposé le terme lavande (*lavender* en anglais) pour qualifier ce type de mutants.

Il existerait donc plusieurs allèles parbleu qui gouverneraient une extinction plus ou moins importante des psittacines.

Chez l'Inséparable roéicollis, la situation est un peu particulière : il existerait des oiseaux hétérozygotes composites, possédant 2 allèles mutants parbleu différents. Ils sont appelés vert pomme (*applegreen*) ou encore vert de mer (*seagreen*). Leur couleur est plus proche du phénotype sauvage que pour les autres parbleus.

Le plus simple pour éviter toutes confusions est de s'en tenir au nom générique parbleu, même si cette solution n'est pas idéale dans la mesure où elle correspond à une approximation : sous cette désignation se cachent plusieurs allèles différents. Mais dans l'état actuel de nos connaissances, chercher à qualifier différemment chaque allèle risque de nous mener à une surenchère de noms qui vont brouiller la situation au lieu de la clarifier. Toutefois, certains termes peuvent doré-et-déjà être retenus : *aqua* pour une réduction de moitié des psittacines, bleu de mer pour les individus dont le phénotype est intermédiaire entre les individus aqua et verts. Enfin, si nous retenons le terme lavande pour désigner les oiseaux chez lesquels la diminution de l'expression des psittacines ne prend effet que sur certaines parties du corps, l'appellation turquoise peut s'appliquer aux individus dont le phénotype est intermédiaire entre les mutants *aqua* et les mutants bleus.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

Il est possible de schématiser simplement la mutation : l'oiseau exprime 100% de ses mélanines, 100% de sa coloration structurale, mais seulement une partie de ses psittacines, variant en théorie entre 0 et 100%. Elle fait partie des mutations dites de base crème car elle joue sur une atténuation des couleurs.

- Mode de transmission

L'allèle parbleu est récessif : il faut être homozygote muté pour que le phénotype soit modifié. En revanche, les allèles parbleu et bleu sont co-dominants. Si un oiseau est hétérozygote composite et possède ces deux allèles mutés au locus *bleu*, il arborera une couleur intermédiaire entre un individu bleu et un individu parbleu. L'unique allèle parbleu suffit en effet pour produire un peu de psittacines, mais cela reste en quantité moindre que chez un homozygote *parbleu/parbleu*. Ainsi, bleu et parbleu sont deux allèles d'un même locus gouvernant la synthèse des psittacines.

- Quelques exemples

La mutation parbleue se retrouve chez de nombreuses espèces : Perruche turquoisine (mutation éteinte ?), Perruche à croupion rouge, Perruche omnicolore, Perruche à oreilles jaunes (probablement), Perruche calopsitte, Perruche à collier, Perruche grande Alexandre,

Perruche à tête de prune, Perruche à moustaches, Perruche Catherine, Perruche-souris. Parfois, il est même présent sous deux formes. C'est le cas des espèces suivantes : Perruche ondulée, Perruche splendide, Perruche de Pennant, Inséparable roséicollis. Il s'agit des mutations *aqua* (ou *pastel blue*) et turquoise (ou *whiteface blue*). Leurs interactions sont encore mal comprises.

c. *Tangerine*

- Définition

La mutation *tangerine* provoque la conversion des pigments rose et rouge, respectivement en jaune et orange.

- Phénotype obtenu

Chez l'Inséparable roséicollis, la face initialement rose devient orange, ainsi que la tâche située sur la queue de l'oiseau.

- Appellation

Le mot de *tangerine* signifie en français mandarine, mais reste employé couramment en anglais. Le nom de masque orange (*orangeface*) a également été proposé pour cette mutation. Les hétérozygotes sont également parfois appelés split masque orange. Enfin, la mutation peut aussi être désignée par le terme tête orange. Ces deux dernières appellations font référence à des individus chez lesquels les psittacines sont principalement limitées à la tête. Si elles paraissent plus évidentes comme dénomination, elles occultent le fait que la mutation concerne toutes les plumes roses et rouges du corps de l'oiseau. Il vaut donc mieux se limiter au terme *tangerine*.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

La mutation *tangerine* ne touche que les psittacines. Elle transforme entièrement les pigments rose et rouge en jaune et orange.

- *Mode de transmission*

La mutation *tangerine* est co-dominante (ou semi-dominante). Nous obtenons ainsi des hétérozygotes dont le phénotype diffère des homozygotes sauvages et des homozygotes mutés. Mais il est parfois difficile de faire la distinction entre les hétérozygotes et les homozygotes mutés. Un mode de transmission récessif a finalement été retenu par de nombreuses autorités en la matière, l'expressivité pouvant être variable.

- *Quelques exemples*

La mutation *tangerine* est décrite chez l'Inséparable roséicollis.

d. Joues jaunes

- *Définition*

La mutation joues jaunes (en anglais *yellowface*) est responsable de la perte de la tache orange sur la tête de la Perruche calopsitte.

- *Phénotype obtenu*

L'oiseau muté ne présente plus de tache orange sur les joues. Sa tête est donc jaune.

- *Appellation*

Le terme joues jaunes fait consensus pour cette mutation.

- *Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires le cas échéant*

La mutation joues jaunes ne concerne que les psittacines : elle entraîne la conversion des psittacines oranges en jaune sur les joues de l'oiseau.

- *Mode de transmission*

L'allèle responsable de la mutation joues jaunes est récessif lié au sexe. Il en existe toutefois une forme dominante liée au sexe aux Etats-Unis.

- *Quelques exemples*

La mutation n'est connue à ce jour que chez la Perruche calopsitte.

III. MUTATIONS INTERESSANT LES MELANINES

1. Caractéristiques générales

Au contraire des psittacines, les mélanines ont un processus de synthèse complexe et qui peut être stoppé en de nombreux points. Ainsi, nous connaissons : l'allèle *ino* qui bloque la chaîne de synthèse dès les premières étapes, l'allèle *cinnamon* qui empêche la conversion des mélanines brunes en mélanines noires, l'allèle *fallow* qui arrête la transformation des pigments bruns encore plus tôt (d'où une couleur brune plus pâle et une absence de pigments dans les yeux). Enfin, les mélanines peuvent être produites en moindres quantités via l'allèle *dilution*. Et, bien sûr, les mélanocytes doivent être parfaitement fonctionnels pour que la couleur soit correcte. Or, ils sont contrôlés, au moins pour certaines de leurs fonctions, par les loci leucistiques (*pie*, *clair aux yeux noirs* et *spangle*)

2. Mutations connues à ce jour

a. Lutino

- *Définition*

La mutation lutino est responsable de l'inhibition de la synthèse des mélanines : le plumage ne comporte plus de pigments bruns, noirs et gris, alors que la coloration structurale, la répartition des couleurs sur le corps et les psittacines sont inchangées.

- Phénotype obtenu

Chez la Perruche calopsitte, la mutation aboutit à un phénotype intéressant car les psittacines ne sont présentes que sur la tête dans le phénotype sauvage. Les oiseaux mutés possèdent donc un corps blanc, souvent légèrement voilé de jaune, ainsi qu'une tête et une huppe jaunes. Les yeux sont rouges.

Chez la Perruche à collier, les individus mutés présentent un corps jaune d'or très lumineux, un bec rouge vif, des yeux rouges et des pattes de couleur chair. Le collier du mâle est rose et blanc et non rose et noir.

Chez la Perruche de Pennant, les adultes sont totalement rouges, yeux compris.

Chez la Perruche élégante, l'oiseau muté est entièrement jaune. Sa bande frontale et l'extrémité de ses ailes sont blanches. Ses yeux sont rouges, ses pattes et son bec de couleur chair. Enfin, le mâle arbore toujours sa tache orange.

Chez la Princesse de Galles, le corps de l'oiseau lutino est jaune, à l'exception de sa gorge et de l'extrémité de ses rectrices qui sont roses. De la même façon, les yeux sont rouges et le bec et les pattes sont de couleur chair, avec des griffes blanches.

- Appellation

Il existe un assez bon consensus autour du terme lutino. Toutefois, certaines personnes proposent de choisir un nom plus descriptif pour les espèces dont les principales psittacines sont roses ou rouges et non jaunes. Ils s'agit respectivement des appellations rose-ino ou rosino et rubino (par exemple pour la Perruche de Pennant). D'un point de vue purement scientifique, il n'existe aucune différence avec la mutation lutino. Et encore une fois, multiplier les noms ne contribue pas à clarifier les choses. Du point de vue orthographique, le nom lutino est le plus souvent écrit de cette façon, par transposition directe de l'anglais. La logique voudrait pourtant qu'il soit noté lutinos en français, en référence à la mutation albinos.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

La mutation lutino est relativement simple à schématiser. Elle comporte 100% des psittacines d'origine, la couche nuageuse est inchangée, mais les mélanines de la medulla sont absentes.

- Rapport avec la couleur du bec, des pattes et des yeux

La mutation lutino se caractérise par la suppression des mélanines dans le plumage, les yeux et les pattes. Ainsi, les membres sont de couleur chair et les yeux sont rouges.

- Mode de transmission

L'allèle lutino présenté dans ce paragraphe est situé sur le chromosome Z. C'est un allèle récessif : le mâle peut être porteur de la mutation avec un phénotype sauvage tandis que la femelle est de phénotype lutino ou sauvage. Il en existe également une forme autosomique récessive. Celle-ci est nettement moins fréquente que son homonyme lié au sexe. Pour les distinguer clairement, il faudrait les désigner respectivement par les termes lutino lié au sexe (ou *sex-linked lutino*) et lutino non lié au sexe (aussi noté lutino NLS, par transposition du terme anglais *NSL lutino*, soit *non sex-linked lutino*).

- Quelques exemples

La mutation lutino liée au sexe est retrouvée dans les espèces suivantes : Perruche ondulée (2 formes), Perruche de Bourke (forme dominante), Perruche splendide (forme dominante), Perruche à croupion rouge (forme dominante), Perruche omnicolore (2 formes), Perruche de Pennant (2 formes), Perruche Adelaïde (2 formes), Perruche calopsitte (forme dominante), Cacatoès rosablin (forme dominante), Kakariki à front jaune (forme dominante), Perruche de Sparrman (forme dominante), Loricet vert (forme dominante), Inséparable roséicollis (forme dominante), Inséparable à tête rouge (forme dominante, peut-être éteinte), Perruche à collier (forme dominante et peut-être forme récessive), Perruche grande Alexandre (forme dominante), Perruche à moustaches (forme dominante), Perroquet gris du Gabon (forme dominante), Toui de Spix (forme dominante), Perruche Catherine (forme dominante), Amazone à front bleu (forme dominante), Loricet à tête bleue (forme dominante), Loricet à

collier rouge (forme dominante), Perruche élégante (forme récessive), Perruche à oreilles jaunes (forme récessive), Perruche princesse de Galles (forme récessive), Inséparable masqué (forme récessive), Inséparable de Lilian (forme récessive), Inséparable de Fischer (forme récessive), Perruche à tête de prune (forme récessive), Perruche-moineau céleste (forme récessive) et Perruche-souris (forme récessive).

b. Cinnamon

- Définition

La mutation *cinnamon* empêche la transformation de la mélanine brune en mélanines noire et grise. Les oiseaux possèdent un taux totalement normal d'eumélanine, mais elle est entièrement brune.

- Phénotype obtenu

Chez la Perruche de Pennant, les oiseaux mutés voient l'ensemble de leurs plumes noires devenir brunes. Par ailleurs, leurs yeux prennent une couleur rougeâtre ou prune.

La Perruche élégante *cinnamon* présente une teinte plus claire et ses yeux sont rouges.

Chez la Perruche splendide, le corps des individus mutés est de couleur moutarde, avec des rémiges primaires brunes et les yeux sont brun-rouge.

- Appellation

Le terme de *cinnamon* fait consensus dans le monde de l'aviculture. Il en existe toutefois une variété particulière appelée fauve ou faon (*fawn*, en anglais). C'est une mutation *cinnamon* à part entière, mais elle se présente sur un oiseau dont le phénotype sauvage est blanc. Par opposition, le terme de *cinnamon* s'applique aux espèces dites à fond jaune, c'est-à-dire qui possèdent des psittacines. En Europe, cette mutation est parfois qualifiée de cannelle : c'est en effet la traduction française de l'appellation anglaise. Mais, par souci de clarté et d'uniformisation, c'est le terme *cinnamon* qui devrait être retenu.

- *Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires*

La mutation *cinnamon* est aisée à décrire : elle conserve l'ensemble de ses constituants dans les mêmes proportions que dans le phénotype sauvage, seule la nature des mélanines est modifiée car elles deviennent brunes.

- *Rapport avec la couleur du bec, des pattes et des yeux*

L'œil des individus *cinnamons* devient rouge ou brun, mais pas noir.

- *Mode de transmission*

C'est une mutation récessive liée au sexe.

- *Quelques exemples*

La mutation *cinnamon* se retrouve chez les espèces suivantes : Perruche ondulée, Perruche de Bourke, Perruche turquoisine, Perruche splendide, Perruche élégante, Perruche à croupion rouge, Perruche à bonnet bleu, Perruche omnicolore, Perruche de Pennant, Perruche Adélaïde, Perruche flavéole, Perruche à oreilles jaunes, Perruche érythroptère, Perruche royale, Perruche calopsitte, Cacatoès rosablin, Perruche de Sparrman, Loricet à tête bleue, Inséparable roséicollis, Perruche à collier, Perruche à tête de prune, Perruche à ailes bleues, Perruche-souris, Amazone à front bleue. La mutation serait également présente chez la Perruche des rochers, la Perruche à collier jaune, la Perruche à moustaches, la Perruche grande Alexandre et les Inséparables dont le tour de l'œil est blanc (inséparables masqué, de Lilian, Fischer et à joues noires).

c. Dilué

- *Définition*

La mutation diluée, en anglais *dilute*, est en réalité un groupe de mutations qui diminue la densité des mélanines. Il n'agit pas directement sur la chaîne de synthèse des mélanines, mais sur la morphologie des mélanocytes : ces cellules voient réduire très fortement la taille de

leurs dendrites, si bien qu'elles perdent une grande partie de leur capacité à transférer les mélanosomes aux cellules des plumes. La densité pigmentaire de la medulla s'en trouve diminuée et la couleur finale apparaît donc diluée.

- Phénotype obtenu

Selon le phénotype, il est possible de distinguer deux groupes d'oiseaux. Ceux qui se rapprochent plus de la couleur jaune sont appelés jaunes (*yellow*), tandis que les plus foncés, ceux qui sont plus proches du vert, conservent le nom de dilué. Ces derniers conservent quasiment la teinte du phénotype sauvage. Les animaux ont en commun la couleur foncée de leurs yeux. En dehors de cela, les phénotypes sont très variables d'un individu à l'autre, probablement suite à l'action de gènes modificateurs.

Chez la Perruche de Pennant diluée, nous retrouvons cette grande variété de phénotypes : des individus jaunes aux yeux noirs dont le corps est entièrement jaune, leur différence avec les lutinos se faisant uniquement par la coloration des yeux ; des oiseaux quasiment identiques au phénotype sauvage, mais dont les couleurs sont plus pastels et tous les intermédiaires entre ces deux situations extrêmes.

Chez la Perruche à collier, les individus mutés possèdent un corps jaune où perce une légère suffusion verdâtre, ainsi que des yeux noirs.

- Appellation

Souvent, la mutation diluée est qualifiée de jaune (*yellow*). Chez les espèces dont le phénotype sauvage comporte du gris, les mutants sont dit argentés (*silver*). Certains synonymes ont également été attribués aux deux groupes de mutants dilués. Ainsi, les mutants plus clairs sont dits à suffusion verte (*green suffused*) ou jaunes aux yeux noirs (*black-eyed yellow*). À l'inverse, les mutants foncés sont appelés pastels. En réalité, les mutants pastels voient leur concentration en mélanines diminuer de moitié, tandis que les mutants à suffusion verte subissent une dilution de près de 80%. Enfin, il existe encore deux catégories de mutants dilués : les oiseaux à ailes grises (*greywing*), encore appelés argentés dominants ou *edged*, et ceux à ailes claires (*clearwing*). Le nombre des appellations est, encore une fois, trop important et source de confusions. Il est certes utile de chercher à qualifier le phénotype de façon plus

fine, mais le plus simple est encore de s'en tenir au nom dilué. Rien n'empêche de qualifier ensuite l'importance de la dilution par un qualificatif.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

Les psittacines, la coloration structurale et la distribution des pigments sur le plumage sont conformes au phénotype sauvage. En revanche, les mélanines ont subi une dilution : leur concentration dans la plume est comprise entre 50% et 100% de celle présente dans le phénotype sauvage.

- Rapport avec la couleur du bec, des pattes et des yeux

Contrairement à la mutation lutino, la mutation diluée conserve la couleur noire des yeux.

- Mode de transmission

La mutation diluée se transmet sur un mode autosomique récessif.

- Quelques exemples

La mutation diluée est présente chez un grand nombre d'espèces : Perruche ondulée (sous trois formes identifiées à ce jour), Perruche de Bourke, Perruche turquoisine, Perruche élégante (possible), Perruche des rochers (possible), Perruche à croupion rouge (possible), Perruche multicolore (probablement sous deux formes), Perruche à bonnet bleu, Perruche mélanure, Perruche royale (probablement sous deux formes), Perruche omnicolore (probablement sous deux formes), Perruche à tête pâle, Perruche de Pennant, Perruche flavéole (extinction possible), Perruche à oreilles jaunes, Perruche de Baraband, Perruche calopsitte (sous deux formes), Cacatoès rosalbin, Loriquet à tête bleue, Loriquet vert, Lori à couronne pourpre, Inséparable roséicollis (sous deux formes), Perruche à collier, Perruche-moineau céleste (sous deux formes, peut-être même trois), Perruche-souris (mutation probable).

Parmi les diverses mutations identifiées à ce jour, seules celles trouvées chez la Perruche ondulée semblent faire partie de la même famille (différents allèles d'un même locus).

Elles sont appelées : ailes grises (*greywing*), ailes claires (*clearwing*) et dilué (*dilute*). Chez les autres espèces, les mutations ne seraient pas liées génétiquement (plusieurs loci impliqués). Mais nous manquons encore beaucoup de connaissances pour pouvoir trancher.

d. Faded

- Définition

La mutation *faded* (de l'anglais « se décolorer ») réduit partiellement la quantité de pigments noirs exprimés par l'oiseau, sans pour autant transformer la mélanine noire en mélanine brune.

- Phénotype obtenu

Les Psittacidae mutés prennent souvent une teinte brune : leurs pigments bruns naturels ressortent plus. Ils conservent des ombres de nuance grise qui apparaissent sous un éclairage adéquat. Ce dernier point les différencie des oiseaux *cinnamons* qui ne possèdent plus du tout de mélanines noire ou grise.

La Perruche élégante *faded* ressemble assez à la *cinnamon*, mais la teinte diluée est plus verte.

La Perruche de Bourke mutée présente un phénotype très proche du phénotype sauvage. En revanche, ses yeux sont rouges foncés, sa poitrine plus rosée. Les pattes sont de couleur chair. Enfin, la femelle possède une couleur un peu plus diluée que le mâle.

Chez la Perruche à collier, les individus mutés possèdent un plumage vert plus pâle que dans le phénotype sauvage. Les motifs noirs des plumes sont devenus gris-brun. Les femelles sont plus claires et plus brunes que les mâles. Le collier des mâles est brun et rose. Enfin, l'œil est rougeâtre et non entièrement noir.

- Appellation

La mutation, désormais appelée *faded*, a été longtemps qualifiée d'isabelle (en anglais *isabel*). Isabelle est toutefois un terme qui porte à controverse car il a beaucoup été utilisé pour désigner des mutations totalement différentes. A l'origine, il a été employé en Europe dans les années soixante comme synonyme de la mutation *cinnamon*. Puis il a été utilisé pour désigner des oiseaux à dilution foncée et *lime*. C'est pour mettre un terme à ces discussions et confusions que le nom *faded* a été proposé. La mutation est également souvent appelée à tort *cinnamon* récessive (*Recessive cinnamon*). Enfin, chez la Perruche calopsitte, il s'agit de la mutation argentée de la côte Ouest (*West Coast Silver*). Ce n'est, bien entendu, pas un terme à retenir car il ne peut s'appliquer aux autres espèces.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

Dans cette mutation, seules les mélanines sont touchées, plus précisément les mélanines noires. Elles sont en effet partiellement exprimées par rapport au phénotype sauvage (pourcentage compris entre 50 et 100% par rapport au maximum d'expression du phénotype sauvage). Les autres pigments sont inchangés, ainsi que leur distribution.

- Mode de transmission

La mutation est à transmission autosomique récessive. Elle est liée au sexe chez la Perruche de Bourke et la Perruche à collier. Il existe donc au moins deux loci différents pour *faded*.

- Quelques exemples

Les espèces suivantes sont porteuses de la mutation *faded* : Perruche ondulée, Perruche de Bourke, Perruche turquoisine, Perruche à croupion rouge, Perruche omnicolore, Perruche de Pennant, Perruche princesse de Galles, Perruche calopsitte, Cacatoès rosalbin, Perruche de Latham, Inséparable de Fischer (possible), Perruche à collier (possible), Conure Nanday (possible).

e. Isabelle

Dans cette mutation, les eumélanines ne sont plus exprimées, mais elles seraient remplacées par des phaeomélanines (brun-rouge). Cette mutation est très controversée car les phaeomélanines sont absentes chez les Psittaciformes. Elle a été à l'origine de tant d'erreurs de dénomination qu'il est préférable d'abandonner ce terme pour limiter les confusions.

f. Dilué dominant

- Définition

La mutation se caractérise par une dilution légère des eumélanines, ainsi que par la possession de taches colorées réparties sur le corps et les ailes.

- Phénotype obtenu

Les perruches calopsittes mutantes possèdent des taches colorées sur les ailes et le corps ainsi qu'une dilution de l'ensemble des pigments du groupe gris.

Chez les Perruches à collier, les patch colorés sont également présents. En revanche, la dilution du gris n'est évidente qu'aux extrémités des ailes. Ainsi, chez un certain nombre d'individus, ce sont les plumes du vol qui, seules, permettent la diagnose.

- Appellation

Elle est appelée parfois argenté dominant (en anglais, *dominant silver*), chez la perruche calopsitte notamment. Certaines perruches à collier porteuses de cette mutation sont qualifiées abusivement de *fallow* (pas d'yeux rouges et dilution des pigments gris bien moins importante), ou encore de *cinnamon* dominant (*dominant cinnamon*) ou d'isabelle (*isabel*).

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

Seuls les eumélanines sont touchées : elles sont légèrement diluées (dilution comprise entre 0 et 50%).

- *Mode de transmission*

La mutation est autosomique dominante.

- *Quelques exemples*

La mutation diluée dominante est plutôt rare à ce jour chez les perroquets. Elle est présente chez la Perruche calopsitte (appelée argenté dominant) et chez la Perruche à collier (où elle est qualifiée à tort de *fallow*). Elle existerait également chez la Perruche omnicolore et chez la Perruche Catherine, mais cela reste à confirmer.

g. Dilution liée au sexe

- *Définition*

Cette mutation consiste en une diminution partielle de la synthèse des eumélanines (pigments noirs et gris). Cela correspond en quelque sorte à une action partielle de l'allèle lutino lié au sexe. Elle est ainsi l'équivalent vis-à-vis de la mutation lutino liée au sexe de ce que la mutation parbleue est à la mutation bleue. Il en existe deux types, selon l'importance de la réduction des eumélanines. La mutation *lime* (de l'anglais tilleul, citron vert) est la plus proche du phénotype sauvage, donc la plus foncée. La mutation platine (*platinum*) est en revanche plus claire et se rattache plus à la mutation lutino liée au sexe.

- *Phénotype obtenu*

Les oiseaux mutants ont une couleur intermédiaire entre le phénotype sauvage vert et les oiseaux lutino. Les oiseaux exprimant les mutations *lime* et platine ne possèdent pas un taux normal de pigments gris. Leur plumage conserve des nuances grises, mais d'intensité moindre que dans le phénotype sauvage. Ils restent toutefois plus foncés que les mutants lutino.

Il existe des individus hétérozygotes composites *lutino/lime* ou *lutino/platine*. Leur plumage arbore une couleur intermédiaire entre celle de deux individus respectivement homozygotes pour chacune des mutations citées.

- Appellation

Parfois appelée à tort *cinnamon*, la mutation *lime* s'en distingue pourtant par la présence résiduelle d'eumélanine grise : chez les oiseaux *cinnamons*, il ne persiste aucun de ces pigments et leur taux de mélanine brune n'est en aucun cas réduit. D'autres termes permettent de désigner la mutation *lime*. Voici les plus communs : jaune (chez la Perruche de Latham), ailes en dentelles ou *lacewing* (chez la Perruche à collier, en Australie), corps clair ou *clearbody* (chez la Perruche ondulée), ino, *cinnamon* aux yeux noirs ou *dark-eyed cinnamon* (chez la Perruche-souris) ou encore *fallow* (chez la Conure à joues vertes). Chez l'Inséparable roséicollis, la même mutation est appelée isabelle en Europe, *Australian ino* aux Etats-Unis et *Australian cinnamon* dans les divers continents. Chez la Perruche à croupion rouge, la mutation la plus foncée (c'est-à-dire la mutation *lime*) est connue sous le nom de jaune en Europe et *UK cinnamon* en Australie. La mutation platine, quant à elle, correspond en Europe à la mutation argentée dominant, sous forme homozygote. Enfin, dans un effort de standardisation, le terme *pallid* (de l'anglais blanchâtre, blafard) a été attribué à cette mutation, principalement par les anglo-saxons.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

Si la mutation lutino correspond à une absence de synthèse de la mélanine, le pourcentage de pigments gris présent chez les mutants *pallid* est compris entre 0 et 100%. Les individus *lime* couvriraient globalement l'intervalle entre le phénotype normal et une dilution des mélanines à 50%. Les mutants platine auraient plutôt un pourcentage de pigments gris compris entre 0 et 50%. Malheureusement, cela reste schématique : aucune mesure exacte n'a permis de doser précisément la quantité de mélanines chez ces différents mutants.

- Mode de transmission

La mutation est autosomique liée au sexe. La variante *lime* peut toutefois présenter chez certains individus un mode de transmission récessif. Il existerait donc au moins deux loci en cause.

- Quelques exemples

La mutation *dilution* liée au sexe est reconnue au moins sous une de ses formes chez les espèces suivantes : Perruche ondulée, Perruche splendide, Perruche à croupion rouge (présente sous ses deux formes), Perruche calopsitte, Perruche de Latham (incertaine), Inséparable roséicollis, Perruche à collier, Perruche-souris, Conure à joues vertes (probablement).

La mutation *lime* récessive est relativement peu diffusée à ce jour. Elle est présente chez quelques inséparables aux pourtours des yeux blancs. Il existe cependant une polémique qui pourrait aboutir à un élargissement du nombre d'espèces concernées. Certains auteurs estiment ainsi que la Perruche ondulée *fallow* serait en réalité *lime* récessive. Si cela se vérifie, cela pourrait éventuellement s'appliquer à d'autres espèces classées comme *fallow*.

h. Fallow

- Définition

La mutation *fallow* transforme toutes les mélanines noires en pigments bruns et donne les yeux rouges. Elle produit donc un effet identique sur le phénotype que la mutation *cinnamon*. Elle s'en distingue en fait uniquement par son mode de transmission.

- Phénotype obtenu

L'eumélanine n'est plus noire, mais brune. Les oiseaux mutés pour ce gène sont donc plus clairs, qu'ils soient à l'origine verts ou bleus. Et ils ont tous les yeux rouges. Il est possible de distinguer quatre types de mutants selon la teinte que prend l'eumélanine. Elle peut être : gris clair (on parle de cendré, *ashen* ou *fallow* fumé, *smokey fallow*), gris-brun (mutation *fallow* brun foncé, *dun fallow*), brune (mutation *fallow* bronze ou *bronze fallow*) ou encore brun clair (il s'agit alors des *fallow* pâles, *pale fallow*).

- Appellation

La mutation *fallow* a souvent souffert d'erreurs de diagnose. Ainsi, elle a été attribuée à tort à certaines espèces (par exemple chez la perruche à collier). Mais elle a également été

confondue avec d'autres mutations dans un certain nombre d'espèces : crème (*cream*), jaune (*yellow*), pastel, isabelle, *cinnamon* récessif. Les termes bouton d'or (*buttercup*) et tête jaune (*yellowhead*) ont été utilisés comme synonyme de *fallow*. Chez la Perruche calopsitte, la mutation *fallow* cendrée est également qualifiée d'argenté récessif.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

Dans la mutation *fallow*, seuls les pigments noirs et gris sont modifiés pour donner des pigments bruns. Les psittacines et la disposition des différents pigments sont inchangées.

- Rapport avec la couleur du bec, des pattes et des yeux

La mutation *fallow* se caractérise par la possession d'yeux rouges. C'est un des points essentiels de sa définition.

- Mode de transmission

L'allèle (ou les allèles) responsables de la mutation *fallow* sont uniquement autosomiques récessifs. L'existence de plusieurs degrés dans la transformation de l'eumélanine peut laisser soupçonner l'implication de plusieurs mutations. Chez la Perruche ondulée, on connaît l'existence de trois loci non liés qui sont chacun à l'origine d'un phénotype *fallow*. L'un d'entre eux serait même lié avec l'allèle lutino récessif.

- Quelques exemples

La mutation est présente chez les espèces suivantes : Perruche ondulée (3 formes chez cette espèce), Perruche de Bourke (2 formes), Perruche turquoisine (2 formes), Perruche splendide (2 formes), Perruche à croupion rouge (2 formes), Perruche à capuchon noir, Perruche à oreilles jaunes, Perruche calopsitte (2 formes), Loriquet à tête bleue (2 formes), Inséparable masqué, Inséparable roséicollis (2 formes), Perruche à collier (2 formes), Perruche à tête de prune, Perruche à moustaches, Perruche-moineau céleste.

IV. MUTATIONS INTERESSANT LA COLORATION STRUCTURALE

1. Caractéristiques générales

Il existe au moins trois loci impliqués dans la structure des barbes. Le premier contrôle la présence de la couche nuageuse (locus *gris*), sans laquelle les cellules de la medulla ne peuvent produire d'interférences constructives. Le deuxième intervient dans l'épaisseur de la couche nuageuse (locus *facteur foncé*), ce qui permet à la lumière d'être réfléchiée dans les longueurs d'onde adéquates. Le troisième (locus *violet*) détermine la forme et l'organisation de la couche nuageuse et de la barbe. Un quatrième locus (*slate*) porte l'information pour la taille et la distribution des vacuoles dans les cellules médullaires. Ces vacuoles influent directement sur les propriétés de réflexion de la couche nuageuse. Elles doivent être suffisamment petites pour interagir avec les longueurs d'onde courtes (bleu et ultra-violet). Quand le locus *slate* n'est pas fonctionnel, elles apparaissent de très grande taille. Il semble exister un grand nombre de loci qui peuvent, au moins chez certaines espèces, altérer la coloration structurale. Mais il reste encore beaucoup à étudier dans ce domaine.

2. Mutations connues à ce jour

a. Facteur foncé

- Définition

La mutation facteur foncé est une mutation qui modifie la façon dont la lumière traverse les cellules des barbes et diminue l'impact de la coloration structurale sur le phénotype. Elle ne joue donc directement sur aucun pigment.

- Phénotype obtenu

Les oiseaux mutés voient leurs colorations pigmentaires ressortir de façon plus évidente. Les couleurs de base ne sont pas modifiées pour autant.

- Appellation

La mutation facteur foncé a parfois été amalgamée avec les mutations gris-vert (*greygreen* en anglais) et violet. Il n'est en effet pas toujours facile de les distinguer, mais cela reste possible dans certaines conditions. Là encore, la nomenclature est mal définie. Ainsi, aux États-Unis, l'homozygote muté est appelé vert foncé (*dark green*) chez les éleveurs d'inséparables, tandis que l'hétérozygote est dit vert moyen (*medium green*). À l'inverse, la majorité des autres éleveurs s'accordent à appeler les homozygotes mutants olive et réservent le terme de vert foncé aux hétérozygotes. Enfin, certains éleveurs européens parlent de mutation *misty* (adjectif qui signifie brumeux) ou encore kaki (en anglais *khaki*).

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

Seule la coloration structurale est modifiée. Les pigments sont tous inchangés qualitativement (mêmes pigments exprimés) et quantitativement (pigments exprimés dans les mêmes concentrations).

- Mode de transmission

L'allèle responsable de la mutation facteur foncé est co-dominant (semi-dominant). Si l'individu est hétérozygote pour facteur foncé, sa teinte sera intermédiaire entre le phénotype sauvage et le phénotype mutant olive. Ce phénotype intermédiaire est alors appelé vert foncé ou encore jade. Le locus *facteur foncé* paraît être lié au locus *bleu* (démonstration principalement chez la Perruche ondulée).

- Quelques exemples

La définition-même de la mutation justifie qu'elle n'est présente que chez les espèces porteuses d'une coloration structurale. Elle a ainsi été observée chez la Perruche ondulée, la Perruche turquoisine, l'Inséparable masqué, l'Inséparable roséicollis, le Taranta, la Perruche à collier, la Perruche grande Alexandre, la Perruche à croupion vert, la Perruche Catherine. Elle est potentiellement présente également chez le Loriquet à tête bleue, la Perruche à oreilles jaunes, la Perruche de Barnard, la Perruche splendide, la Perruche à collier jaune.

b. Gris-vert

- Définition

La mutation gris-vert (en anglais *greygreen*) supprime toute coloration structurale.

- Phénotype obtenu

Visuellement les oiseaux mutés ressemblent aux individus homozygotes olive et ce, au point qu'il est souvent très difficile de faire la différence entre les deux. D'une certaine façon, la mutation gris-vert correspondrait au phénotype sauvage de certaines espèces telles la Perruche calopsitte ou le Cacatoès rosablin.

La Perruche turquoisine gris-vert présente une teinte générale très diluée, avec le dos et les ailes de couleur proche du vert-de-gris.

- Appellation

Etant donnée la proximité avec la mutation facteur foncé, il n'est pas rare que ce nom soit appliqué aux deux mutations de façon impropre. La mutation gris-vert produit un effet gris, bien visible après suppression des pigments jaunes. La mutation facteur foncé peut avoir un effet relativement similaire, mais jamais de façon systématique. C'est le cas notamment chez la Perruche turquoisine. En outre, le mode de transmission des deux mutations n'est pas le même. Elle a également été appelée jade ou encore vert-de-gris.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

Dans cette mutation, seule la coloration structurale est affectée : elle est en effet totalement supprimée. Le phénotype dépend donc uniquement des pigments.

- Mode de transmission

La mutation gris-vert est autosomique dominante. Les individus homozygotes mutés sont qualifiés de double facteur, les hétérozygotes étant simple facteur. Dans tous les cas, le

phénotype est bien sûr exactement le même. La distinction entre les deux dénominations permet juste de faciliter la description des individus à des fins de croisements. Il existerait une mutation gris-vert à transmission récessive, mais il reste encore beaucoup d'inconnus à son sujet.

- Quelques exemples

La mutation gris-vert a été décrite chez les espèces suivantes : la Perruche ondulée, la Perruche turquoisine, la Perruche splendide, la Perruche à croupion rouge, le Loricet à tête bleue, le Loricet à collier rouge, le Loricet vert, le Lori à bandeau rouge, la Perruche à collier, la Perruche grande Alexandre et la Perruche à tête de prune. Elle pourrait également être présente chez la Perruche à croupion rouge, la Perruche de Baraband, la Perruche érythroptère.

c. Violet

- Définition

La mutation violette affecte également la coloration structurale et rend le phénotype plus foncé.

- Phénotype obtenu

La couleur obtenue est le plus souvent un vert foncé, ce qui rend la distinction avec le gris-vert difficile. Chez la Perruche ondulée cobalt, les homozygotes violet arborent une belle teinte violette à l'origine du nom de la mutation. En revanche, chez les hétérozygotes, la couleur obtenue est plus proche du cobalt (sans qu'il y ait de lien avec la mutation du même nom).

- Appellation

Le terme violet fait consensus.

- *Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires*

La mutation violette n'affecte aucunement les pigments : seule la coloration structurale est touchée. La lumière qui traverse les plumes est modifiée de telle façon que la couleur résultante apparaît plus foncée.

- *Mode de transmission*

La mutation violette est à transmission co-dominante (semi-dominante). Les homozygotes mutés ont une couleur plus foncée que les hétérozygotes. On parle là encore d'individus simple facteur et double facteur. La différence entre les deux ressort plus particulièrement lors de la combinaison avec la mutation bleue. Contrairement à la mutation facteur foncé, le locus *violet* n'est pas lié au locus *bleu*.

- *Quelques exemples*

La mutation violette apparaît chez les espèces suivantes : Perruche ondulée, Inséparable masqué, Inséparable de Fischer, Inséparable roséicollis et Perruche à collier. Elle existerait également chez la Perruche splendide et la Perruche turquoisine, sous la fallacieuse appellation de *fallow*. Le nom a été donné à cause des yeux rouges mais l'aspect foncé du plumage évoque plutôt une mutation violette.

d. *Slate*

- *Définition*

La mutation *slate* altère la structure des plumes, ce qui perturbe la distorsion de la lumière. Elle a en quelques sortes un effet similaire à celui d'une mutation grise partielle.

- *Phénotype obtenu*

La Perruche ondulée *slate* possède un corps bleu-gris, les marques de ses ailes sont bien délimitées en noir sur blanc, les rectrices centrales sont bleu terne et les tâches de ses joues sont violet terne.

- *Appellation*

Le terme anglais *slate* signifie en réalité ardoise.

- *Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires*

La mutation *slate* ne joue que sur la coloration structurale. Les pigments ne sont aucunement modifiés.

- *Mode de transmission*

La mutation *slate* est liée au sexe.

- *Quelques exemples*

A ce jour, la mutation *slate* n'a été mise en évidence que chez la Perruche ondulée.

V. MUTATIONS MODIFIANT LA REPARTITION DES PIGMENTS DANS LE PLUMAGE

1. Caractéristiques générales

Le dernier groupe de loci détermine les régions où les différents pigments sont déposés. Ils sont pour la plupart propres à chaque espèce. Nous en connaissons toutefois au moins un qui est partagé par la plupart des perruches australiennes, si ce n'est par toutes, et que nous retrouverions dans d'autres groupes. Il s'agit du locus *opaline*.

Il existe également deux loci intervenant dans la répartition des pigments : le locus *mélanistique* qui contrôle l'extension des mélanines et le locus *suffusion rouge/orange* qui joue un rôle équivalent pour les psittacines. Aucun de ces loci ne crée de nouveau pigment. En réalité, ils modifient la délimitation des régions pigmentées.

2. Mutations connues à ce jour

a. Opaline (HESFORD, 1998 ; MARTIN, 1999)

- Définition

La mutation opaline modifie la répartition des pigments dans les plumes : elle restreint la dissémination des pigments mélaniques au profit des psittacines. Les mélanines disparaissent d'abord du centre de la plume, laissant juste un croissant coloré à l'extrémité. Cette mutation ne modifie pas la coloration structurale.

- Phénotype obtenu

Les pigments n'étant pas modifiés, le phénotype dépend énormément du phénotype initial de l'oiseau. Ainsi, elle se limite à la tête, aux épaules et au dos chez la Perruche ondulée, mais s'étend pratiquement sur tout le corps chez la Perruche de Bourke. Tous les intermédiaires sont possibles. Il existe toutefois certaines constantes. Ainsi, tous les adultes mutés présentent, sur les ailes, des rayures plus marquées. Celles-ci deviennent visibles sur la face supérieure des rectrices au cours de la croissance. La face inférieure des ailes comporte également des stries, mais elles sont beaucoup plus discrètes. Sur cette face, apparaît une bande blanche chez les deux sexes. Enfin, chez les espèces dont la base des plumes est grise, la coloration disparaît et la plume devient blanche. Mais cela n'affecte que les pigments mélaniques : les psittacines ne sont pas touchées. En revanche, les couleurs jaune à rouge ressortent d'autant plus que les pigments noirs occupent des surfaces restreintes.

La mutation opaline a tout d'abord été définie chez la Perruche ondulée. Elle en amincit les ondulations noires, notamment sur la tête et la nuque. En outre, les oiseaux mutés présentent une coloration plus brillante sur le dos et les ailes.

La Perruche de Bourke mutée, souvent appelée rose, a perdu une grande partie des mélanines qui constituent les motifs de son poitrail, de sa tête, de son manteau, de son dos et des plumes de couverture de ses ailes. Par opposition, les psittacines roses de l'abdomen et jaunes du reste du corps ressortent d'autant mieux. Enfin, les perruches possèdent une strie sous les ailes et un patch coloré triangulaire sur leur face dorsale.

Chez la Perruche calopsitte opaline, chaque plume est blanche ou jaune pâle ourlée de gris et possède en son centre une tâche grise. Il existe cependant une grande variabilité dans les phénotypes selon les individus. Le cou, le dos, les ailes et parfois la partie supérieure de la poitrine sont les principales régions où les plumes mutées sont concentrées. La particularité de cette mutation est le fait que chez le mâle le dessin n'est visible que durant sa première année. Ensuite, il s'estompe puis disparaît. Les taches dépourvues de mélanines au centre des plumes sont appelées des perles. Leur forme est assez variable d'un individu à l'autre : elles peuvent être très rondes (perlé dit pointillé) ou, au contraire, très allongées (perlé dentelé).

- Appellation

Le nom opaline signifie iridescent, brillant. Cette mutation est relativement délicate à caractériser, notamment parce que le phénotype muté varie en fonction du phénotype sauvage. Elle est donc à l'origine de nombreuses erreurs de classification. Ainsi, elle a été appelée tour à tour : rose chez la Perruche de Bourke, pie (*pied*) chez la Perruche turquoisine, rouge chez la Perruche omnicolore, tête rose (*rose-headed*) chez l'Inséparable roséicollis ou encore perlée (*perle*) chez la Perruche calopsitte.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

La couleur se décompose exactement de la même façon que dans le phénotype sauvage. En revanche, les mélanines sont présentes en moindre quantité sur l'ensemble du corps, laissant les psittacines se répartir plus largement.

- Mode de transmission

La mutation opaline est récessive liée au sexe.

- Quelques exemples

La mutation opaline se retrouve sous une autre dénomination dans un certain nombre d'espèces : la Perruche de Bourke (rose), la Perruche turquoisine (pie), la Perruche omnicolore (rouge), la Perruche calopsitte (perlée). Elle est également connue, cette fois sous son vrai nom, dans les espèces suivantes : Perruche ondulée, Perruche à croupion rouge, Perruche

splendide (incertain) et Perroquet gris du Gabon (incertain). Elle concernerait aussi l'Inséparable roséicollis, la Perruche à tête de prune, la Conure à joues vertes, la Conure rupicola. Mais dans ce dernier groupe d'espèces, la nature de la mutation est encore en discussion : les oiseaux ne possèdent en effet pas de stries sous les ailes.

b. Pie dominante

- Définition

La mutation pie arrête le dépôt de mélanines dans les plumes selon un schéma le plus souvent irrégulier. Les régions du plumage affectées par la mutation sont appelées panachures (en anglais *pied areas*), les autres étant naturellement les zones non panachées (*non-pied areas*). La mutation n'affecte ni les psittacines, ni la coloration structurale. Dans sa définition originelle, la mutation pie se limite au plumage. En aucun cas, elle ne doit toucher les pattes. La mutation pie dominante (en anglais *dominant pied*) remplit tous les critères de définition d'une mutation pie. Mais son allèle est dominant.

- Phénotype obtenu

Le phénotype obtenu n'est aucunement constant entre deux espèces, ni même au sein d'une même espèce : les panachures ne suivent en effet pas un patron fixe. En revanche, tous les oiseaux possèdent des régions noires ou grises qui prennent la coloration sous-jacente (jaune, blanc...). Il semblerait parfois que l'homozygotie pour la mutation pie s'accompagne d'un renforcement du phénotype.

Chez la Perruche ondulée, la distinction est faite entre deux types de pie : pie hollandaise (*Dutch dominant Pied*) et pie australienne (*Australian dominant Pied*). La différence entre les deux reste délicate à établir pour des yeux profanes. La mutation australienne donne des panachures réparties en bandes transversales sur l'abdomen. Les individus qui possèdent cette mutation ont un poitrail foncé par rapport au ventre, une queue claire, une tache claire sur la nuque, des pattes et bec de couleur chair. Les pies hollandaises, quant à elles, possèdent des iris blancs sur des yeux foncés, un corps et des ailes vert clair légèrement plus brillant que dans le phénotype sauvage et conservent les marquages caractéristiques de l'espèce.

Chez la Perruche splendide pie dominante, les oiseaux peuvent présenter un grand éventail de phénotypes selon l'extension du jaune : dans certains cas extrêmes, les régions jaunes seront réduites à une unique plume.

- Appellation

La mutation pie dominante est également appelée panachée dominante ou bigarrée dominante. Chez la Perruche ondulée, la mutation pie australienne dominante est également appelée pie à bandes (*banded pied*), en référence aux bandes qu'elle possède sur l'abdomen.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

La mutation pie dominante n'affecte que les mélanines. Elle en diminue la zone d'expression sur le plumage. Mais les zones pigmentées comportent la même concentration de pigments noirs que dans le phénotype sauvage. Enfin, les psittacines et la coloration structurale sont inchangées.

- Mode de transmission

Comme son nom l'indique, la mutation pie dominante est à transmission autosomique dominante. La très grande variabilité de phénotypes observée dans les mutations pies est probablement due à des gènes qui modifient l'extension et la répartition des panachures.

- Quelques exemples

La mutation pie dominante existe au moins dans les espèces suivantes : Perruche ondulée (sous les formes danoise et australienne), Perruche splendide, Perruche élégante, Perruche omnicolore, Kakariki à front rouge, Inséparable roséicollis.

c. Pie aux yeux noirs

- Définition

La mutation pie aux yeux noirs fait partie du groupe des pies. A ce titre, elle bloque l'expression des mélanines dans certaines régions du corps. Dans son cas, la suppression se fait sur la plus grande partie de la surface de l'oiseau, ne laissant des plumes de phénotype sauvage que disséminées dans le plumage ou regroupées en tâches. Étant donnée la grande variabilité de phénotypes des mutations pies, la mutation pie aux yeux noirs pourrait bien n'être qu'une mutation pie récessive avec une extension importante des panachures.

- Phénotype obtenu

L'extension des mélanines est très limitée dans la mutation pie aux yeux noirs. Cela rend parfois la distinction avec la mutation diluée difficile. Mais les plumes des régions non panachées ont une couleur tout à fait conforme avec le phénotype sauvage.

- Appellation

Cette mutation est également appelée claire aux yeux noirs (*black-eyed clear*) ou claire aux yeux foncés (*dark-eyed clear*), en rapport évident avec son phénotype. Elle devrait peut-être tout simplement être classée dans les pies récessifs.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

La répartition globale des mélanines est très fortement diminuée en surface. Mais les plumes des régions non panachées sont identiques à celles du phénotype sauvage.

- Mode de transmission

La mutation pie aux yeux noirs est à transmission autosomique récessive.

- *Quelques exemples*

La mutation pie aux yeux noirs se retrouve dans les espèces suivantes : Perruche à capuchon noir, Perruche à croupion rouge, Loriquet à tête bleue, Loriquet à collier rouge.

d. Pie récessive

- *Définition*

Voilà encore une mutation du groupe pie. Elle en possède toutes les caractéristiques, notamment parce qu'elle supprime les mélanines dans certaines régions du corps uniquement. Seul son mode de transmission diffère.

- *Phénotype obtenu*

La mutation pie récessive (*recessive pied*) se caractérise par la réduction de l'aire de répartition des pigments mélaniques. Les phénotypes obtenus sont très variables, mais de nombreux éleveurs cherchent à sélectionner préférentiellement des oiseaux aux panachures symétriques.

- *Appellation*

La mutation pie récessive est aussi appelée panachée récessive. Elle est également désignée par le terme pie danoise (*danish pied*) chez la Perruche ondulée.

- *Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires*

La décomposition est la même que pour la mutation pie dominante.

- *Mode de transmission*

L'allèle en cause est à transmission autosomique récessive.

- *Quelques exemples*

La mutation pie récessive se retrouve chez la Perruche ondulée, la Perruche de Bourke (deux formes), la Perruche turquoisine, la Perruche splendide, la Perruche omnicolore, la Perruche à tête pâle, la Perruche de Pennant, la Perruche flavéole, la Perruche princesse de Galles, le Cacatoès Banksien, le Cacatoès funèbre, le Kakariki à front rouge, le Loriquet à tête bleue, le Loriquet versicolor, l'Inséparable masqué, l'Inséparable de Fischer, la Perruche à collier (plusieurs formes décrites), la Perruche à tête de prune et la Perruche à moustaches.

e. Pie ADM

- *Définition*

La mutation pie anti-dimorphisme ou pie ADM (en anglais, *Anti-dimorphism Pied* ou *ADM Pied*) se distingue des autres mutations pies par sa capacité à jouer sur le dimorphisme sexuel. Elle interfère en fait avec le processus de différenciation mâle-femelle. Ainsi, elle réduit de façon indirecte l'expression des psittacines ainsi que la coloration structurale.

- *Phénotype obtenu*

Il est difficile de définir simplement le phénotype muté, de part l'interaction du locus avec le dimorphisme sexuel. L'absence de dimorphisme étant la règle chez la majorité des psittaciformes, la mutation pie ADM ne peut s'y distinguer des autres mutations pies.

Chez la Perruche à croupion rouge, la mutation pie ADM provoque la perte du croupion caractéristique du mâle, ainsi qu'une modification de la coloration structurale pour obtenir une teinte gris-vert. Cependant, la femelle conserve des patches de phénotype sauvage.

Chez la Perruche calopsitte, le mâle de phénotype sauvage possède une face jaune vif et une grande crête. Les mâles mutés ne présentent pas ces attributs de façon aussi éclatante. Ils montrent une extension plus importante du jaune sur le corps et les ailes et une face plus grise. Les caractères obtenus sont donc plus proches de ceux d'une femelle.

Chez d'autres espèces, le phénotype muté est plus simple. Ainsi, la Perruche élégante mâle perd sa tache orange, la Perruche à collier mâle n'a plus son collier caractéristique et le mâle de Perruche turquoisine ne possède plus son éclat rouge sur l'aile.

- Appellation

Cette mutation est encore très peu décrite dans la littérature, probablement parce qu'elle n'est pas facile à mettre en évidence. Le terme pie ADM est donc celui qui semble faire consensus.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

Comme la mutation pie ADM supprime le dimorphisme sexuel, elle touche aussi bien les mélanines que les psittacines, non pas en concentration, mais dans leur répartition sur le corps de l'oiseau.

- Mode de transmission

La mutation pie ADM est autosomique récessive.

- Quelques exemples

La mutation pie ADM se retrouve chez la Perruche à croupion rouge, la Perruche calopsitte, la Perruche élégante, la Perruche à collier et la Perruche turquoisine. Elle est peut-être présente dans d'autres espèces qui ne présentent pas de dimorphisme sexuel à l'état sauvage, mais y passe inaperçue.

f. *Headspot pied*

- Définition

Comme son nom l'indique, la mutation *headspot pied* (en français pie à tête tâchetée) provoque la formation d'une petite tache panachée derrière la tête de la perruche. Son

phénotype est par ailleurs non altéré. Terry Martin la présente comme une mutation à part entière (MARTIN, 2002). Je n'en ai pas trouvé d'autres occurrences, tout au moins dans la littérature française. C'est pourquoi j'en ai conservé le nom anglais.

- *Phénotype obtenu*

La tache panachée sur la tête est le seul élément caractéristique de cette mutation.

- *Mode de transmission*

La mutation *headspot pied* est liée au sexe. Mais des investigations supplémentaires sont nécessaires pour connaître avec certitude son mode de transmission.

- *Quelques exemples*

Cette mutation n'a été mise en évidence, à ce jour, que chez deux espèces : la Perruche ondulée et la Perruche à collier.

g. Spangle

- *Définition*

La mutation *spangle* est responsable de la suppression des mélanines dans la couche superficielle des plumes. La partie proximale en reste inchangée. Le terme anglais signifie paillettes en français.

- *Phénotype obtenu*

Chez la perruche ondulée hétérozygote mutée (la plus simple à reconnaître), les pigments gris sont supprimés sur la moitié distale de chaque plume. Ainsi, la coloration du corps est inchangée mais les marques noires des ailes sont réduites à de fins traits. Chez les oiseaux homozygotes mutés, ces traits ont totalement disparus. Les pigments gris du reste de l'animal restent présents par taches dans la plupart des cas.

- *Appellation*

Le terme *spangle* est assez largement utilisé pour désigner cette mutation. En France, elle est souvent qualifiée de perlée.

- *Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires*

La mutation *spangle* n'atteint que les mélanines. Elle les supprime en partie, principalement celles responsables du marquage (stries ou ondulations par exemple). Elle ne modifie la coloration de l'ensemble du corps que par taches.

- *Mode de transmission*

La mutation *spangle* est autosomique co-dominante (semi-dominante).

- *Quelques exemples*

A ce jour, la mutation *spangle* n'a réellement été décrite que chez la Perruche ondulée. Mais elle pourrait également exister chez l'Inséparable de Fischer.

h. Mottle

- *Définition*

La mutation *mottle* est une mutation encore très mal connue chez les Psittaciformes. Elle donne un phénotype pie qui apparaît après la première année et se renforce au cours du temps. Chez la Poule, il existe une mutation équivalente qui permet la formation d'une petite tache blanche à l'extrémité de la plume, par suppression des mélanines. Cette tache a la particularité d'augmenter en taille avec l'âge de l'animal. Les individus *mottle* se distinguent des oiseaux pies car leurs mélanosomes ne sont pas absents dans les régions panachées, mais simplement très fortement dégénérés. C'est donc une forme de leucisme (suppression des mélanines, en l'occurrence les eumélanines chez les Psittaciformes, sur une partie plus ou moins étendue de la plume).

- Phénotype obtenu

Chez la Perruche ondulée, les individus *mottle* présentent un phénotype sauvage durant leur première année. Ensuite, des taches se forment et s'étendent de plus en plus. L'oiseau finit par prendre l'apparence d'un animal pie récessif. Il possède un iris blanc, les plumes de couverture sont blanches, tandis que les rémiges conservent leur coloration initiale.

- Appellation

La mutation *mottle* ne présente pas d'équivalent en français. Son nom anglais est donc maintenu. Il signifie tacheté.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

La mutation *mottle* touche uniquement les mélanines. Elle en empêche totalement l'expression dans certaines régions du corps.

- Mode de transmission

La mutation *mottle* serait autosomique récessive. Mais elle fait probablement intervenir des gènes modificateurs.

- Quelques exemples

La mutation *mottle* est surtout rapportée chez la Perruche ondulée.

i. Mélanistique

- Définition

La mutation mélanistique (*melanistic* en anglais) augmente la surface de répartition des pigments de mélanine.

- Phénotype obtenu

En réalité, la mutation mélanistique est très probablement un groupe de mutations dont les effets sont plus ou moins importants. Chez le Loricet à tête bleue, elle provoque l'extension des pigments noirs situés en profondeur dans les plumes, dans des régions qui n'en possédaient pas chez les individus de phénotype sauvage. L'oiseau muté présente ainsi du vert au lieu du jaune et du bleu-mauve au lieu du rouge.

Chez le Lori papou, l'oiseau muté passe du rouge à un bleu très foncé. Les pigments mélaniques sont en effet présents sur l'ensemble du corps après mutation.

Chez la Perruche omnicolore, la mutation provoque l'extension à l'ensemble du corps des marques noires initialement présentes sur les ailes. L'importance de la surface colonisée par les mélanines est toutefois relativement variable d'un individu à l'autre.

Chez la Perruche ondulée, l'extension du noir se fait sur la plus grande partie de la surface corporelle, même dans les zones déjà pigmentées par les mélanines. Le vert et le bleu apparaissent alors plus foncés. La face est également concernée. En revanche, contrairement à la Perruche omnicolore, les ondulations noires sont conservées.

- Appellation

Chez le Loricet à tête bleue, la mutation mélanistique est plutôt appelée à front bleu (*blue-fronted*). Elle est communément nommée noire (*black*) chez la Perruche omnicolore. Enfin, chez la Perruche ondulée, elle est qualifiée de tête noire ou face noire (*blackface*).

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

La mutation mélanistique ne modifie pas la concentration en pigments. Elle est simplement responsable de l'extension des zones exprimant les mélanines. L'extension se fait de façon variable, dépendante de l'espèce et même de l'individu.

- *Mode de transmission*

La mutation mélanistique est autosomique récessive. Nous connaissons peu de choses sur cette mutation, mais Terry Martin a émis l'hypothèse qu'elle affectait en réalité un gène limitant l'extension des mélanines, ce qui paraît tout à fait plausible. (MARTIN, 2002)

- *Quelques exemples*

La mutation mélanistique se retrouve chez la Perruche ondulée, la Perruche omnicolore, le Lori papou et le Loricet à tête bleue.

j. Ventre rouge

- *Définition*

La mutation ventre rouge (en anglais *red- bellied*) est responsable d'une extension plus importante de la coloration rouge sur le plumage.

- *Phénotype obtenu*

Le phénotype muté comporte une répartition plus large des pigments rouges. Toutefois, l'étendue des zones rouges est très variable selon les individus.

Chez les Perruche turquoisine et splendide, le rouge s'étend sur une partie plus ou moins importante de l'abdomen.

- *Appellation*

La mutation ventre rouge est également appelée *ruby*. Elle peut être qualifiée de front rouge (*red-fronted*). Il existe également une mutation suffusion rouge qui fait appel aux mêmes mécanismes mais pour laquelle la coloration rouge est beaucoup plus discrète.

- Décomposition de la couleur en ses composants pigmentaires

La mutation ventre rouge ne modifie que l'extension du pigment rouge sur le corps. Mais cette extension est relativement variable et très difficile à prédire.

- Mode de transmission

Un oiseau ne peut être ventre rouge que s'il possède les allèles qui lui permettent de produire des pigments rouges et non jaunes. Le ou les allèles en question est (sont) dominants sur l'allèle jaune.

- Quelques exemples

La mutation ventre rouge se retrouve chez la Perruche turquoisine et la Perruche splendide.

VI. PRINCIPALES COMBINAISONS DE LOCI MUTES

Je ne ferai pas ici une liste exhaustive de l'ensemble des combinaisons possibles de mutations chez les Psittaciformes : ce serait bien trop long, assez fastidieux et d'un intérêt relativement restreint. Je me limiterai à présenter les combinaisons de mutations les plus communes, dont le nom attribué par l'usage diffère de la simple juxtaposition des mutations réunies pour produire le phénotype final. Cela, encore une fois, dans un but de clarification de la nomenclature.

1. Combinaisons avec l'allèle bleu

a. Albinos (figure 22)

- Définition

Le phénotype albinos est la combinaison des mutations bleue et lutino : les oiseaux mutés n'expriment ni mélanines ni psittacines. Dans les barbes, la medulla contient toutefois quelques traces de mélanines, mais en quantité infime.

- *Phénotype obtenu*

Les oiseaux albinos sont facilement reconnaissables : leur plumage est entièrement blanc et leurs yeux sont rouges.

- *Appellation*

Appelée communément albinos, la mutation commence à être connue sous un nom plus complet : bleu lutino.

- *Rapport avec la couleur du bec, des pattes et des yeux*

La caractéristique de la mutation albinos est l'association du plumage blanc avec des yeux rouges et des pattes roses : en l'absence totale de pigments, la coloration est due aux vaisseaux sanguins.

b. Ivoire
(figure 23)

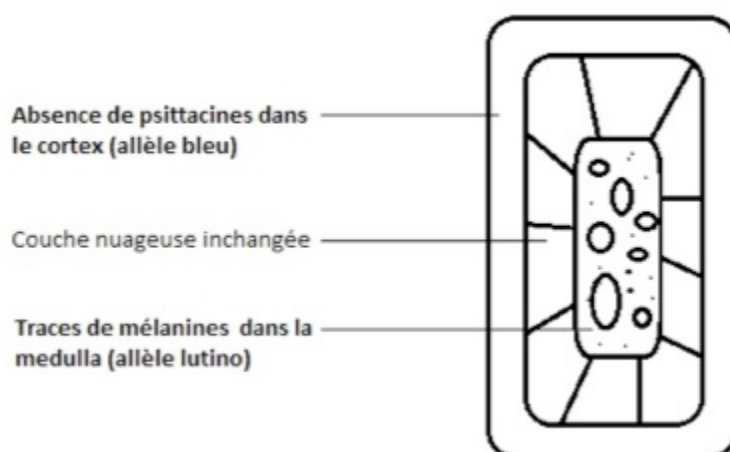
- *Définition*

Le phénotype ivoire, *ivory* en anglais, est l'association des mutations *cinnamon* et bleue. Elle combine donc la suppression des psittacines avec la conversion de l'eumélanine noire en eumélanine brune.

- *Phénotype obtenu*

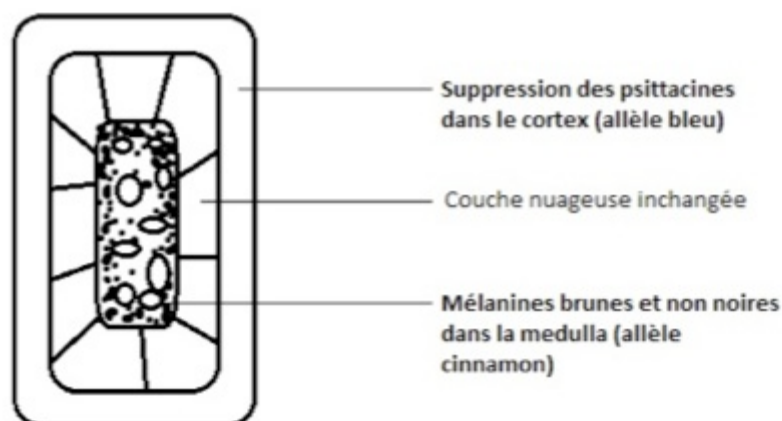
Le phénotype dépend de l'espèce. Ainsi, chez les oiseaux dont le phénotype sauvage est vert brillant, la couleur dominante chez les individus mutés sera le bleu pâle. Chez les espèces initialement gris-vert ou qui présentent des régions dépourvues de coloration structurale, le plumage des spécimens mutés sera brun ou faon.

Figure 22 - Coupe de barbe chez un oiseau albinos (bleu lutino)
d'après MARTIN, 2002



Le phénotype albinos est la combinaison des mutations bleu (suppression des psittacines) et lutino (suppression des mélanines). Dans les barbes, la structure interne est inchangée, mais le cortex ne comporte pas de psittacines et la medulla ne contient que d'infimes traces de mélanines. La lumière traverse la plume après avoir été réfléchiée par la couche nuageuse et n'est nullement absorbée, ce qui donne une couleur blanche au plumage.

Figure 23 - Coupe de barbe chez un oiseau ivoire (cinnamon bleu)
d'après MARTIN, 2002



Le phénotype ivoire est la combinaison des mutations bleu (suppression des psittacines) et *cinnamon* (conversion des eumélanines noires en eumélanines brunes). Dans les barbes, la structure interne est inchangée, mais le cortex ne comporte pas de psittacines et les mélanines de la medulla sont devenues brunes. Le phénotype obtenu ira du bleu pâle au brun ou au faon, en fonction du phénotype initial.

- *Appellation*

Son nom ivoire prédomine, notamment en Australie. Cette mutation est également connue sous le nom d'ivorino. En Europe, elle a souvent (et à tort) été nommée argentée (*silver*) ou encore bleue ciel (*sky blue*).

c. Gris
(figure 24)

- *Définition*

Le phénotype gris (*grey*), en réalité gris-vert bleu, combine la suppression des psittacines avec une modification de la coloration structurale.

- *Phénotype obtenu*

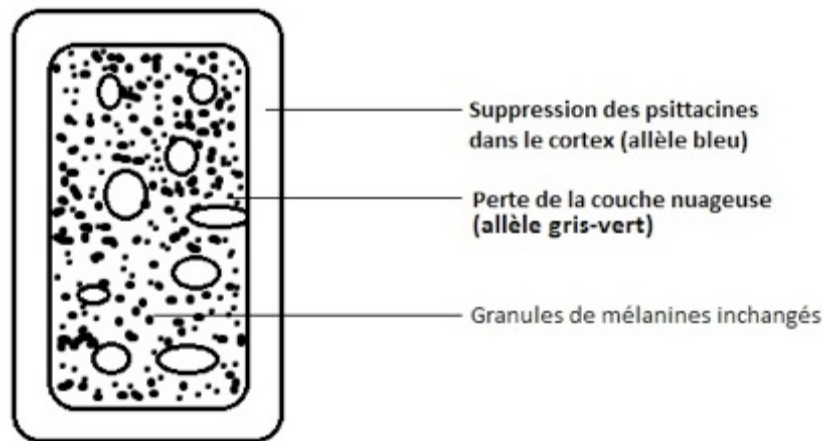
Le phénotype gris permet de faire apparaître uniquement la coloration due aux mélanines.

d. Blanc et argenté clair
(figure 25)

- *Définition*

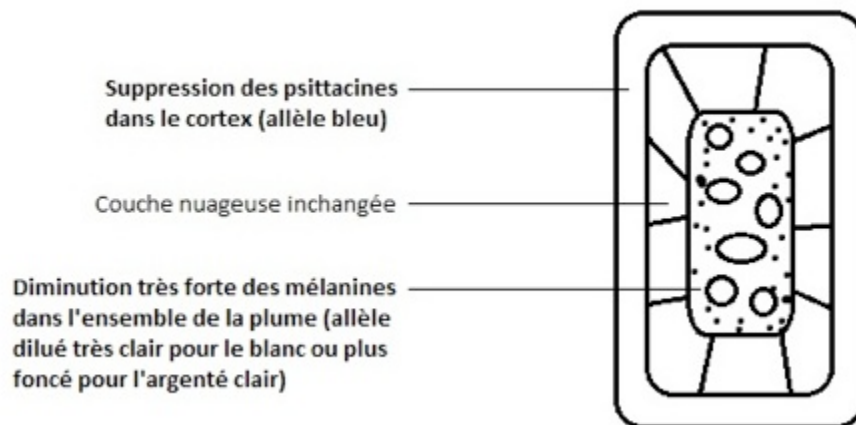
Les phénotypes blanc (*white*) et argenté clair résultent en fait de l'action combinée des allèles dilué et bleu. Les oiseaux mutés ne possèdent donc pas de psittacines et leurs mélanines sont en concentration moins importante dans les plumes. Les deux appellations correspondent à deux types d'allèles dilué : version très claire pour les oiseaux à phénotype blanc et version plus foncée pour les oiseaux à phénotype argenté clair.

Figure 24 - Coupe de barbe chez un oiseau gris (gris-vert bleu)
d'après MARTIN, 2002



Le phénotype gris est la combinaison des mutations bleu (suppression des psittacines) et gris-vert (perte de la couche nuageuse). Dans les barbes, la structure interne est complètement modifiée : le cortex ne contient pas de psittacines, les granules de mélanines et les vacuoles emplies d'air de la médulla sont dispersées dans tout le volume situé sous le cortex. La lumière traverse la plume et certaines longueurs d'onde sont absorbées par les mélanines, seules responsables de la couleur.

Figure 25 - Coupe de barbe chez un oiseau blanc ou argenté clair (bleu dilué)
d'après MARTIN, 2002



Les phénotypes blanc et argenté clair sont la combinaison des mutations bleu (suppression des psittacines) et dilué (moindre concentration en mélanines). Dans les barbes, la structure interne est inchangée, mais le cortex ne comporte pas de psittacines et la médulla contient une moindre concentration en mélanines. La lumière traverse la plume après avoir été réfléchiée par la couche nuageuse et est faiblement absorbée par la médulla, ce qui donne une couleur blanche au plumage.

- Phénotype obtenu

Les oiseaux à phénotype blanc sont de couleur blanche, avec des yeux noirs. Toutefois, leur plumage est rarement d'un blanc parfaitement brillant et pur : il est souvent un peu sale. Les oiseaux à phénotype argenté clair arborent une couleur argentée très claire. La mutation bleue fait ressortir la coloration argent car elle empêche les psittacines d'interférer avec la teinte finale. Les individus obtenus sont presque blancs.

- Appellation

Ce phénotype peut également être appelée jaune (*yellow*) dans le cas des formes les plus claires de la mutation diluée.

- Rapport avec la couleur du bec, des pattes et des yeux

Les oiseaux mutés ont un plumage de couleur blanche, mais, contrairement aux animaux albinos, ils n'ont pas les yeux rouges.

e. Gris dilué
(figure 26)

- Définition

L'association des mutations bleue, diluée et gris-vert entraîne une diminution de la concentration en mélanines dans les plumes (allèle dilué) et empêche les interactions avec les psittacines (allèle bleu) et avec la couleur structurale (allèle gris-vert) en les supprimant.

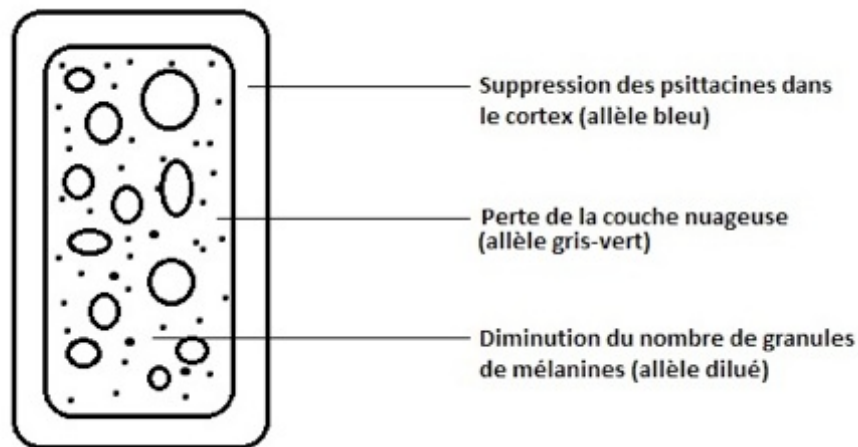
- Phénotype obtenu

Les oiseaux mutés sont argentés clairs. La suppression de la coloration structurale rend cette couleur argent encore plus évidente que dans la mutation bleue diluée.

- Appellation

Le phénotype nous pousse souvent à appeler cette combinaison argentée.

Figure 26 - Coupe de barbe d'un oiseau gris dilué (dilué gris-vert bleu)
d'après MARTIN, 2002



Le phénotype gris dilué est la combinaison des mutations bleu (suppression des psittacines), dilué (moindre concentration en mélanines) et gris-vert (perte de la couche nuageuse). Dans les barbes, la structure interne est très modifiée : le cortex ne contient pas de psittacines et les granules de mélanines, en faible quantité, ainsi que les vacuoles d'air de la médulla occupent tout le volume situé sous le cortex. La lumière est faiblement absorbée par les mélanines, ce qui donne une couleur argenté clair.

f. Crème
(figure 27)

- *Définition*

Le phénotype crème (*cream*) est relativement complexe : il combine les mutations diluée, *cinnamon*, gris-vert et bleue. Il est donc responsable de la conversion des mélanines noires en mélanines brunes, de la diminution de la concentration en mélanines dans les plumes et de la suppression à la fois des psittacines et de la coloration structurale.

- *Phénotype obtenu*

Les oiseaux arborant ce phénotype n'ont pas tous la même teinte finale : cela dépend de l'intensité de la coloration dans leur phénotype sauvage. Chez les oiseaux relativement clairs à l'origine, les individus obtenus sont presque blancs. À l'inverse, quand la couleur sauvage est intense, nous pouvons admirer des oiseaux mutés d'une belle couleur brun clair.

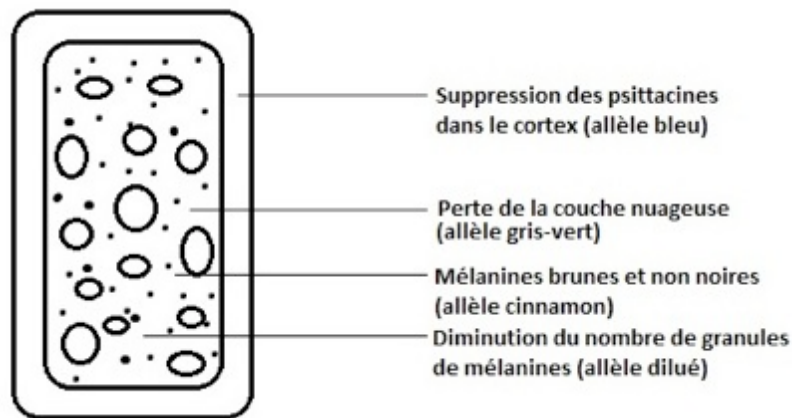
- *Appellation*

Le phénotype crème est également appelée *cinnamon* argenté (*silver cinnamon*) ou encore bleu gris-vert *cinnamon* dilué (*dilute cinnamon greygreen blue*). Il a aussi été confondu de façon erronée avec la combinaison de mutations *cinnamon lime* parbleu chez la Perruche splendide.

- *Quelques exemples*

Cette combinaison de mutations suppose que les espèces possèdent déjà les quatre allèles incriminés. Cela n'est pas possible pour beaucoup d'entre elles. Elle se retrouve chez la Perruche calopsitte (allèle dilué appelé argenté, allèle tête blanche et absence de coloration structurale naturelle chez cette espèce via la mutation gris-vert) et la Perruche à collier (chez qui la mutation diluée est désignée par le terme de suffusion jaune ou *yellow suffused*). Elle est également possible en théorie chez la Perruche ondulée, mais très peu d'éleveurs s'y sont intéressés à ce jour.

Figure 27 - Coupe de barbe d'un oiseau crème (*cinnamon* gris-vert bleu dilué)
d'après MARTIN, 2002



Le phénotype crème est la combinaison des mutations bleu (suppression des psittacines), dilué (moindre concentration en mélanines), gris-vert (perte de la couche nuageuse) et *cinnamon* (conversion des eumélanines noires en mélanines brunes). Dans les barbes, la structure interne est très modifiée : le cortex ne contient pas de psittacines et les granules de mélanines deviennent brunes, en faible quantité, ainsi que les vacuoles d'air de la médulla occupent tout le volume situé sous le cortex. La lumière est faiblement absorbée par les mélanines, ce qui donne une couleur qui va du brun clair à une teinte presque blanche.

g. Bleu *lime* et bleu platine

- Définition

Les couleurs bleue *lime* et bleue platine associent la suppression des psittacines (allèle bleu) avec la diminution de la concentration en mélanines dans les plumes (allèles *lime* et platine).

- Phénotype obtenu

La suppression des pigments de la famille jaune associée à la dilution des mélanines permet de mieux faire ressortir la coloration structurale sous-jacente.

- Appellation

Les appellations synonymes sont multiples : chez la Perruche ondulée on parle de bleu texas corps clair (*blue texas clearbody*), chez la Perruche calopsitte de platine tête blanche (*platinum whiteface*), chez la Perruche splendide de bleu ciel (*sky blue*), chez la Perruche à collier de bleu ailes en dentelles (*blue lacewing*) et chez la Perruche à croupion rouge de bleu platine (*platinum blue*).

- Quelques exemples

Les couleurs bleue *lime* et bleue platine se retrouvent dans les espèces suivantes : Perruche ondulée, Perruche calopsitte, Perruche splendide, Perruche à collier et Perruche à croupion rouge.

h. Cobalt et mauve (figures 28 et 29)

- Définition

Les couleurs mauve et cobalt résultent de la combinaison entre les mutations bleue et facteur foncé. Les psittacines sont supprimées (allèle bleu à l'état homozygote) et la coloration structurale est moins vive (allèle facteur foncé). Les individus

mauves sont homozygotes mutés pour l'allèle facteur foncé. Il existe une coloration intermédiaire avant l'obtention d'oiseaux mauves. Elle correspond à des oiseaux hétérozygotes mutés pour facteur foncé. Il s'agit de la couleur cobalt.

- *Phénotype obtenu*

Les oiseaux mutés possèdent un plumage d'un bleu-gris très profond.

- *Appellation*

La couleur mauve est également appelée bleu olive. La couleur cobalt est aussi qualifiée de bleu foncé (*dark blue*). Chez certaines espèces, le phénotype des individus mauve et celui des individus gris est difficile à distinguer. Ces oiseaux sont souvent appelés slate. C'est le cas, par exemple, pour l'Inséparable roséicollis.

i. Violet bleu

- *Définition*

Le phénotype violet bleu résulte de la suppression des psittacines (allèle bleu) et d'une coloration structurale plus foncée (allèle violet).

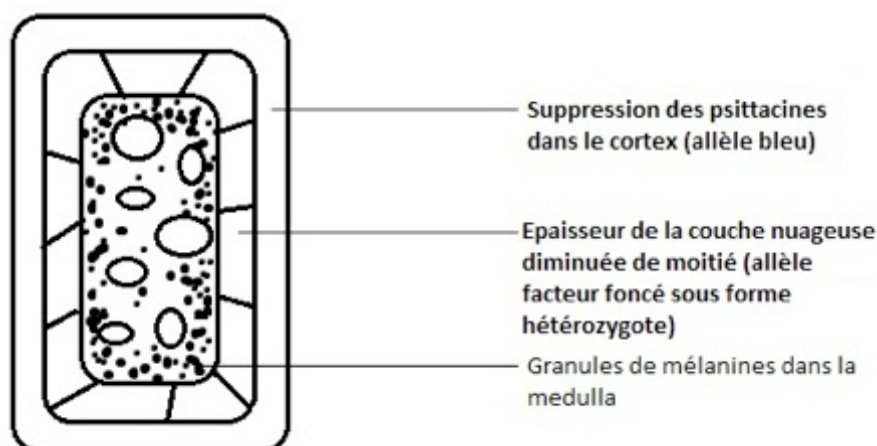
- *Phénotype obtenu*

Le phénotype violet bleu est un bon moyen d'obtenir des individus de couleur violette sans avoir recourt au locus *facteur foncé*.

- *Appellation*

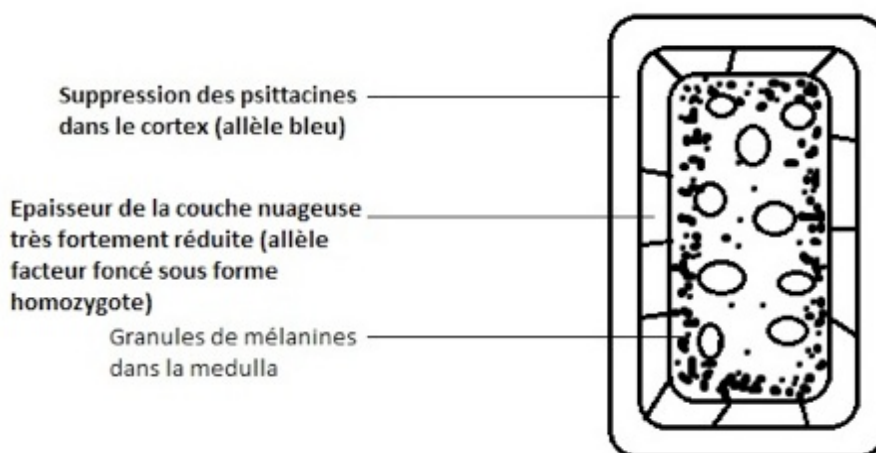
La couleur est également appelée bleu-violet double facteur : les oiseaux hétérozygotes pour l'allèle violet ont en effet une couleur très proche du cobalt et non violette.

Figure 28 - Coupe de barbe d'un oiseau cobalt (bleu facteur foncé sous forme hétérozygote)
d'après MARTIN, 2002



Le phénotype cobalt est la combinaison des mutations bleu (suppression des psittacines) et facteur foncé sous forme hétérozygote (diminution de moitié de l'épaisseur de la couche nuageuse). La lumière n'est absorbée que par les mélanines de la medulla. Elle est également faiblement réfractée par la couche nuageuse. La couleur résultante est bleu-gris.

Figure 29 - Coupe de barbe d'un oiseau mauve (bleu facteur foncé sous forme homozygote)
d'après MARTIN, 2002



Le phénotype mauve est la combinaison des mutations bleu (suppression des psittacines) et facteur foncé sous forme homozygote (diminution marquée de l'épaisseur de la couche nuageuse). La lumière n'est absorbée que par les mélanines de la medulla. Elle est également très faiblement réfractée par la couche nuageuse. La couleur résultante est bleu-gris.

- *Quelques exemples*

La mutation violet bleu se trouve notamment chez la Perruche ondulée.

j. Violet visuel
(figure 30)

- *Définition*

Le violet visuel (*visual violet*) est en fait l'association de trois loci : *bleu*, *violet* et *facteur foncé*, avec une hétérozygotie pour les loci *facteur foncé* et *violet*.

- *Phénotype obtenu*

Les psittacines sont supprimées par le locus *bleu* et les loci *violet* et *facteur foncé* se combinent pour produire une belle couleur violette.

- *Quelques exemples*

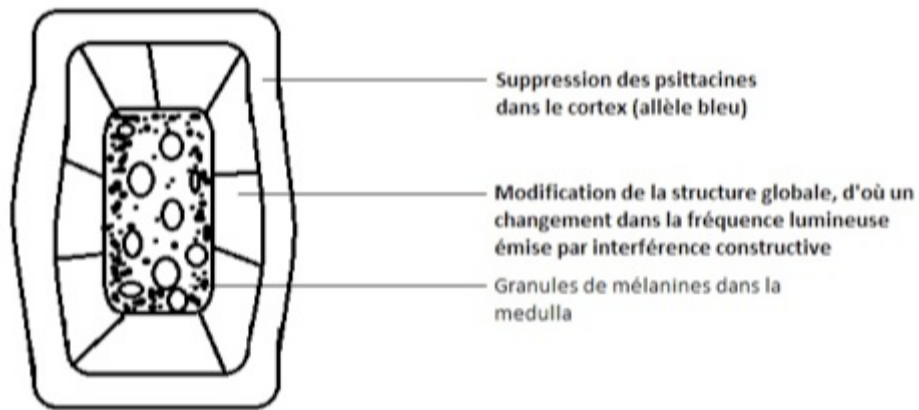
La mutation violet visuel se trouve notamment chez la Perruche ondulée.

2. Combinaison avec l'allèle lutino, le crème-ino
(figure 31)

- *Définition*

Le crème-ino ou creamino est la combinaison des mutations parbleue et lutino. Les individus mutés n'expriment plus de mélanines (lutino) et présentent une suppression partielle des psittacines (parbleu).

Figure 30 - Coupe de barbe d'un oiseau violet (bleu, violet sous forme hétérozygote et facteur foncé sous forme hétérozygote)
d'après MARTIN, 2002



Le phénotype violet est la combinaison des mutations bleue (suppression des psittacines, pigments jaunes), violette sous forme hétérozygote et facteur foncé sous forme hétérozygote (modification de la structure de la couche nuageuse). La lumière n'est absorbée que par les mélanines contenues dans les granules de la médulla. Elle est également réfractée par la couche nuageuse. La couleur résultante est violette.

- *Phénotype obtenu*

Les oiseaux crème-ino ont un phénotype intermédiaire entre celui des albinos et celui des lutino. De même qu'il existe des animaux homozygotes parbleu/parbleu et des hétérozygotes parbleu/bleu, il existe des oiseaux crème-ino/crème-ino et crème-ino/bleu.

- *Rapport avec la couleur du bec, des pattes et des yeux*

Le phénotype crème-ino, contrairement à l'albinos, laisse la couleur originelle des yeux : les oiseaux n'ont en effet pas les yeux rouges.

- *Quelques exemples*

La mutation crème-ino se trouve notamment chez la Perruche calopsitte, la Perruche élégante, la Perruche à collier.

3. Combinaisons avec l'allèle *cinnamon*

a. Fauve
(figure 32)

- *Définition*

Le phénotype fauve (*fawn*) suppose la possession de trois allèles mutés : *cinnamon*, gris-vert et bleu. Les individus mutés ne présentent ni psittacines (bleu) ni coloration structurale (gris-vert) et leurs mélanines noires deviennent brunes (*cinnamon*).

- *Appellation*

Cette couleur porte également le nom de *cinnamon* gris. C'est d'ailleurs ainsi qu'elle est le plus connu en France.

- *Quelques exemples*

La mutation fauve se trouve notamment chez la Perruche ondulée.

b. Cinnamon facteur foncé
(figure 33)

- *Définition*

Les oiseaux dits *cinnamon* facteur foncé ont leurs mélanines brunes et non plus noires (*cinnamon*), ainsi qu'une coloration structurale verte diminuée (facteur foncé).

- *Phénotype obtenu*

Les oiseaux mutés arborent une riche couleur jaune-brun.

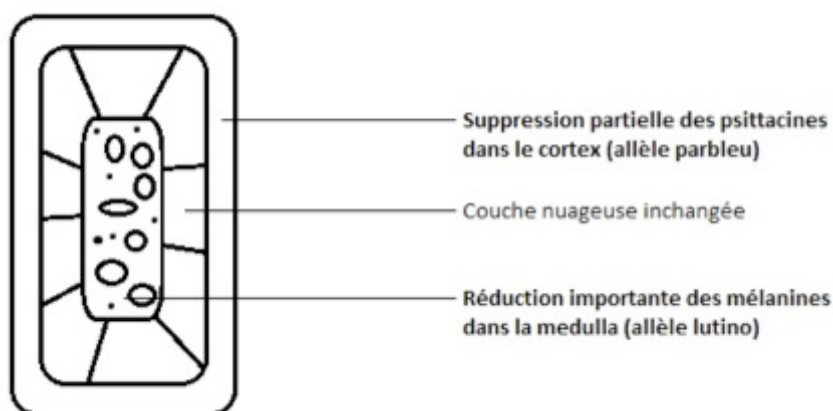
- *Appellation*

La couleur *cinnamon* facteur foncé est aussi désignée par le terme de moutarde (*mustard*), *cinnamon* olive ou *cinnamon* vert olive.

- *Quelques exemples*

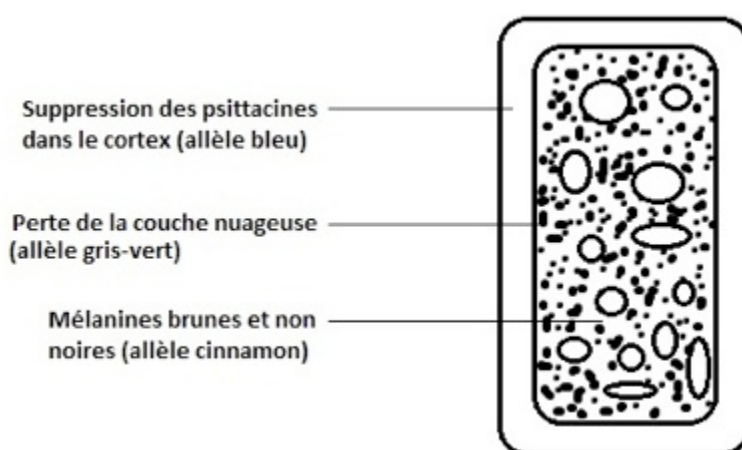
La mutation *cinnamon* facteur foncé se trouve notamment chez la Perruche ondulée.

Figure 31 - Coupe de barbe d'un oiseau crème-ino (parbleu lutino)
d'après MARTIN, 2002



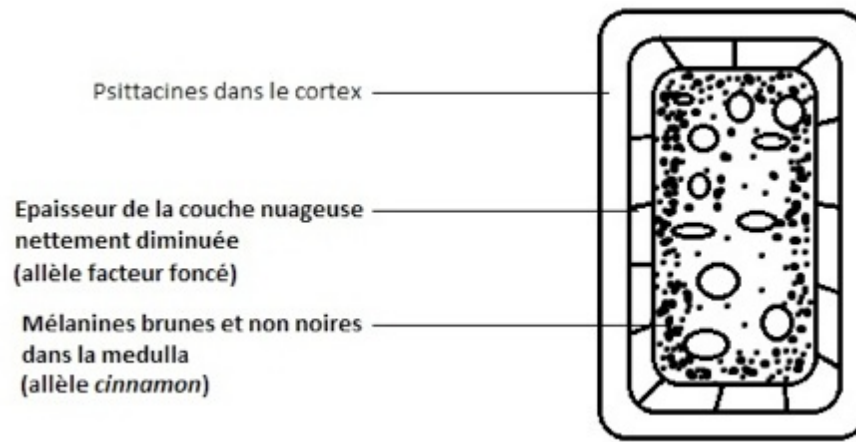
Le phénotype crème-ino est la combinaison des mutations parbleu (suppression partielle des psittacines) et lutino (suppression presque totale des mélanines). La lumière est peu absorbée par les psittacines (en faible concentration dans le cortex) et les mélanines (traces dans la medulla). Elle est réfractée par la couche nuageuse. Le phénotype obtenu est intermédiaire entre celui des albinos et celui des lutino.

Figure 32 - Coupe de barbe d'un oiseau fauve (*cinnamon* gris-vert bleu)
d'après MARTIN, 2002



Le phénotype fauve est la combinaison des mutations *cinnamon* (conversion des mélanines noires en mélanines brunes), gris-vert (perte de la couche nuageuse) et bleu (suppression des psittacines du cortex). La lumière n'est absorbée que par les mélanines devenues brunes. Elle n'est pas réfractée par la couche nuageuse, absente.

Figure 33 - Coupe de barbe d'un oiseau moutarde (*cinnamon* facteur foncé)
d'après MARTIN, 2002



Le phénotype moutarde est la combinaison des mutations *cinnamon* (conversion des mélanines noires en mélanines brunes) et facteur foncé (épaisseur de la couche nuageuse diminuée de moitié). La lumière est absorbée par les mélanines devenues brunes de la médulla et par les psittacines du cortex. Elle est faiblement réfractée par la couche nuageuse. La couleur obtenue est jaune-brun.

c. Cinnamon gris-vert
(figure 34)

- *Définition*

La couleur *cinnamon* gris-vert ressemble fortement à la couleur *cinnamon* facteur foncé, la seule différence étant que la coloration structurale verte est cette fois supprimée et non juste diminuée. Cela fait d'autant plus ressortir les psittacines.

- *Phénotype obtenu*

Les oiseaux mutés sont également jaunes-bruns.

- *Appellation*

La couleur *cinnamon* gris-vert est souvent appelée moutarde, de part la teinte obtenue, ce qui est une source de confusions potentielles avec la mutation précédente, *cinnamon* facteur foncé.

- *Quelques exemples*

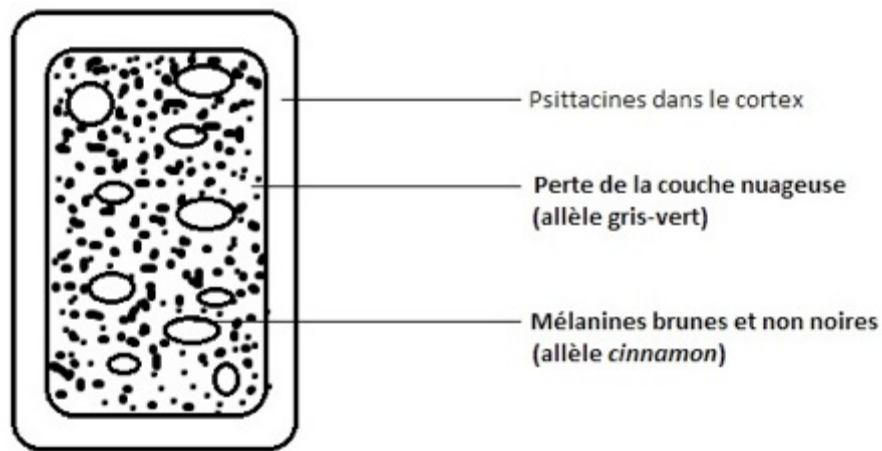
La mutation *cinnamon* gris-vert se trouve notamment chez la Perruche ondulée.

d. Jaune doré

- *Définition*

La couleur jaune doré (*golden yellow*) est en fait la combinaison des mutations *cinnamon* et *lime* (ou platine, dans sa forme plus claire) : diminution de la concentration en mélanines dans les plumes (*lime* ou platine) et conversion de ces pigments noirs en mélanines brunes (*cinnamon*).

Figure 34 - Coupe de barbe d'un oiseau moutarde (*cinnamon* gris-vert)
d'après MARTIN, 2002



Le phénotype moutarde est ici la combinaison des mutations *cinnamon* (conversion des mélanines noires en mélanines brunes) et gris-vert (perte de la couche nuageuse, située sous le cortex). La lumière est absorbée par les mélanines devenues brunes de la médulla et par les psittacines du cortex. Elle n'est pas réfractée par la couche nuageuse, absente. La couleur obtenue est jaune-brun.

- *Quelques exemples*

La couleur jaune doré se retrouve dans plusieurs espèces. Elle a d'abord été décrite chez la Perruche splendide. Nous pouvons la voir également chez la Perruche calopsitte (combinaison des mutations *cinnamon* et platine), chez la Perruche à croupion rouge (combinaison de la mutation *cinnamon* aussi bien avec la mutation *lime* que la mutation platine), la Perruche ondulée (association des mutations *lime* et *cinnamon*, encore appelée corps clair), l'Inséparable Roséicollis et la Perruche à collier (chez qui *lime* est appelé ailes en dentelles ou *lacewing*, en anglais).

e. Jaune doré bleu

- *Définition*

La couleur jaune doré bleu rassemble les caractéristiques des mutations bleue et jaune doré : en plus de la diminution de la concentration en mélanines brunes (*cinnamon lime* ou *cinnamon platine*), elle supprime les psittacines (bleu).

- *Phénotype obtenu*

L'oiseau muté est un animal blanc dont le plumage est parsemé de reflets brun crème.

- *Appellation*

Terry Martin a proposé d'appeler cette couleur *lime* ivoire : selon lui, cette couleur est la version *lime* de la mutation ivoire. (MARTIN, 2002)

- *Quelques exemples*

La couleur jaune doré bleu est décrite chez la Perruche splendide.

f. Ailes en dentelles
(figure 35)

- *Définition*

Le phénotype ailes en dentelles (*lacewing*) est un peu particulier : il est la combinaison des mutations *cinnamon* (conversion de la mélanine noire en mélanine brune) et *lutino* (suppression des mélanines).

- *Phénotype obtenu*

De part sa définition, les oiseaux mutés devraient avoir un phénotype identique à celui des oiseaux *lutino*, puisqu'a priori la suppression des mélanines doit annuler les effets de la mutation *cinnamon*. Toutefois, les perruches ondulées obtenues présentent des ombres brunes à l'emplacement des marques sur les ailes (marquage noir dans le phénotype sauvage).

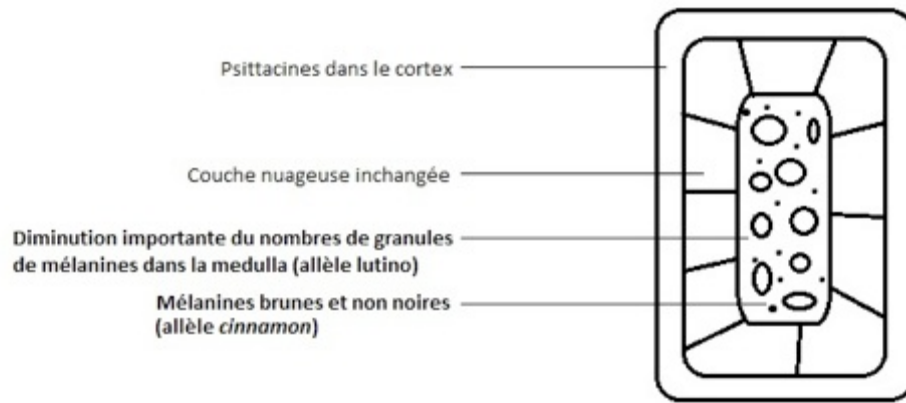
- *Appellation*

La couleur ailes en dentelles devrait plutôt être appelée *cinnamon* *lutino*.

- *Quelques exemples*

La couleur ailes en dentelles a surtout été étudiée chez la Perruche ondulée. Elle semblerait exister aussi chez la Perruche omnicolore.

Figure 35 - Coupe de barbe d'un oiseau ailes en dentelles (*cinnamon lutino*)
d'après MARTIN, 2002



Le phénotype ailes en dentelles est la combinaison des mutations *cinnamon* (conversion des mélanines noires en mélanines brunes) et *lutino* (suppression presque totale des mélanines de la medulla). La lumière est faiblement absorbée par les mélanines brunes présentes sous forme de traces dans la medulla et par les psittacines du cortex. Elle est également réfractée par la couche nuageuse. La couleur obtenue est très semblable à la couleur *lutino*, mais avec des ombres brunes.

4. Combinaisons avec l'allèle opaline

a. Bleu opaline

- Définition

La couleur bleu opaline combine la suppression des psittacines (bleu) avec une répartition modifiée des pigments dans le plumage (opaline). Dans ce cas, les mélanines régressent au profit des psittacines.

- Phénotype obtenu

Comme dans la mutation opaline, le phénotype est variable selon les espèces. Dans tous les cas, la base des plumes est blanche et les mâles conservent leurs stries noires sur les ailes. La suppression des psittacines fait ressortir la coloration structurale sur le reste du plumage, souvent blanc.

- Appellation

Chez la Perruche calopsitte, les oiseaux bleus opaline sont souvent appelés perlés à tête blanche (*whiteface pearl*).

- Quelques exemples

La couleur bleu opaline se retrouve chez la Perruche ondulée, la Perruche calopsitte et la Perruche à croupion rouge.

b. Lutino opaline

- Définition

La combinaison entre les mutations lutino et opaline permet à la fois la suppression des mélanines (lutino) et une extension plus importante des psittacines sur le plumage (opaline).

- *Phénotype obtenu*

Par sa nature, la mutation opaline est responsable d'une grande variabilité dans les phénotypes entre les différentes espèces. Son association avec la mutation lutino n'est pas toujours facile à détecter. C'est le cas, par exemple, chez la Perruche ondulée. En revanche, l'agrandissement des aires de distribution des psittacines est mise en valeur par la suppression des mélanines. Sans ces derniers pigments, les oiseaux ne présentent plus de coloration structurale, ce qui rend les couleurs jaune à rouge plus évidentes et plus lumineuses. Il convient de noter que les stries alaires et la couleur de fond blanche caractéristiques de la mutation opaline ne sont plus visibles, ou alors uniquement pour un œil bien exercé. En effet, la couleur blanche se retrouve dans tous les cas par le biais de la mutation lutino et le contraste avec le marquage des ailes est diminué par la suppression des mélanines.

- *Appellation*

Elle est souvent qualifiée de rubino.

- *Quelques exemples*

La couleur lutino opaline se retrouve au moins chez la Perruche calopsitte, la Perruche à croupion rouge, la Perruche omnicolore et la Perruche de Bourke.

c. *Fallow opaline*

- *Définition*

Dans ce phénotype, l'allèle opaline présente toutes ses caractéristiques classiques (voir supra). L'allèle *fallow* transforme la mélanine noire en un pigment brun clair.

- *Phénotype obtenu*

L'association des mutations opaline et *fallow* permet d'obtenir des oiseaux dont la couleur opaline est beaucoup plus claire. En outre, ils possèdent tous des yeux rouges.

- *Appellation*

Chez la Perruche de Bourke, en Australie, la couleur est plus connue sous le nom de rose (*pink*).

- *Quelques exemples*

La couleur a été trouvée chez la Perruche ondulée et la Perruche de Bourke. Elle existe probablement ou va apparaître chez la Perruche turquoisine, la Perruche calopsitte et la Perruche à croupion rouge.

d. Parbleu opaline

- *Définition*

La couleur parbleu opaline combine une expression partielle des psittacines avec l'augmentation de leur aire de répartition.

- *Appellation*

Chez la Perruche ondulée, la couleur est également appelée opaline à tête jaune (*yellowface opaline*). Chez la Perruche calopsitte, c'est le terme perlée à tête pâle ou perlée à face pâle (*pastelface pearl*) qui est le plus utilisé.

- *Quelques exemples*

Nous retrouvons la couleur parbleu opaline principalement chez trois espèces : la Perruche ondulée, la Perruche calopsitte et la Perruche à croupion rouge.

e. Ivoire opaline

- Définition

Dans cette couleur, se combinent les mutations opaline, *cinnamon* et bleue. Les oiseaux mutés ont donc une répartition différente de leurs pigments (opaline), des mélanines noires devenues brunes (*cinnamon*) et une suppression totale de leurs psittacines (bleu).

- Appellation

La couleur ivoire opaline est également appelée *cinnamon* bleu opaline.

- Quelques exemples

La couleur *cinnamon* bleu opaline existe chez la Perruche à croupion rouge, la Perruche calopsitte et la Perruche ondulée.

f. Cinnamon lutino opaline

- Définition

Cette couleur soulève de nombreuses interrogations : outre l'effet de la mutation opaline, elle conduit à une transformation des eumélanines en pigments bruns, tout en les supprimant.

- Appellation

Cette couleur est également désignée par le terme de opaline ailes en dentelles (*lacewing opaline*), ou même ailes en dentelles opaline jaune.

- Quelques exemples

On peut au moins trouver cette couleur chez la Perruche calopsitte.

g. *Cinnamon* albinos opaline

- Définition

La couleur *cinnamon* albinos opaline résulte de la suppression à la fois des mélanines et des psittacines. La mutation opaline joue toujours de la même façon sur la répartition des pigments dans le plumage.

- Phénotype obtenu

Selon toute logique, les oiseaux mutés ne devraient pas être distinguables des albinos. Mais il est étonnant de noter qu'il est malgré tout possible de discerner des ombres de couleur crème dans le plumage blanc.

- Appellation

Son nom exact est en réalité *cinnamon* bleu lutinos opaline, parfois appelée ailes en dentelles opaline blanche.

- Quelques exemples

Cette couleur n'est a priori présente que chez la Perruche calopsitte et la Perruche ondulée.

h. Opaline argentée

- Définition

La couleur opaline argentée résulte d'une dilution des mélanines (dilué), d'une suppression des psittacines (bleu) et d'une modification de la répartition de ces deux pigments (opaline).

- *Phénotype obtenu*

Les oiseaux mutés présentent une couleur argentée d'autant mieux visible qu'ils ne possèdent plus de pigments jaunes.

- *Appellation*

Cette couleur est encore désignée sous le terme d'opaline bleu dilué. Chez la Perruche calopsitte, il s'agit de la couleur perlé argenté à face blanche (*silver whiteface pearl*).

- *Quelques exemples*

La couleur opaline argenté est présente chez la Perruche calopsitte, la Perruche ondulée et la Perruche à croupion rouge.

i. Fauve opaline

- *Définition*

La couleur fauve opaline (*fawn opaline*) résulte de l'élimination simultanée des psittacines (bleu) et de la coloration structurale (gris-vert). Elle convertit l'eumélanine noire en eumélanine brune (*cinnamon*) et modifie la répartition des mélanines et des psittacines (opaline).

- *Appellation*

Le véritable nom de cette couleur est *cinnamon* gris-vert bleu opaline. Elle est également appelée *cinnamon* perlé à tête blanche (*cinnamon whiteface pearl*) chez la Perruche calopsitte (où la mutation grise est présente dans le phénotype sauvage).

- *Quelques exemples*

Cette couleur fauve opaline est présente chez la Perruche calopsitte, la Perruche ondulée et la Perruche à croupion rouge.

5. Combinaisons avec l'allèle dilué

a. Facteur foncé dilué

- Définition

Le phénotype facteur foncé dilué résulte de la dilution des mélanines (dilué) ainsi que de la diminution de la coloration structurale (facteur foncé).

- Phénotype obtenu

L'association des mutations facteur foncé et diluée a tendance à renforcer les couleurs bleue et verte. Mais elle rend parfois le jaune moins pur par ajout de nuances vertes.

- Appellation

Là encore, il existe une coloration intermédiaire pour les oiseaux hétérozygotes pour l'allèle facteur foncé. Ce sont les oiseaux appelés dilution foncée (*dark dilute*). Chez eux, la coloration structurale est diminuée d'environ un quart et non de moitié (pour schématiser grossièrement).

- Quelques exemples

La couleur se retrouve notamment chez la Perruche ondulée, l'Inséparable roséicollis et surtout la Perruche turquoisine. Chez cette dernière, la couleur fait particulièrement bien ressortir les régions bleues du plumage.

b. Mauve dilué et cobalt dilué

- Définition

Les couleurs mauve dilué et cobalt dilué font chacune intervenir trois loci différents avec les allèles dilué, bleu et facteur foncé. Ainsi, les mélanines sont diluées (dilué)

et les psittacines supprimées (bleu), ce qui a tendance à éclaircir la coloration finale, tandis que la coloration structurale est également diminuée pour rendre le phénotype plus foncé (facteur foncé).

- *Phénotype obtenu*

Le phénotype obtenu dépend beaucoup de l'espèce considérée. Les effets des loci *facteur foncé* et *diluée* vont plutôt s'annuler, même si leur mécanisme d'action est totalement différent. L'oiseau muté pourra donc se rapprocher du phénotype sauvage.

- *Appellation*

Les dénominations cobalt et mauve font référence à un phénotype plus ou moins foncé. Leur application dépend en fait de l'importance de la coloration structurale dans le phénotype sauvage. Enfin, le terme dilué est souvent remplacé par le mot jaune.

- *Quelques exemples*

Ces couleurs existent notamment chez la Perruche turquoise et la Perruche ondulée.

c. Cinnamon dilué

- *Définition*

L'association des mutations *cinnamon* et dilué permet à la fois de transformer les mélanines noires en pigments bruns (*cinnamon*) et d'en diminuer la concentration dans les plumes (dilué).

- *Phénotype obtenu*

Les oiseaux *cinnamons* dilués présentent un plumage d'un jaune encore plus clair.

- *Appellation*

Le terme *cinnamon* jaune est régulièrement utilisé comme synonyme pour *cinnamon* dilué.

- *Quelques exemples*

La mutation *cinnamon* dilué se retrouve à ce jour surtout dans deux espèces : la Perruche ondulée (c'est souvent le jaune de concours) et la Perruche turquoisine.

d. *Cinnamon* dilution foncée

- *Définition*

La couleur *cinnamon* dilution foncée consiste en une conversion des mélanines noires en mélanines brunes (*cinnamon*), accompagnée d'une diminution de la coloration structurale (facteur foncé) et des mélanines (dilué). C'est donc l'association des mutations diluée, *cinnamon* et facteur foncé, cette dernière étant présente sous une forme hétérozygote.

- *Phénotype obtenu*

Le phénotype est semblable à celui des oiseaux à dilution foncée, la coloration obtenue est plutôt brune, probablement en éliminant les nuances vertes du plumage.

- *Quelques exemples*

Cette couleur se retrouve notamment chez la Perruche ondulée, l'Inséparable rosécollis et la Perruche turquoisine.

6. Combinaisons avec les allèles pies

a. Pie vert foncé

- Définition

La couleur pie vert foncé associe une diminution de l'aire de répartition des mélanines (pie) avec une diminution de la coloration structurale (facteur foncé sous forme hétérozygote). Les mutations pies dominante et récessive sont concernées de la même façon.

- Phénotype obtenu

La couleur accentue le contraste entre les panachures et les régions non panachées.

- Appellation

Le terme vert foncé désigne un état homozygote pour l'allèle facteur foncé. La véritable appellation de la couleur est donc pie facteur foncé simple facteur.

- Quelques exemples

Cette couleur se retrouve au moins chez la Perruche ondulée.

b. Pie facteur foncé

- Définition

La couleur pie facteur foncé produit le même effet que la couleur pie vert foncé. Elle a juste une action plus importante. Les mutations pies dominante et récessive sont concernées de la même façon.

- *Phénotype obtenu*

La couleur accentue le contraste entre les panachures et les régions non panachées.

- *Appellation*

La véritable appellation de la couleur est pie facteur foncé double facteur.

- *Quelques exemples*

Cette mutation se retrouve chez la Perruche ondulée.

7. Combinaisons avec l'allèle mélanistique

a. *Cinnamon* mélanistique

- *Définition*

Cette couleur fait interagir deux loci complémentaires : le premier augmente l'aire de répartition des mélanines dans le plumage (mélanistique) et le second transforme la mélanine noire en pigment brun foncé (*cinnamon*).

- *Phénotype obtenu*

Les oiseaux obtenus sont globalement plus foncés car les pigments bruns foncés ont colonisé une surface plus grande.

- *Appellation*

Cette couleur est encore appelée *cinnamon* noir (*cinnamon black*).

- *Quelques exemples*

La Perruche ondulée et la Perruche omnicolore sont toutes deux porteuses de cette couleur.

b. Gris-vert mélanistique

- *Définition*

La couleur gris-vert mélanistique permet à la fois une suppression de la coloration structurale (gris-vert) et une extension des régions exprimant les mélanines (mélanistique).

- *Phénotype obtenu*

Chez la Perruche ondulée, les oiseaux mutés ont une couleur globalement plus foncée que pour les individus simplement gris-vert. En outre, ils possèdent une extension des ondulations noires sur l'ensemble de la face.

Chez le Loricet à tête bleue, la couleur reste caractéristique de la mutation gris-vert et s'accompagne toujours de l'extension des zones d'expression des mélanines.

- *Quelques exemples*

La couleur gris-vert mélanistique est présente chez la Perruche ondulée et le Loricet à tête bleue.

VII. ÉTAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LES LOCI DE COLORATION CHEZ LES PSITTACIFORMES

1. Éléments sur la nomenclature des gènes et des allèles

Tout comme la dénomination des mutations, la nomenclature des gènes et des allèles a fait couler beaucoup d'encre : chaque auteur propose une version différente de celle des autres. Le résultat en est un foisonnement de symboles et d'appellations dans lequel il est très difficile de se retrouver. Quelques très (trop) rares efforts de standardisation ont bien eu lieu, mais sans concertation entre les parties intéressées, si bien que le résultat est très décevant.

Nous rappellerons ici quelques règles élémentaires de la nomenclature génétique s'appliquant aux eucaryotes. Un allèle sauvage est indiqué à l'aide d'un « + ». Un allèle dit « a » lié au sexe est noté Z_a ou W_a , selon qu'il est situé sur le chromosome Z ou W. Un allèle dominant est écrit en majuscules (par exemple A), tandis qu'un allèle récessif est en minuscules (a). Le phénotype de l'animal est noté entre crochets : [A]. Un génotype, lui, est représenté par la succession de ses allèles, éventuellement séparés par une barre, et en italique : AA ou A/A pour un homozygote pour l'allèle A. Ces règles sont valables quelles que soient les espèces concernées. Elles sont communément acceptées par la majorité du monde scientifique. Une fois ces bases posées, nous pouvons voir plus en détail la nomenclature des allèles de coloration.

Il existe actuellement trois grandes tendances dans l'attribution de symboles aux loci. La première consiste à trouver un sigle qui rappelle clairement le nom de la mutation. L'avantage certain de cette méthode est que le symbole est relativement transparent, donc compréhensible par tous. Cela évite bien des malentendus. Mais, en contrepartie, cela suppose que la mutation soit désignée par un terme unique et universel, ce qui est loin d'être le cas. La deuxième est plus rigoureuse sur le plan scientifique. Elle attribue en effet un symbole en rapport avec la fonction réelle du gène et notamment son site d'action. C'est le cas par exemple pour le locus dilué, souvent symbolisée « m » en Europe puisqu'il joue sur les mélanines. Cela constitue certes un mode de notation très tentant, mais il nous faut admettre que l'état actuel de nos connaissances sur la génétique des Psittaciformes ne nous permet pas de disposer d'informations aussi précises sur le mode d'action des différents gènes. Elle n'est donc pas à exclure définitivement, mais je pense qu'actuellement elle ne constitue pas une solution valable. Enfin, la troisième tendance s'inspire des connaissances acquises dans les autres

espèces, principalement chez la Poule, le Chien et le Chat. Là encore, ce n'est pas une méthode satisfaisante à mes yeux : le parallèle systématique avec les autres oiseaux et, à plus forte raison, avec les mammifères est difficile à faire. Il peut se justifier en théorie pour tout ce qui touche aux eumélanines car ce sont des pigments bien conservés dans le règne animal. Il est donc logique de penser que leur synthèse et leur mode d'action varie peu d'un groupe à l'autre. En revanche, les psittacines sont des pigments totalement inconnus chez les mammifères et dont la production diffère grandement de celle des caroténoïdes des autres oiseaux. Toutes les mutations qui les concernent seront donc propres aux Psittaciformes. Enfin, pour ce qui est de la coloration structurale, il est très difficile, voire impossible de comparer avec les mammifères puisqu'eux ne possèdent que le blanc. En outre, la structure des poils et des plumes est trop différente pour appliquer les connaissances acquises chez les mammifères aux perroquets, de façon systématique.

Pour le présent, c'est la première méthode de nomenclature que je retiendrai. Par souci de standardisation, le mieux est encore d'utiliser l'abréviation des noms anglais puisqu'elle est actuellement la langue internationale, notamment dans les disciplines scientifiques.

2. Locus *ino* lié au sexe

- Description

C'est un des loci les plus reconnus pour la synthèse de pigments, autant chez les Psittaciformes que chez les autres espèces. L'allèle mutant est récessif lié au sexe (*figure 36*). Sous forme homozygote, il bloque la synthèse des mélanines (*figure 37*). Chez les oiseaux dont la couleur de base est jaune, les individus mutés sont appelés lutinos. Si tel n'est pas le cas, mais qu'ils sont naturellement blancs, l'action des allèles inos produit des individus albinos. Chez les mammifères, seuls les albinos existent car leurs pigments jaunes ne sont pas indépendants des mélanines. Il s'agit pour eux des phaeomélanines, notamment responsables des couleurs sable et fauve.

D'autres allèles existent pour ce locus, chacun avec un effet partiel. Ils permettent la synthèse d'une quantité de mélanines inférieure à celle rencontrée dans le phénotype sauvage. En théorie, tous les degrés sont possibles. Ceci posé, il est tout à fait envisageable que certains oiseaux que nous reconnaissons pour lutinos soient en réalité des individus chez lesquels la quantité de mélanines est très faiblement diminuée par rapport au phénotype sauvage. De nombreux noms ont été donnés aux allèles dont l'effet est intermédiaire : ailes en

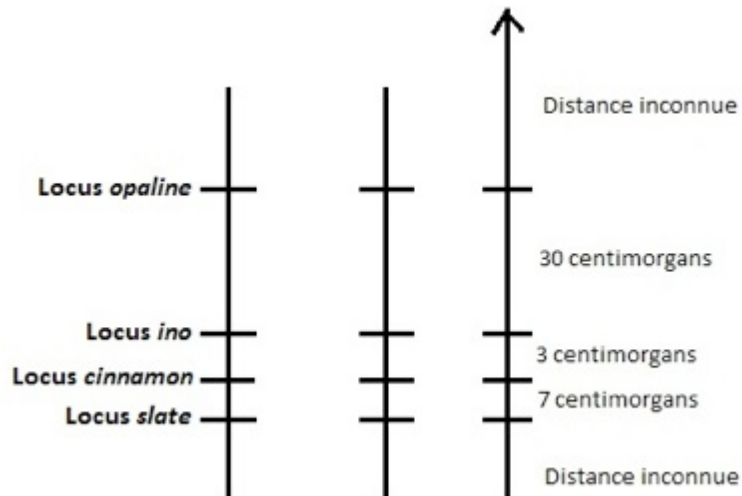
dentelles chez la Perruche à collier, isabelle chez les Perruches splendide et à croupion rouge, corps clair chez la Perruche ondulée, jaune chez la Perruche à croupion rouge, cinnamon chez l'Inséparable roséicollis et platine chez la Perruches à croupion rouge. Le terme ailes en dentelles est en l'occurrence totalement inapproprié : il devrait uniquement désigner la combinaison des mutations lutino et *cinnamon*. Isabelle est une appellation délicate et qui peut prêter à confusion : elle se rapporte en effet à une mutation qui permet uniquement la synthèse de la phaeomélanine, chose impossible chez les Psittaciformes puisqu'ils n'en possèdent pas.

Platine est déjà utilisé pour désigner la mutation argenté dominant à tête blanche chez la Perruche calopsitte dans de nombreux pays (combinaison des mutations bleue et diluée dominant). Corps clair est un terme propre à une espèce. Il est, par conséquent, difficile à appliquer à l'ensemble du groupe. Enfin, les appellations jaune et cinnamon désignent des mutations complètement différentes et ne doivent donc pas être employées hors de cette occurrence. Selon Terry Martin, le terme *lime* devrait désigner les allèles intermédiaires en présence de couleur structurale verte, platine étant employé en l'absence de vert. Toujours selon lui, ces deux allèles existent chez la Perruche à croupion rouge. (MARTIN, 2002)

- Rôle

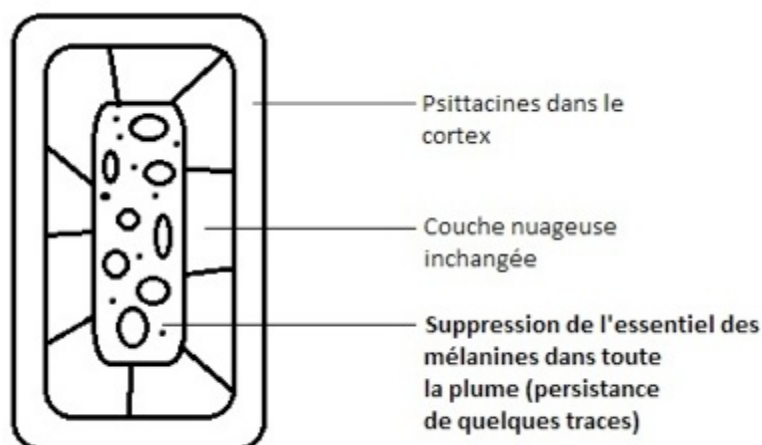
Pour pouvoir ainsi supprimer totalement toutes les mélanines, le locus *ino* doit agir à un stade précoce de leur synthèse. Les allèles sauvages codent probablement pour un des précurseurs d'enzyme indispensable aux premières étapes de la chaîne de réaction. Mais il faut garder à l'esprit que les mélanines jouent de multiples rôles dans l'organisme, indépendamment de la pigmentation corporelle, si bien qu'un individu qui en est totalement dépourvu ne peut vivre normalement. Cela nous porte à croire que même les individus lutinos peuvent synthétiser une quantité infime de pigments noirs, peut-être par une voie mineure.

Figure 36 - Positionnement sur le chromosome Z de quatre loci d'intérêt dans l'étude des couleurs
d'après MARTIN, 2002



Sur ce schéma, les barres de gauche représentent les deux chromosomes Z. Sont positionnés dessus quatre loci : *opaline*, *ino*, *cinnamon* et *slate*. Tout à droite, les valeurs notées correspondent aux distances génétiques entre les différents loci : elles sont calculées à partir du pourcentage de gamètes de type recombinant obtenus lors de la méiose (cf 1ère partie I-4.c)

Figure 37 - Effet des loci *ino* et *ino* non lié au sexe (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



Les loci *ino* et *ino* non lié au sexe suppriment l'essentiel des mélanines dans la medulla. Les psittacines du cortex et la couche nuageuse sont inchangées.

- Différents allèles connus

Les allèles connus sont donc les suivants :

Z INO⁺, allèle sauvage : toutes espèces

Z ino^l, allèle *lime* : Perruche à collier, Perruche splendide, Perruche à croupion rouge, Inséparable roséicollis

Z ino^{pl}, allèle platine : Perruche à croupion rouge

Z ino^{cb}, allèle corps clair : Perruche ondulée (mais ce n'est peut-être qu'un allèle *lime*)

Z ino, allèle lutino ou ino : toutes espèces

Tous les allèles intermédiaires sont co-dominants avec l'allèle ino. Ainsi, le phénotype hétérozygote est à mi-chemin entre celui des deux allèles sous forme homozygote. Cela peut être source de confusion : les individus en question peuvent être pris pour le résultat d'autres allèles intermédiaires à l'état homozygote. La seule exception reste l'allèle corps clair. La séquence est la suivante : Z INO > Z ino^{cb} > Z ino.

L'existence de la mutation *lime* est en attente de confirmation dans d'autres espèces comme la Perruche moine et la Perruche de Latham.

3. Locus *ino* autosomique

- Description

De nombreuses espèces possèdent cet allèle autosomique récessif. Il donne le même phénotype que l'allèle lutino (*figure 37*), mais en diffère par le locus de son gène. Les anglophones le désignent par le terme *NSL ino*, soit *non sex-linked ino*. Il est également appelé lutino récessif par de nombreux éleveurs. Le locus *ino* autosomique est à faible distance génétique du locus *dilué*.

Plusieurs phénotypes ont été rapportés pour cet allèle : bouton d'or chez la Perruche à collier, *fallow* chez la Perruche ondulée. Il semblerait ainsi que de nombreux allèles participent aux phénotypes *fallow* et dilué. Mais il nous reste encore beaucoup à apprendre sur ce sujet.

La nomenclature pose problème pour la Perruche princesse de Galles : du fait de sa discrète coloration verte, de nombreux éleveurs lui refusent l'appellation lutino. Il est possible que dans ce cas ce ne soit pas la mutation lutino, mais la mutation *lime*. Il peut également s'agir d'un autre allèle du locus *ino* autosomique. Dans tous les cas, lui attribuer le terme de jaune n'est pas une solution satisfaisante puisque cela désignerait une mutation totalement différente.

- Rôle

Le locus *ino* autosomique intervient dans la synthèse des mélanines. Les allèles mutés empêchent cette synthèse de se faire correctement.

- Différents allèles connus

Voici les différents allèles connus :

A⁺, allèle sauvage

a¹, allèle NSL *lime* ou *lime* autosomique : inséparables aux yeux cerclés de blanc (Inséparables masqué, de Lilian, de Fischer et à joues noires), peut-être également Perruche princesse de Galles

a, allèle NSL *ino* ou *ino* autosomique : inséparables aux yeux cerclés de blanc, Perruche élégante et Perruche-moineau céleste

Dans le groupe des inséparables dont le pourtour de l'œil est blanc, ce locus aurait un second allèle, appelé *lime* en Australie. Il s'agit également d'une forme intermédiaire entre les phénotypes sauvage et homozygote *ino/ino*. Entre eux, les différents allèles sont co-dominants. Seul l'allèle sauvage est dominant sur l'ensemble des allèles mutés.

Le symbole A n'est certes pas transparent. Mais son utilisation est déjà bien répandue et semble faire consensus. Elle désigne en réalité *autosomal albinism*, c'est-à-dire l'albinisme autosomique.

4. Locus *cinnamon*

- Description

C'est peut-être le locus de couleur le plus largement partagé parmi les oiseaux. L'allèle mutant est récessif lié au sexe. Chez les Psittaciformes dont la couleur de base du plumage est le jaune, le phénotype muté est connu sous le nom de *cinnamon*. Mais chez certaines espèces, la couleur de fond est le blanc. Les individus mutés sont alors appelés fauves (*fawn*) ou ivoires (*ivory*). Malheureusement, nous nous trouvons encore face à une incohérence dans les appellations : de nombreuses personnes persistent à parler d'argenté (*silver*) pour désigner les oiseaux *cinnamon* bleus. Cela porte à confusion.

- Rôle

Sous sa forme homozygote, il empêche la transformation finale de la mélanine brune en mélanine noire. Toute trace de noir ou de gris est donc impossible. (*figure 38*)

- Différents allèles connus

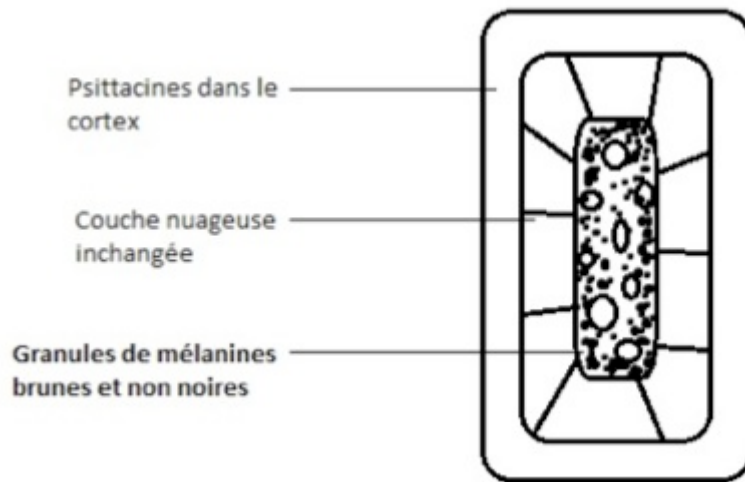
Voici les allèles connus :

Z CIN⁺, allèle sauvage

Z cin, allèle *cinnamon*

À notre connaissance, il n'existe pas d'autres allèles pour ce locus. Cela signifierait que la conversion de la mélanine brune en mélanine noire se fait en une seule étape. Il n'y aurait alors aucune situation intermédiaire possible. Toutefois, chez certaines espèces, les mutants *cinnamons* voient leur couleur varier en intensité et en profondeur. Mais l'intervention de gènes modificateurs pourrait parfaitement expliquer ce phénomène. Il nous est impossible de trancher sans études plus poussées.

Figure 38 - Effet du locus *cinnamon* (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



Le locus *cinnamon* agit sur les eumélanines noires contenues dans la medulla : il les transforme en mélanines brunes. La structure de la barbe (cortex, couche nuageuse, medulla) est inchangé.

5. Locus *dilué* (jaune)

- Description

Le locus *dilué* est largement réparti parmi les Psittaciformes. Les oiseaux mutés sont presque totalement jaunes. Ils présentent toutefois une légère suffusion verte et conservent des yeux foncés. Ils sont donc encore capables de synthétiser les mélanines mais ne peuvent la déposer en quantité suffisante dans les plumes. (figure 39)

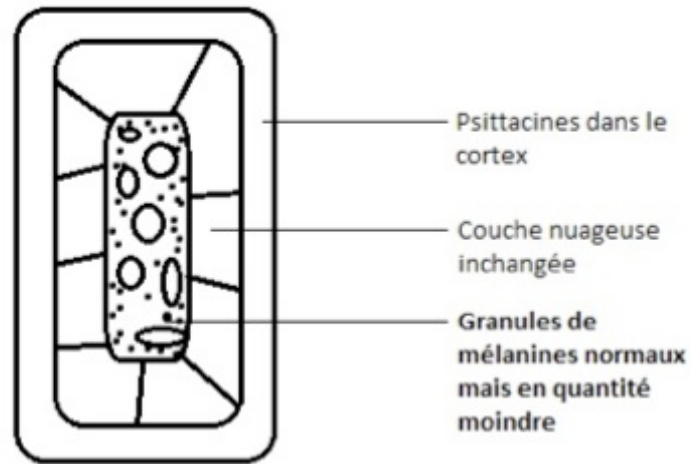
Les belges et les hollandais distinguent les allèles plus foncés de ceux responsables d'une coloration plus claire. Les premiers sont qualifiés de suffusion et les seconds de pastel. Enfin, la combinaison des allèles plus foncés avec l'allèle bleu et/ou l'allèle gris donne des individus argentés.

Chez les espèces où il existe plus d'un locus *dilué*, il serait nécessaire de donner des noms différents aux autres loci. La difficulté est de savoir quels allèles se rattachent à l'équivalent du locus *dilué* de la Perruche ondulée. Chez cette dernière, nous connaissons trois allèles pour le même locus. Ils correspondent tous à des concentrations de mélanines différentes dans la plume. Ainsi, l'allèle ailes grises permet une réduction de 50% des mélanines. En cela, il suit la définition de la mutation pastel. Pour sa part, l'allèle dilué diminue la concentration en mélanines de 80 à 90%. Il correspond donc à la définition européenne de la mutation suffusion. L'allèle ailes claires est un peu particulier : sous son contrôle, les pigments ne se déposent pas de la même façon dans la plume, avec une concentration normale dans la medulla et presque aucun pigment dans la corticale. Il semblerait donc que le produit d'expression du locus n'agit pas de la même façon selon la région de la plume concernée.

- Rôle

Le locus *dilué* joue un rôle primordial dans le transfert des pigments noirs entre les mélanocytes du follicule plumeux et les cellules des plumes. En fait, les mélanocytes produits sont très souvent déformés : leurs dendrites sont très fortement réduites. Ils ont donc du mal à transférer leurs mélanosomes aux kératinocytes des plumes. Est associé à cela une diminution du nombre total de mélanocytes et une diminution du nombre de mélanosomes par mélanocytes. Tous ces éléments concourent à obtenir une coloration diluée. Finalement, seule la concentration en mélanines sans les barbes change. C'est pourquoi, chez les oiseaux dont le plumage a le jaune pour couleur principale, les individus dilués présentent de faibles traces de vert, tandis que ceux dont la couleur de base est le blanc possèdent des traces de bleu.

Figure 39 - Effet du locus *dilué* (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



Le locus *dilué* diminue la concentration en granules de mélanines dans la medulla, au centre des barbes. Par ailleurs, la structure de la barbe (cortex, couche nuageuse, medulla) est inchangée.

- Différents allèles connus

Nous connaissons de multiples allèles pour ce locus, notamment chez la Perruche ondulée. Le locus est appelé *dil* en Europe, alors qu'il avait longtemps été symbolisé par un *m* (pour mélanines). Mais les anglosaxons continuent à l'associer à la lettre *c*, faisant toujours référence à la mutation *clearwing* (ailes claires), propre à la Perruche ondulée. La première notation est à privilégier puisqu'elle peut être plus facilement appliquée aux autres espèces. Tous les allèles mutés sont autosomiques récessifs.

Voici les allèles connus :

DIL^{+} , allèle sauvage : toutes espèces

dil^{gw} , allèle ailes grises ou *greywing* (Perruche ondulée), pastel ou dilué (autres espèces)

dil^{cw} , allèle ailes claires (*clearwing*) : Perruche ondulée

dil, allèle dilué (Perruche ondulée), allèle suffusion ou jaune (autres espèces)

dil^{gw} et dil^{cw} sont co-dominants chez la Perruche ondulée. L'ordre de dominante est le suivant :

$DIL^{+} > dil^{gw} = dil^{cw} > dil$

6. Locus *faded* (*isabelle*)

- Description

Il existe un groupe de mutants de couleur dilué foncé (*dark dilute*), ou plutôt albinistique foncé (*dark alibinistic*) qui n'appartient pas au locus *dilué*. Ils ont été appelés *cinnamon* récessif. Ce sont en fait de légères dilutions du phénotype sauvage. Ce locus est régulièrement appelé *isabelle*. Mais comme ce terme a été sujet à de nombreuses confusions, Terry Martin lui préfère le nom *faded*, déjà adopté chez la Perruche ondulée. (MARTIN, 2002)

Chez des oiseaux dont la couleur de fond est le blanc, la mutation *faded* donne des individus argentés foncés. Chez la Perruche calopsitte, le résultat de cette combinaison est appelé côte Ouest (*West coast*) ou argenté de l'Australie Ouest (*Western Australia Silver*). Chez la Perruche à croupion rouge, elle est connue sous le nom de *cinnamon* récessif. Enfin, chez la Perruche turquoisine, en Europe, c'est la mutation *isabelle*. Elle est qualifiée de *faded* uniquement chez la Perruche ondulée.

- Rôle

La mutation *faded* permet une légère diminution de la concentration en mélanine noire des plumes, ce qui donne une discrète teinte brune à ces dépôts. La mutation est autosomique récessive. C'est une mutation de la lignée des mutations albinos : elle agit aussi bien sur le plumage que dans les yeux et sur les pattes. Le gène affecte très probablement la synthèse de la mélanine et non sa transmission dans les plumes. Il produit une couleur très discrètement diluée par rapport au phénotype sauvage, si bien qu'il est parfois difficile de le distinguer.

- Différents allèles connus

Voici les différents allèles connus :

FD⁺, allèle sauvage

fd, allèle *faded*

7. Locus dilué dominant

- Description

Les mutations dominantes qui altèrent le dépôt des mélanines dans les plumes sont au nombre de deux : l'argenté dominant de la Perruche calopsitte et le *fallow* ou isabelle de la Perruche à collier. Toutes deux diminuent la concentration en mélanine de façon variable selon les plumes concernées : cette diminution est en effet plus marquée sur les ailes. Chez la Perruche calopsitte, la mutation est autosomique co-dominante : le mutant homozygote est nettement plus clair que le mutant hétérozygote. Elle est simplement autosomique dominante chez la Perruche à collier. Aux États Unis, elle a même été appelée *cinnamon* dominant. Il est clair que ces mutations ne correspondent pas au même locus. Elles ont été regroupées pour des questions de facilité.

Nous ne savons actuellement pas les liens entre cette mutation et la mutation diluée récessive. Certains avancent l'hypothèse selon laquelle les deux sont allèles du même gène.

Un autre problème émerge de la comparaison avec d'autres espèces : chez le Diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*), cette mutation diluée dominante est connue pour être semi-

dominante et létale sous sa forme homozygote. Si elle correspond bien à la mutation de la Perruche à collier, existe-t'il des homozygotes mutés chez le perroquet ? Il reste encore beaucoup d'interrogations pour cette mutation.

- *Rôle*

La mutation diluée dominante de la Perruche à collier donne certains résultats déconcertants quand elle est combinée avec d'autres mutations. C'est le cas notamment avec la mutation *cinnamon*. En effet, les individus mutants à la fois pour ces deux loci ont perdu la couleur rouge des yeux caractéristique des individus *cinnamons*. Cela n'est visible que pour les poussins mais cela suffit pour soulever la question des interactions entre ces loci.

- *Différents allèles connus*

Voici les différents allèles connus :

dd⁺, allèle sauvage

DD, allèle dilué dominant

8. Locus *fallow*

- *Description*

La mutation *fallow* se caractérise par la production de mélanine brune et non plus noire et par la possession d'yeux rouges. Les oiseaux mutants sont donc jaune-vert et les régions où les mélanines étaient visibles sont brunes. L'allèle muté est à transmission autosomique récessive. En réalité, les mélanines noires peuvent prendre différentes teintes après mutation, l'effet de cette mutation n'étant pas le même selon les espèces. Certains auteurs pensent même qu'il pourrait y avoir plus de quatre loci à l'origine de phénotypes approchant celui de la mutation *fallow*. Il a même été proposé une nomenclature qui prend en compte ces différentes nuances : cendré, brun foncé, bronze, pâle.

Certaines incorrections dans les appellations restent encore en vigueur. Ainsi, les mutations bouton d'or, crème et jaune (ces deux dernières chez la Perruche de Bourke) sont

bien des mutations du locus *fallow*. En revanche, le nom *fallow* est employé de façon inadéquate chez la Conure à joues vertes : ce serait plutôt un allèle *lime*, du groupe des inos car c'est un allèle lié au sexe.

- Rôle

Une mutation est attribuée au groupe *fallow* quand elle est à transmission autosomique récessive et qu'elle intervient dans le métabolisme des mélanines : modification qualitative des granules mélaniques en couleur, taille ou épaisseur (*figure 40*). Ces transformations interviennent aussi bien dans le plumage que sur le reste du corps.

Un autre point du phénotype peut être altéré par les mutations du groupe *fallow* : il s'agit de l'anneau blanc de l'iris qui peut être conservé ou supprimé. Ce phénomène est particulièrement remarqué chez la Perruche ondulée. Dans cette espèce, les mutants *fallow* bruns foncés (appelés encore *english fallow*) ont perdu cet anneau, tandis que les mutants *fallow* bronze (ou *german fallow*) le possèdent toujours. Nous retrouvons cette particularité chez la Perruche à collier. Les oiseaux appelés *cinnamons* récessifs arborent en effet un anneau irien blanc. Ils correspondent parfaitement à la définition de la mutation *fallow* bronze. A l'opposé, les individus mutés bouton d'or ou tête jaune ne l'expriment plus. Ils sont donc reliés au groupe des *fallow* bruns foncés ou éventuellement au groupe des *fallow* cendrés.

- Différents allèles connus

Voici les différents allèles connus :

F⁺, allèle sauvage

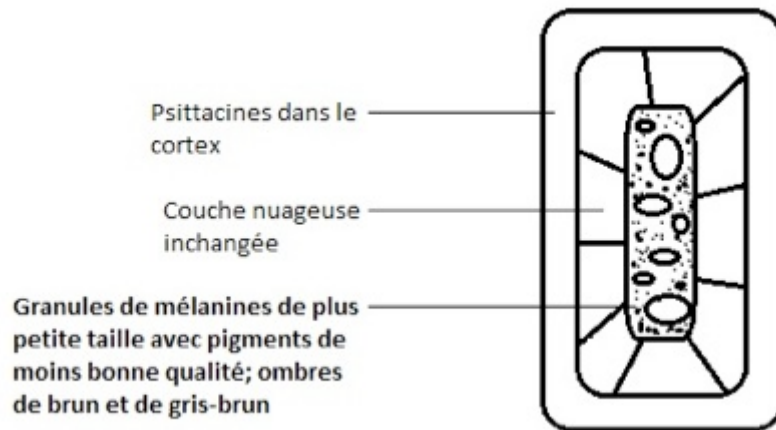
f^a, allèle *fallow* cendré

f^d, allèle *fallow* brun foncé

f^{br}, allèle *fallow* bronze

f^p, allèle *fallow* pale

Figure 40 - Effet du locus *fallow* (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



Le locus *fallow* modifie la taille des granules de mélanines dans la medulla, au centre des barbes : ils sont plus petits que dans le phénotype sauvage. Il donne également des pigments de moindre qualité. Par ailleurs, la structure de la barbe (cortex, couche nuageuse, medulla) est inchangée. Le locus *fallow* est donc responsable de l'apparition d'ombres de brun et de gris-brun dans les plumes.

Chez la Perruche ondulée, il existe très probablement plusieurs loci pour ce même phénotype *fallow*. Chez les autres espèces, Inte Onsmann a émis l'hypothèse selon laquelle un des allèles rattaché au groupe *fallow* dépend en réalité du groupe des inos récessifs. Cette théorie a été testée chez la Perruche-moineau pour laquelle elle s'est avérée erronée par rapport à la mutation ino non liée au sexe. En revanche, la même expérience chez la Perruche calopsitte a montré que les mutations ino non lié au sexe et *fallow* bronze sont des allèles du même gène. (ONSMAN, 2007)

9. Locus *bleu*

- Description

Chez la Perruche ondulée, la classification n'est pas encore très claire. Elle posséderait deux allèles bleus différents qui donneraient le phénotype parbleu en se combinant. La forme la plus universellement reconnue du locus *bleu* ne serait pas celle retrouvée chez la Perruche à collier, la Perruche calopsitte, la Perruche splendide et probablement d'autres espèces de perruches. Chez ces espèces, il s'agit du locus appelé le plus souvent *yellowface mutant 1* (symbolisé b^{yfm1}).

Peter Bergman, cité par MARTIN (2002), a avancé une théorie pour tenter d'expliquer le fonctionnement des différents allèles des perruches ondulées. Le locus *bleu* serait muté en différents points de sa séquence ADN. Chaque allèle obtenu permet d'obtenir une protéine dont la structure tridimensionnelle est légèrement modifiée. La combinaison de deux protéines différentes chez les hétérozygotes permet d'accomplir la fonction en question de façon plus performante que si chaque protéine agissait seule. Il s'agit ici du phénomène de complémentation. Les deux allèles parbleus de la Perruche ondulée, symbolisés b^{gf} et b^{yfm2} , sont ainsi des formes standards du second allèle bleu. Mais les trois sont des allèles du bleu originel. Les individus hétérozygotes qui réunissent deux allèles différents vont donc produire des psittacines en quantité plus importante que chacun de ces allèles sous forme homozygote. Cela s'oppose au schéma classique de co-dominance selon lequel les individus hétérozygotes arborent un phénotype intermédiaire.

L'Inséparable roséicollis possède également deux allèles bleus qui interagissent de façon inhabituelle. Dans ce cas, les deux allèles sont dit parbleus (notés b^{pbm1} et b^{pbm2}) et ce

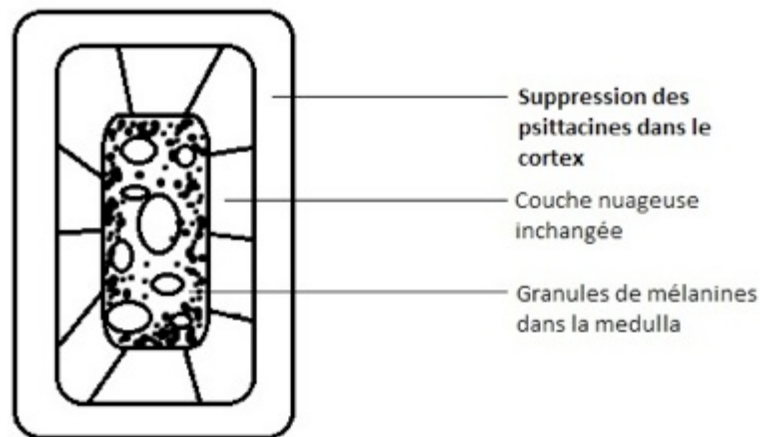
sont aussi des allèles particuliers : le génotype hétérozygote composite permet une production de pigments supérieure à celle de chaque allèle sous forme homozygote. L'expérience a montré que la protéine synthétisée via l'allèle sauvage est relativement complexe et peut être altérée de multiples façons.

Alessandro d'Angieri, cité par MARTIN (2002), pense qu'il existe deux loci liés chez l'Inséparable roséicollis et qu'il peut y avoir des *crossing-over* entre ces deux loci. Cependant, cela n'explique pas comment un oiseau chez lequel deux *crossing-over* ont eu lieu entre les loci concernés n'a pas un phénotype sauvage. Cette constatation ne peut se comprendre qu'en ayant recours à de multiples allèles pour le même locus. Il est alors possible d'imaginer une recombinaison entre ces allèles. Ce phénomène est, certes, très rare, mais son occurrence n'est pas nulle. Il s'agit d'un *crossing-over* intragénique. Le pourcentage obtenu correspond relativement bien à la valeur trouvée par d'Angieri.

La Perruche splendide pose également problème. En Europe, nous lui reconnaissons trois allèles, dont l'allèle bleu (*figure 41*). En Australie, les scientifiques ne parlent que d'un allèle bleu, appelé bleu à front blanc (*white-fronted blue*) et de deux allèles parbleus (*figure 42*) (vert de mer et parbleu). Il a même été avancé l'idée selon laquelle ces deux derniers allèles ne sont pas du tout issus du même locus, mais que leur combinaison permet d'obtenir un phénotype quasiment identique à celui codé par le véritable allèle bleu. Selon Terry Martin, cet allèle bleu au sens strict pourrait être multi-allélique avec l'un des allèles parbleus. Et pour achever de complexifier le tout, toutes les populations ont été croisées entre elles, ce qui augmente la confusion qui règne autour de cette mutation. Ainsi, il est avéré en Australie que le croisement d'individus vert de mer et parbleu permet d'obtenir à nouveau le phénotype sauvage. Il est donc nécessaire de pratiquer une politique de recherche poussée pour éclaircir tous ces points. (MARTIN, 2002)

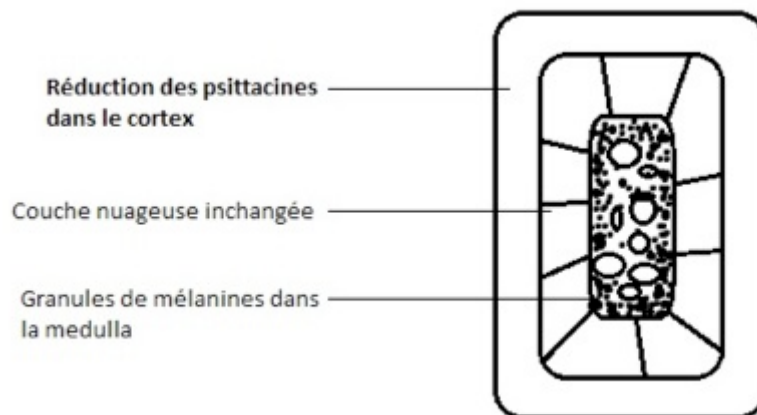
Terry Martin propose également une théorie pour la Perruche splendide : les oiseaux issus d'un croisement entre les deux mutations parbleues et dont le phénotype ressemble fort au phénotype sauvage seraient en réalité des hétérozygotes composites. Leur génotype ($b^{pbm1} b^{pbm2}$) s'exprime de façon similaire que le même hétérozygote d'Inséparable roséicollis. L'un des allèles parbleus de la Perruche splendide permet de produire naturellement plus de psittacines que le même parbleu de l'Inséparable roséicollis. Ainsi, combiné avec un second allèle parbleu, nous pourrions en effet obtenir un phénotype semblable au phénotype sauvage, par réassortiment des composants des deux protéines défectueuses. (MARTIN, 2002)

Figure 41 - Effet du locus *bleu* (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



Le locus *bleu* joue uniquement sur les psittacines contenues dans le cortex : il les supprime totalement. Le reste de la structure de la barbe est inchangé (couche nuageuse, médulla).

Figure 42 - Effet des allèles parbleus (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



Les allèles parbleus jouent uniquement sur les psittacines contenues dans le cortex : ils les suppriment partiellement. Le reste de la structure de la barbe est inchangé (couche nuageuse, médulla). Ils correspondent donc en quelques sortes à un effet partiel de l'allèle *bleu* qui, lui, supprime totalement les psittacines.

- Rôle

Le locus *bleu* est l'un des loci le plus fréquemment muté. L'allèle sauvage est autosomique dominant, tous les allèles mutés étant récessifs. Le gène concerné contrôle une étape capitale pour la synthèse des psittacines. Les homozygotes mutés ne peuvent plus synthétiser ce pigment. Les individus verts deviennent donc bleus et la couleur de base passe de jaune à blanc.

- Différents allèles connus

Nous connaissons à ce jour plusieurs allèles pour ce locus, parfois même au sein d'une même espèce. Ainsi, chez la Perruche ondulée, il en existe au moins quatre (dont deux allèles bleus), chez l'Inséparable roséicollis, ils sont deux (mais différents de l'allèle bleu) et chez la Perruche splendide, ils sont potentiellement trois. Chez cette dernière espèce, des éléments nous portent à croire qu'un autre locus pourrait être impliqué.

Voici donc la liste des allèles existant :

BL^+ , allèle sauvage : toutes espèces

bl^{gf} , tête dorée, vert de mer : Perruche ondulée (serait un homoallèle de bl^{m1})

bl^{pbm1} , parbleu turquoise : majorité des espèces (appelé yellowface mutant 2 chez la Perruche ondulée)

bl^{pbm2} , parbleu *aqua* : Inséparable roséicollis et quelques autres espèces

bl^{m1} , bleu : majorité des espèces (appelé yellowface mutant 1 chez la Perruche ondulée)

bl^{m2} , bleu originel : Perruche ondulée

La notation bl^{m2} a été proposée par Terry Martin par souci de cohérence par rapport aux autres dénominations, mais elle est loin de faire l'unanimité chez les généticiens spécialistes de la Perruche ondulée. (MARTIN, 2002)

Chez la Perruche splendide, il existerait les allèles : bl^{m1} , bl^{pbm1} et un allèle noté ab^{sg} (pour *alternate blue locus* ou vert de mer). Les oiseaux de génotype $bl^{pbm1} bl^{pbm1}$, $ab^{sg} ab^{sg}$ sont phénotypiquement impossibles à distinguer des individus $bl^{m1} bl^{m1}$ (génotype bleu).

Terry Martin avance une théorie à ce sujet. (MARTIN, 2002). Il y aurait selon lui les allèles bl^{m1} , bl^{pbm1} et bl^{pbm2} . Ce dernier serait un hétéroallèle des premiers : un allèle muté à un autre endroit du gène que les précédents. Selon lui, cette hypothèse est plus plausible car elle ne fait pas appel à des loci différents que nous ne retrouvons pas chez les autres espèces. Les génotypes et phénotypes recombinants produits seraient les suivants :

$bl^{m1} bl^{m1}$: vrai phénotype bleu

$bl^{m1} bl^{pbm1}$: faible synthèse de psittacines, phénotype presque identique au phénotype bleu

$bl^{pbm1} bl^{pbm1}$: parbleu, couleur bleue partielle typique avec une couleur de fond crème

$bl^{pbm2} bl^{pbm2}$: vert de mer (*seagreen*), synthèse de psittacines presque normale sur le dos, avec une production diminuée sur le poitrail et l'abdomen de l'oiseau

$BL^+ BL^+$, $BL^+ bl^{pbm1}$, $BL^+ bl^{pbm2}$, $BL^+ bl^{m1}$, $bl^{pbm1} bl^{pbm2}$: phénotype sauvage vert

$bl^{m1} bl^{pbm2}$: phénotype non connu ou non identifié

10. Locus facteur foncé

- Description

Il est également appelé locus *olive*. L'allèle muté facteur foncé est autosomique co-dominant. Sous sa forme hétérozygote, il donne des individus verts foncés, parfois qualifiés de jade, le nom olive étant appliqué aux homozygotes. La mutation facteur foncé diffère parfois peu de la couleur gris-vert : cela dépend de l'espèce concernée. Chez les oiseaux dont le plumage est de base blanche, la mutation facteur foncé transforme un individu bleu clair en oiseau bleu cobalt et, le cas échéant, en animal bleu-gris (appelé mauve, mais parfois renommé *slate* de façon inappropriée).

Naturellement, il est plus aisé de constater les effets de cette mutation après suppression totale des psittacines. Cette situation se retrouve dans certaines parties du plumage (sur la face et les ailes de la Perruche turquoisine par exemple) ou après action de la mutation bleue. Mais même dans ces cas, il existe de nombreuses erreurs d'appellations, notamment par confusion avec les produits du locus *violet*. Microscopiquement, l'effet des deux loci est très similaire, si bien que souvent le mode de transmission est le seul élément qui puisse éviter les erreurs de classification.

Chez la Perruche ondulée, le locus *facteur foncé* est lié avec le locus *bleu*. Le taux de recombinaison étant de 14%, la distance génétique entre les deux loci est de 14 centimorgan. Ce lien n'est pas retrouvé dans toutes les espèces, ce qui laisse supposer qu'une translocation de l'un des loci a eu lieu. Si la distance entre les deux loci est suffisante, ils agissent comme s'ils étaient indépendants. Chez l'Inséparable roséicollis, il existerait toutefois un lien entre les deux loci précités dans ce paragraphe.

Le phénotype de certains oiseaux pose un problème de compréhension : il existe parfois des variations inter-individuelles dans la couleur due à l'expression de cette mutation. L'explication la plausible serait que des gènes extérieurs interagissent avec l'allèle mutant pour modifier la couleur produite. L'un de ces gènes modificateurs a été identifié par Peter Bergman, cité par MARTIN (2002), chez la Perruche ondulée. Il intervient également sur le locus *violet*.

- Rôle

C'est la mutation qui touche la coloration structurale la plus répandue. L'allèle mutant diminue en effet la profondeur de la couche nuageuse de la medulla (*figure 43*). En modifiant l'épaisseur de cette couche, les longueurs d'onde dispersées ne sont pas les mêmes, ce qui fait que notre œil perçoit une autre couleur. Au stade hétérozygote, la profondeur est diminuée de moitié par rapport au phénotype sauvage (*figure 43*), tandis qu'au stade homozygote muté, la couche nuageuse est presque réduite à néant (*figure 44*). Si nous considérons le cas général des oiseaux de base jaune, le phénotype muté passe donc d'un vert lumineux à un vert plus foncé, voire à un vert olive. L'allèle *facteur foncé* est d'expression co-dominante, il est donc raisonnable de penser qu'il faut deux allèles sauvages pour obtenir une couche d'épaisseur normale. L'allèle muté serait donc non fonctionnel, d'où une diminution de la profondeur de la couche nuageuse.

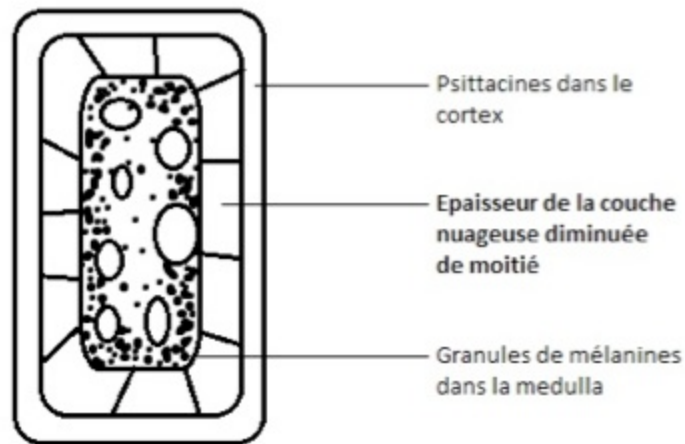
- Différents allèles connus

Les allèles sont les suivants :

D⁺ : allèle sauvage

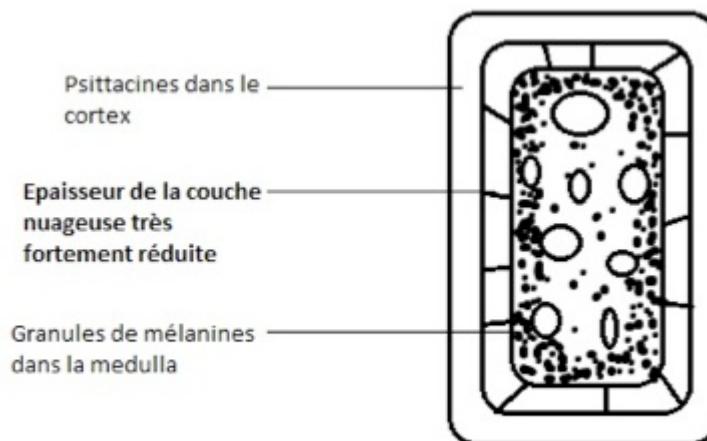
D : allèle muté

Figure 43 - Effet de l'allèle facteur foncé sous forme hétérozygote (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



L'allèle facteur foncé, sous forme hétérozygote, diminue de moitié l'épaisseur de la couche nuageuse dans les barbes. La structure interne de la couche nuageuse est par ailleurs inchangée, de même que le cortex et la medulla.

Figure 44 - Effet de l'allèle facteur foncé sous forme homozygote (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



L'allèle facteur foncé, sous forme homozygote, diminue fortement l'épaisseur de la couche nuageuse dans les barbes. La structure interne de la couche nuageuse est inchangée, de même que le cortex et la medulla. Sous forme homozygote, la mutation est appelée olive.

11. Locus *gris-vert*

- Description

Chez certaines espèces, le phénotype gris est le phénotype sauvage. C'est notamment le cas de la Perruche calopsitte. Elles ne peuvent donc subir aucun changement lié aux gènes modificateurs de la coloration structurale. Le locus *gris-vert* est parfois appelé *gris*. L'allèle muté est autosomique dominant.

- Rôle

Le locus *gris-vert* est le second après le locus *facteur foncé* à modifier la coloration structurale. Il contrôle les caractéristiques de la couche nuageuse. Chez les oiseaux hétérozygotes et homozygotes mutés, la couche nuageuse ne se développe pas : ces individus ne peuvent posséder de coloration structurale bleue (*figure 45*). Ainsi, un perroquet dont le plumage a une couleur de base jaune deviendra gris-vert, tandis que le plumage de base blanche sera gris.

- Différents allèles connus

Les allèles sont les suivants :

g^+ , allèle sauvage

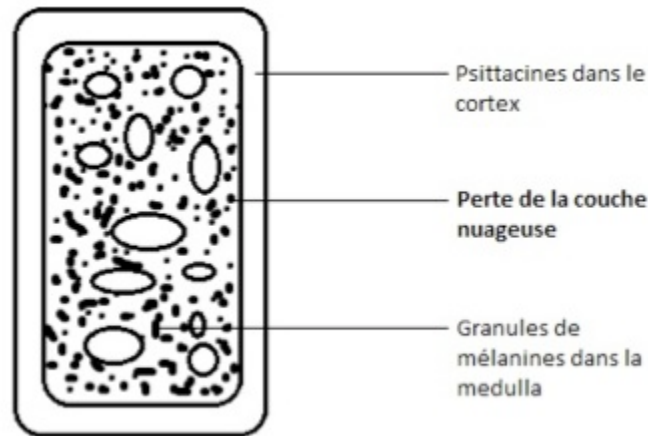
G, allèle muté

12. Locus *violet*

- Description

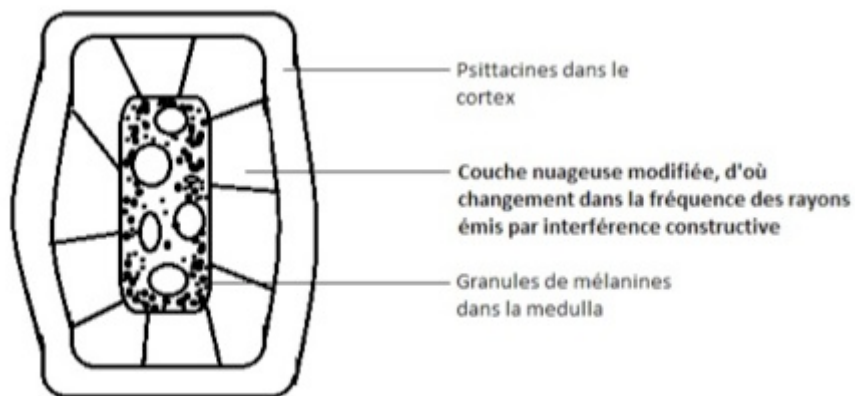
Le locus *violet* est également un modificateur de la coloration structurale (*figure 46*). Tout comme les deux mutations précédemment décrites, l'allèle mutant (V) est autosomique dominant. Toutefois, il existe quelques différences de teinte entre les homozygotes mutés et les hétérozygotes, ce qui nous porte à croire que l'allèle muté est en réalité co-dominant.

Figure 45 - Effet du locus *gris-vert* (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



Le locus *gris-vert* modifie la structure interne des barbes : il supprime la couche nuageuse. Le contenu de la medulla occupe donc tout le volume situé sous le cortex.

Figure 46 - Effet du locus *violet* (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



Le locus *violet* modifie la structure interne des barbes : il déstructure l'organisation normale de la couche nuageuse. Les rayons lumineux qui seront émis par interférence constructive par la couche nuageuse ainsi modifiée n'auront donc pas la même longueur d'onde que chez un individu non muté : les rayons incidents sont réfractés par les nombreuses vacuoles remplies d'air et les quelques bâtonnets de mélanines contenus dans la couche nuageuse.

Peter Bergman et, avant lui, Taylor et Warner, tous trois cités par MARTIN (2002), ont identifiés différentes combinaisons génotypiques. Ainsi, le génotype $VVblbl$ est à l'origine d'un phénotype très proche du violet visuel (avec V l'allèle violet et bl un allèle bleu). De même, le phénotype mauve peut être approché par des oiseaux de génotype VVD^+Dblbl (avec D l'allèle facteur foncé). Enfin, les génotypes Vv^+blbl et D^+Dblbl donnent des phénotypes très semblables. Nous sommes donc en droit de nous interroger sur la distinction entre le locus *violet* et le locus qualifié de *facteur foncé* : sont-ils réellement différents ?

- Rôle

Le rôle du locus *violet* est de contrôler la forme de la couche nuageuse et des barbes. L'allèle muté altère ces structures, modifiant la dispersion de la lumière et, par conséquent, la couleur perçue par notre œil. Toutefois, le phénotype obtenu dépend également des autres loci modificateurs de la coloration structurale (*facteur foncé* notamment). Ainsi, les oiseaux violets visuels ont pour génotype : VvD^+Dblbl (avec V l'allèle violet, bl un allèle bleu et D l'allèle facteur foncé). D'autres combinaisons alléliques affectent la dispersion de la lumière, donc la couleur du perroquet.

- Différents allèles connus

Les allèles sont les suivants :

v^+ , allèle sauvage

V, allèle muté

13. Locus *kaki*

- Description

Nous connaissons actuellement au moins cinq espèces qui possèdent une mutation à ce locus. Appelée *misty* par les généticiens européens, par référence à l'Inséparable à joues noires, elle a souvent été attribuée à tort aux loci *gris-vert* ou *facteur foncé*. Terry Martin préfère le terme de *kaki* car il a été utilisé en premier par les éleveurs de Perruche splendide et est assez descriptif. (MARTIN, 2002) Cette mutation est connue chez la Perruche turquoisine (sous le

nom d'olive), la Perruche de Latham (gris-vert), l'Inséparable à joues noires (*misty*), la Perruche à collier jaune (olive) et le Loriquet à tête bleue (olive). En réalité, ce pourrait n'être qu'un allèle du locus *gris-vert*. Mais, sans preuves de son absence, je vais en décrire rapidement le rôle et les allèles supposés.

- Rôle

Selon Terry Martin, c'est également un locus de coloration structurale. L'allèle muté est autosomique dominant (ou co-dominant). Il se distingue toutefois des autres loci car il ne semble pas s'appliquer de façon uniforme sur l'ensemble du plumage. Dans tous les exemples connus, les régions vertes deviennent kaki, probablement par perte de la coloration structurale, et les zones bleues s'éclaircissent, conservant donc un peu de coloration structurale. (MARTIN, 2002) Mais il reste beaucoup à étudier pour mieux comprendre le mode d'action de ce locus et confirmer son existence.

- Différents allèles connus

Voici les différents allèles supposés :

k⁺, allèle sauvage

K, allèle kaki

14. Locus *opaline*

- Description

Le locus *opaline* est le seul connu à ce jour qui modifie la répartition des pigments dans les plumes sans être propre à une espèce. Jusqu'à présent, il n'a été identifié de façon certaine que chez les espèces australiennes. Il est toutefois vrai qu'une mutation mise en évidence chez l'Inséparable roséicollis pourrait venir du même locus. Ce pourrait également être le cas chez la Perruche tête de prune et chez certaines espèces de conures. Ce locus interagit avec la répartition de tous les types de pigments. En revanche, il n'intervient ni sur la coloration structurale, ni sur la synthèse des pigments. Généralement, l'allèle muté permet une extension de l'aire de répartition des psittacines, au détriment des mélanines. Mais les mélanines peuvent

parfois coloniser de nouvelles zones du plumage sous son contrôle. Le phénotype obtenu dépend énormément de l'espèce considérée, probablement car l'action des autres loci propres à chaque espèce joue un rôle non négligeable.

- Rôle

Certains aspects du phénotype permettent, quelle que soit l'espèce, de repérer un animal porteur de cette mutation. Ils ont notamment été listés par Terry Martin et Clive Hesford. (MARTIN, 2002 ; HESFORD, 1998)

Le premier élément caractéristique est la persistance de la bande blanche sous les ailes chez le mâle adulte. Ce caractère ne se retrouve en effet normalement que chez le juvénile et la femelle. Cette bande est en réalité double : une ligne court sur les rémiges primaires et secondaires, visible aussi bien dorsalement que ventralement, l'autre se situe sur les plumes secondaires des ailes. L'Inséparable roséicollis à tête rose (exprimant donc la mutation opaline) n'arbore pas ces traits blancs. Ce serait donc une particularité des espèces australiennes qui a été acquise uniquement dans ce groupe de part la situation endémique de l'Australie. Mais cela reste une hypothèse.

Le second point repose sur la coloration du duvet chez les poussins : il devient blanc et plus vif que dans le phénotype sauvage (poussins normalement gris). Cela s'explique par la suppression des mélanines dans le duvet. Ainsi, dans les espèces où les poussins sont jaunes, il n'y aura aucun changement à cet âge avec la mutation opaline. Il est intéressant de noter que ce phénomène s'observe également chez l'Inséparable roséicollis : le duvet, initialement porteur de mélanines et de psittacines, devient jaunâtre et n'exprime plus de mélanines. Cette particularité se retrouve chez les adultes porteurs de duvet, mais il est plus facile à distinguer chez les jeunes non emplumés.

Le troisième point sur lequel porte la diagnose des individus opalines est la façon dont se déroule la perte des mélanines dans les plumes. Généralement, elle débute dans la partie centrale, créant ainsi un aspect perlé et laissant un discret croissant de mélanine à l'extrémité. Ce point est relativement variable selon les individus. Ceux-ci seront plus proches du phénotype sauvage si le motif de mélanines est plus large ou s'il est plus vif et plus appuyé.

Le quatrième critère est la vivacité des psittacines. Les pigments rouges et roses voient en effet leur aire de distribution s'étendre. Il en est de même pour la psittacine jaune, si elle n'est déjà pas répartie sur l'ensemble du plumage de l'oiseau dans le phénotype sauvage. Cela se remarque donc mieux chez la Perruche à croupion rouge et la Perruche calopsitte, tout particulièrement lorsque la mutation opaline est combinée avec la mutation lutino.

Le cinquième caractère concerne la redistribution des mélanines : chez les oiseaux mutés, elles sont moins présentes dans les tectrices et peuvent même diminuer à la base des plumes dans certaines espèces. En revanche, certaines espèces présentent quelques zones d'extension des mélanines dans la couche inférieure du plumage. Cela se voit notamment sur les ailes et le croupion des Perruches ondulées opalines. Enfin, chez la Perruche de Bourke mutée, nous pouvons fréquemment discerner des régions devenues bleues, par extension de l'aire de répartition des mélanines situées profondément dans le plumage.

Le sixième et dernier critère relevé est le mode de transmission de la mutation : l'allèle muté est récessif lié au sexe. Les seuls autres allèles connus à ce jour à avoir le même mode de transmission sont les allèles mutés des loci *cinnamon*, *ino*, *slate* et *orange*, aucun ne pouvant être confondu avec l'allèle opaline.

- Différents allèles connus

Z OP⁺, allèle sauvage

Z op, allèle opaline

15. Locus mélanistique

- Description

Nous connaissons à ce jour quatre exemples pour cette mutation : la Perruche omnicolore noire, la Perruche ondulée à face noire, le Lori papou mélanistique et le Loriquet à tête bleue. Jusqu'à présent, nous ne savons pas si chacun représente un allèle du même locus ou non. Il paraît raisonnable de penser que les deux espèces de loridæ partagent le même allèle.

Chez les espèces où les mélanines sont déjà réparties sur l'ensemble du corps, le locus *mélanistique* pourrait bien n'être plus présent ou non fonctionnel. Sa réactivation semble donc très improbable.

Chez les deux espèces de loridæ citées ci-dessus, les pigments noirs se répartissent sur le corps, gagnant profondément la medulla des plumes et colonisant des régions où ils étaient absents dans le phénotype sauvage. Chez la Perruche omnicolore noire, les mélanines se répartissent sur les tectrices dans les régions qui en étaient dépourvues, ce qui suggère la perte du contrôle des marquages. Chez la Perruche ondulée à face noire, les mélanines se répandent partout, entraînant un élargissement des taches sur la tête et fonçant la coloration corporelle car les mélanines colonisent également les régions où elles sont déjà présentes dans le phénotype sauvage.

Il existe chez la Poule un locus appelé *melanotic* (Ml ml+) qui produit sensiblement le même effet sur le plumage, à savoir un noircissement des régions normalement dépourvues de mélanines par extension de leurs aires de répartition. L'allèle muté est autosomique et à dominance incomplète. Le locus *mélanistique* des Psittaciformes pourrait en être un équivalent.

- Rôle

Ce locus est responsable de la répartition des mélanines dans le plumage. Sous sa forme sauvage, le locus restreint ces pigments noirs à des régions particulières du corps de l'oiseau. (*figures 47 et 48*) L'allèle mutant, au contraire, permet aux mélanines de coloniser l'ensemble du plumage.

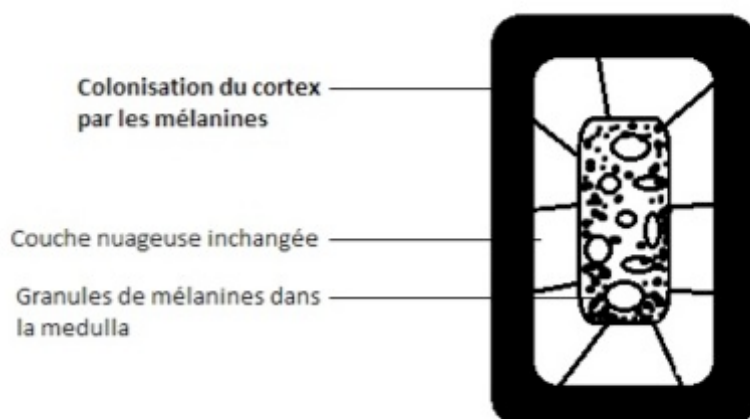
- Différents allèles connus

Voici les différents allèles connus :

M⁺, allèle sauvage

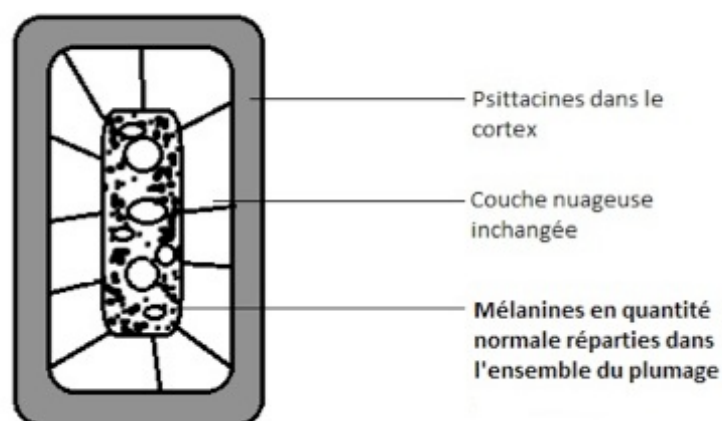
M, allèle mélanistique

Figure 47 - Effet du locus *mélanistique* chez la Perruche omnicolore (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



Le locus *mélanistique*, chez la Perruche omnicolore, modifie la répartition des mélanines dans les barbes. La structure interne des barbes est inchangée. Mais le cortex, porteur de psittacines dans le phénotype sauvage contient des mélanines chez les oiseaux mutés.

Figure 48 - Effet du locus *mélanistique* chez les loriquets (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



Le locus *mélanistique*, chez les loriquets, modifie l'extension des régions riches en mélanines. La structure interne des barbes est inchangée.

16. Locus *pie dominant*

- *Présentation générale des loci pies*

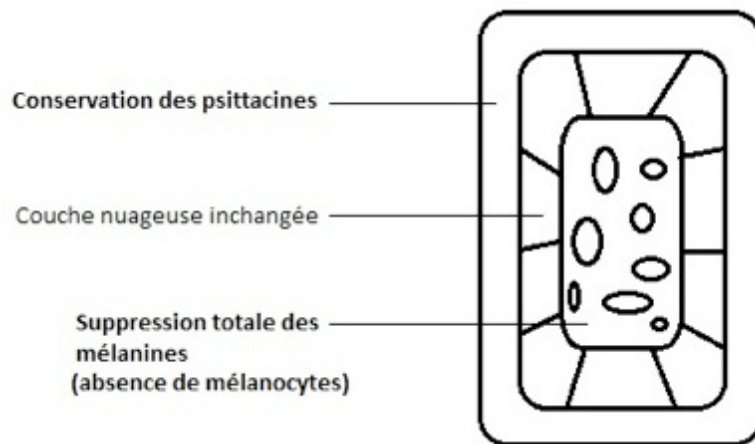
Longtemps définies comme des exemples de leucisme partiel, les mutations pies ne correspondent pas tout à fait à cette définition : elles peuvent ne pas affecter exclusivement le plumage et toucher certaines parties du corps telles que les pattes ou le bec. Mais ce phénomène ne concerne pas toutes les mutations pies.

En théorie, les mutations pies ne doivent pas affecter les psittacines. Cependant, cela se produit parfois, même en dehors de la mutation pie ADM. Ainsi, tous les éleveurs d'inséparables s'accordent à dire que les psittacines de la marque faciale colorée de ces oiseaux sont diminuées dans cette mutation. Cette remarque est toutefois à prendre avec précaution : les allèles pies n'affectent normalement pas la face. Chez la Perruche à croupion rouge clair aux yeux noirs (pie australienne), le défaut apparent de migration des mélanocytes semblerait plutôt lié à la suppression des psittacines rouges, au profit des jaunes. Enfin, il est certain que la complexité d'expression de la mutation pie ADM repose sur un locus pléiotropique. C'est un locus qui active ou inhibe l'expression d'autres gènes aux rôles divers. Ceci posé, il est permis de supposer que tous ces phénotypes pies déconcertants sont également dus à des loci pléiotropiques.

Le groupe pie comprend plusieurs mutations qui interviennent toutes en supprimant les mélanines en taches réparties aléatoirement sur l'ensemble du plumage (*figure 49*). En réalité, les mélanoblastes sont absents dans certaines portions du corps lors du développement embryonnaire. Les régions qui en sont dépourvues, ne possédant donc pas de mélanocytes, ne peuvent synthétiser ces pigments. Le phénotype obtenu est très variable d'une espèce à l'autre et même entre individus d'une même espèce.

Nous connaissons à ce jour au moins quatre mutations pies. L'une d'elle donne un phénotype très proche de la mutation suffusion (allèle dilué avec expression très discrète). Simplement, elle n'agit que sur certaines régions du plumage.

Figure 49 - Effet du locus *pie* dans les panachures (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



Le locus *pie* joue sur la répartition des mélanocytes. Il définit ainsi deux grands types de région dans le plumage : celui où les mélanocytes sont présents et où les plumes contiennent des mélanines (les régions non panachées) et celui où il n'y a pas de mélanocytes, donc pas de mélanines dans les plumes (les panachures). Dans les panachures, la structure interne des barbes est inchangée, mais la medulla ne contient pas de granules de mélanines.

L'un des points délicats de définition de ces mutations est de savoir dans quelle partie de chaque plume elles agissent. Selon la définition originelle, les pigments doivent être supprimés totalement ou pas du tout. Les oiseaux qui possédaient des plumes où cette suppression est partielle ont été qualifiés de *grizzles*. Mais, avec le temps, il est apparu que cette distinction était vaine : certains oiseaux pies ADM peuvent avoir des traits de *grizzle* et les perroquets *grizzles* présentent parfois des plumes uniformément colorées.

Il existe également une mutation *headspot pied* qui n'agit que sur la tête. Elle serait liée au sexe. Nous la trouvons, à ce jour, chez la Perruche ondulée et la Perruche à collier, mais elle pourrait bien aussi être présente chez la Perruche calopsitte.

Il existe également un phénotype panaché ou bariolé chez la poule : alternance de plumes blanches et de plumes colorées. Elle est obtenue par l'allèle mo^{pi} . Ce dernier correspond parfaitement à la définition de la mutation pie des Psittaciformes, les plumes des panachures pouvant être blanches ou jaunes en fonction du phénotype d'origine.

- Description

Le locus avec l'allèle pie dominant est connu chez plusieurs espèces de perroquets. Chez la Perruche ondulée, deux formes en sont même décrites. Tous sont à l'origine du phénotype caractéristique des oiseaux pies : apparition de taches claires mal délimitées sur les ailes (principalement sur les rectrices) et sur le corps. L'un de ces allèles dominants, appelé pie hollandais, a un effet cumulatif avec l'allèle pie récessif (ou pie danois). La combinaison des deux donne un phénotype plus marqué que celui obtenu respectivement par chacune de ces mutations séparées. Les individus en question sont désignés par le terme de clairs aux yeux noirs ou clairs aux yeux foncés.

Etant donné la grande variabilité de phénotypes entre individus et entre espèces, il est très difficile de savoir si les loci et les allèles en question sont ou non les mêmes d'une espèce à l'autre. Chez le Kakariki à front rouge ou la Perruche de Sparrman, il existe aussi une interaction entre les allèles pie récessif et pie dominant. Cela permet de penser qu'il s'agit des mêmes allèles que chez la Perruche ondulée.

- *Rôle*

Le locus avec l'allèle pie dominant empêche l'existence de mélanoblastes dans certaines cellules du corps de l'embryon. Certaines régions de l'oiseau seront donc totalement incapables de synthétiser les mélanines.

- *Différents allèles connus*

Voici les différents allèles connus :

pb⁺, allèle sauvage

PB^a, allèle pie australien

PB^d, allèle pie hollandais (ou *dutch pied*)

Le symbole Pb est utilisé pour *piebald*. Le terme anglais *pied*, utilisé chez les Psittaciformes, est également un diminutif de *piebald*.

17. Locus pie récessif

- *Description*

L'allèle pie récessif est encore plus répandu parmi les perroquets que l'allèle pie dominant. A la différence de ce dernier, nous ne connaissons qu'un allèle muté pour chaque espèce. Il nous est toutefois impossible de savoir s'il s'agit du même locus chez toutes les espèces.

Dans tous les cas, l'allèle muté présente un mode d'expression particulier : pour certains individus, les hétérozygotes montrent certains caractères pies, alors qu'ils devraient conserver le phénotype sauvage. Normalement, si la proportion d'individus hétérozygotes à phénotype muté est supérieure à celle des individus hétérozygotes à phénotype sauvage, la mutation est, en réalité, dominante à pénétrance incomplète.

Il existe un locus présent chez deux espèces de *Psephotus* spp. et chez quelques autres psittaciformes qui donne un phénotype corps clair aux yeux noirs sous sa forme homozygote mutée. Cela pourrait bien correspondre à un locus différent.

- Rôle

Dans la majorité des genres de Psittaciformes, la mutation pie récessive produit des panachures très voyantes, avec des taches colorées. Globalement, il n'y a pas de règles dans le phénotype obtenu. Terry Martin évoque la possibilité d'une action combinée de plusieurs loci pour produire le phénotype final. (MARTIN, 2002) Il est vrai que certains éleveurs ont réussi à présenter des oiseaux aux marquages parfaitement symétriques, suite à un important effort de sélection.

- Différents allèles connus

Voici les différents allèles connus :

PB^{rt}, allèle sauvage

pb^r, allèle pie récessif

18. Locus pie anti-dimorphisme (ADM)

- Description

Cette mutation est retrouvée chez la Perruche à croupion rouge et la Perruche calopsitte. Dans ces deux espèces, la mutation pie ADM empêche les traits typiques du mâle d'apparaître. Chez le premier, les mâles perdent leur croupion rouge et leur coloration gris-vert. Chez la Perruche calopsitte mâle, les mélanines sont encore présentes sur la face et les psittacines sont réparties plus largement sur le corps. La même mutation se trouve chez la Perruche à collier avec perte du collier du mâle et chez la Perruche élégante avec disparition de la tâche orange caractéristique du mâle. D'autres espèces sont très probablement concernées mais non encore répertoriées dans ce groupe.

Inte Osman pense que la mutation pie récessive de la Perruche ondulée est en réalité une mutation pie ADM. Il avance même l'hypothèse selon laquelle toutes les mutations pies récessives sont à classer dans le groupe pie ADM. Mais cela reste encore à prouver. D'autre part, il a constaté que chez la Perruche ondulée, l'iris est modifié par cette mutation, la diminution des lipides entraînée étant à l'origine d'un changement de couleur de blanc à noir. (ONSMAN, 2007)

Il existe une mutation qui abolit également le dimorphisme sexuel chez la poule. C'est la mutation Hf (pour *hen feathering*). Elle modifie à la fois la forme, la structure et la coloration des plumes, puisque tous ces paramètres interviennent dans le dimorphisme sexuel chez cette espèce. Il est très difficile de savoir dans quelle mesure il est possible d'établir une concordance avec les Psittaciformes, mais cela peut constituer une piste de réflexion.

- *Rôle*

Comme son nom l'indique, cette mutation supprime les effets du dimorphisme sexuel. Cela peut donc passer par un changement dans la répartition des pigments, aussi bien pour les mélanines que pour les psittacines et, même, pour la coloration structurale. C'est un allèle récessif qui est en cause, le seul identifié pour ce locus, à ce jour, bien entendu en dehors de l'allèle sauvage. Il est retrouvé chez plusieurs espèces. Nous n'avons aucun moyen de savoir par simple examen de l'animal si la mutation est également présente dans les espèces qui ne présentent pas de dimorphisme sexuel.

La mutation pie ADM se distingue aussi des autres mutations du même groupe pie par l'expression de plumes appelées *grizzled* : ce sont des plumes où la suppression des mélanines ne se fait que sur une partie de l'étendard. Ainsi, les plumes elles-mêmes sont tachetées, tandis que les plumes sont entièrement colorées ou entièrement dépourvues de mélanines dans toutes les autres mutations pies.

- *Différents allèles connus*

Voici les différents allèles connus :

DM⁺, allèle sauvage

dm, allèle pie ADM

19. Locus *mottle*

- *Description*

C'est une mutation propre à la Perruche ondulée. Elle peut toutefois être retrouvée chez certains inséparables. Elle appartient au groupe des mutations pies. Comme son nom l'indique,

le plumage des oiseaux mutés est tacheté (de l'anglais *mottle*, tacheté, moucheté). En outre, l'importance des panachures augmente lorsque l'animal prend de l'âge, d'où le nom de pie progressif (*progressive pied*) qui lui est parfois attribué.

Cette mutation peut également être comparée à la mutation cailloutée (ou *grizzle*) qui existe notamment chez les volailles, les pigeons et les fringillidés. La principale différence entre ces deux mutations a été évoquée plus haut : dans la mutation pie, les plumes sont colorées normalement ou ne synthétisent plus de mélanines, tandis que les mélanines peuvent n'être supprimées que sur une partie de la plume dans la mutation cailloutée. Ainsi, les plumes des individus cailloutés peuvent posséder une extrémité colorée avec une base dépourvue de mélanines ou, inversement, une extrémité sans mélanines et une base colorée. En revanche, les mutations cailloutée et pie partagent une très grande variabilité dans la répartition des panachures. Cette variabilité prend des dimensions encore plus marquées : certains oiseaux n'ont que quelques régions concernées alors que pour d'autres, c'est l'ensemble du plumage qui est modifié. Enfin, l'intensification des marquages avec l'âge n'est observée que pour certaines espèces. Ces constatations nous portent à croire qu'il existe en réalité plusieurs allèles cailloutés et peut-être même plusieurs loci. À ce jour, aucun n'a été retrouvé chez les Psittaciformes.

Chez la Poule, l'allèle *mo* est à l'origine du phénotype dit caillouté : chaque plume possède une tâche blanche à son extrémité distale.

- *Rôle*

Inte Onsmann a tout particulièrement étudié cette mutation. Selon lui, le changement de coloration lié à l'âge serait en fait dû à une dégénérescence précoce des mélanocytes. Le processus serait donc comparable à celui qui fait blanchir les cheveux chez l'homme. (ONSMANN, 2007)

- *Différents allèles connus*

Voici les différents allèles connus :

MO^+ , allèle sauvage

mo, allèle *mottle*

L'intervention de gènes modificateurs n'est pas exclue.

20. Locus *slate*

- Description

Combinée avec la mutation bleue, la mutation *slate* donne des oiseaux d'un gris bleuâtre. Le locus est situé sur un chromosome sexuel.

- Rôle

La mutation *slate* n'a été retrouvée à ce jour que chez la Perruche ondulée. Elle altère la structure de l'ensemble de la medulla des barbes : la distribution des vacuoles est modifiée et certaines d'entre elles deviennent énormes. L'oiseau est donc presque incapable de produire une coloration structurale.

- Différents allèles connus

Voici les différents allèles connus :

Z SL⁺, allèle sauvage

Z sl, allèle *slate*

21. Locus *gris* avec allèle récessif

- Description

C'est un des rares loci connus à ce jour à jouer un rôle dans la coloration structurale. L'allèle gris récessif est apparu pour la première fois chez la Perruche ondulée. Devant l'incroyable popularité de l'allèle gris-vert dominant, il a été perdu. Depuis, un nouvel allèle gris récessif a été découvert. Nous disposons malheureusement de peu d'informations sur cette mutation. Elle aurait même également disparu.

- Rôle

Son rôle est le même que l'allèle gris dominant. Seul son mode de transmission diffère.

- *Différents allèles connus*

Voici les différents allèles connus :

RG⁺, allèle sauvage (pour *recessive grey*)

rg, allèle gris récessif

22. Locus *slaty*

- *Description*

Il existe certaines mutations, connues dans un petit nombre d'espèces, qui sont responsables d'un phénotype gris-bleu quand elles sont combinées avec la mutation bleue. Elles diffèrent des loci qui donnent des couleurs similaires : gris-vert, *slate*, facteur foncé, gris récessif.

L'appellation *slaty* a été choisie pour distinguer ces mutations de celles déjà connues. La plupart d'entre elles sont autosomiques dominantes, comme la majorité des mutations qui jouent sur la coloration structurale.

- *Rôle*

Inte Onsmann s'y est intéressé chez les inséparables et la Perruche à collier. Il pense qu'il s'agit d'une ou plusieurs mutations encore non décrites. Dans tous les cas, ces mutations sont à l'origine d'une altération de la structure des plumes, avec pour corolaire la perte partielle des interférences constructives, ce qui donne cette couleur intermédiaire entre le bleu et le gris. (ONSMAN, 2007)

- *Différents allèles connus*

Voici les différents allèles connus :

slt⁺, allèle sauvage

SLT, allèle *slaty*

23. Locus *spangle*

- Description

Le locus *spangle* est également propre aux perruches ondulées. L'allèle muté (SP) est co-dominant.

Les oiseaux mutés sont qualifiés de clairs aux yeux noirs ou clairs aux yeux foncés en Australie. Ainsi, il existe quatre façons d'obtenir un oiseau avec des plumes jaunes : par le locus *spangle* (SP^+SP), par le locus *pie dominant* (pb^+PB), par le locus *pie récessif* (pb^rpb^r) et par le locus *dilué* (*dildil*).

Étant donné que les mélanines les premières touchées sont celles présentes dans les tectrices les plus visibles, il est difficile de savoir le phénotype que pourraient avoir des individus hétérozygotes mutés dans les espèces où les mélanines sont cantonnées à la base des plumes.

Il existe des phénotypes chez l'Inséparable de Fischer et la Perruche de Bourke qui pourraient bien relever de la mutation *spangle*. Chez l'inséparable, l'allèle est co-dominant, ce qui en fait un très bon candidat. Il est actuellement encore rattaché au groupe dilué dominant (par Terry Martin notamment) ou *edged* dominant (en Europe). (MARTIN, 2002) Chez la Perruche de Bourke, la mutation est plus probablement récessive. Son appartenance au groupe *spangle* est donc beaucoup plus discutable.

- Rôle

Il semblerait que la mutation *spangle* intervienne dans le fonctionnement des mélanocytes, peut-être en programmant leur mort anticipée. Le locus contrôle le dépôt des pigments dans les plumes. Les individus hétérozygotes ne présentent une expression normale de mélanines que sur une partie du marquage noir. La perte de mélanines débute sur les zones visibles, laissant apparaître une bande étroite responsable de l'aspect pailleté des ailes (du mot anglais *spangle*, pailleté). Les mélanines de la base des plumes sont, elles, presque inchangées. Chez les homozygotes mutés, la suppression des mélanines est pratiquement totale. Des traces en sont encore retrouvées dans des mélanosomes fortement déformés.

- *Différents allèles connus*

Voici les différents allèles connus :

SP⁺, allèle sauvage

SP, allèle *spangle*

24. Locus orange

- *Description*

Ce locus est connu chez la Perruche calopsitte et situé sur le chromosome Z. Il est responsable de la formation d'une tache orange sur les joues. La mutation est liée au sexe. Elle correspond en quelque sorte à un allèle non fonctionnel : l'oiseau est incapable de former ce patch de couleur et présente une tête entièrement jaune, d'où le nom de tête jaune qui lui a été donné.

- *Rôle*

Deux explications ont été avancées pour expliquer le fonctionnement de cette mutation. La première suppose que le locus permet, dans le phénotype sauvage, d'effectuer la conversion des psittacines jaunes en pigments oranges, voire même rouge et rose. Selon la seconde, le locus est tout simplement responsable de la formation d'une tache colorée sur la tête, ce indépendamment de sa couleur. Si c'est cette dernière hypothèse qui prévaut, le locus en question est très probablement propre à la Perruche calopsitte.

- *Différents allèles connus*

Voici les différents allèles connus :

Z OP⁺, allèle sauvage

Zop, allèle orange

25. Locus *tangerine*

- Description

Il s'agit cette fois d'un locus connu chez l'Inséparable roséicollis. Il y est généralement appelé face orange. Il empêche la conversion des psittacines oranges en pigments roses. Il produit un effet partiel chez les individus hétérozygotes. C'est en effet une mutation co-dominante. Jusqu'à présent, nous ne lui connaissons aucun lien avec les autres mutations connues.

Une mutation apparue chez le Loricet à collier rouge pourrait relever également du locus *tangerine*. Elle transforme en effet toutes les psittacines rouges en pigments jaunes. Cela ne concerne pas seulement les régions de couleur rouge, mais aussi celles qui apparaissent bleues, tout en possédant quelques pigments rouges. Ces dernières deviennent alors vertes.

Chez l'Inséparable roséicollis, il existe une mutation appelée face pâle en Europe. Elle diminue l'intensité des couleurs rose et rouge, ce qui donne des plages plus claires. L'allèle responsable est co-dominant. Là encore, la question de son appartenance au locus *tangerine* peut se poser. Mais il apparaît que cette mutation ne modifie que la tête de l'animal. Elle fait donc intervenir un autre locus très intéressant car il a un effet différent selon la partie du corps de l'oiseau. D'autres études sont souhaitables pour mieux l'appréhender.

- Rôle

L'hypothèse la plus probable est celle selon laquelle le locus *tangerine* code une enzyme qui assure la conversion des pigments jaunes et oranges en psittacines roses et rouges. Inactivé, la conversion ne se fait pas.

- Différents allèles connus

Voici les différents allèles connus :

T⁺, allèle sauvage

T, allèle *tangerine*

Il existe naturellement chez le Lori sombre deux variétés appelées : phase jaune (*yellow phase*) et phase rouge (*red phase*), la première étant dominante sur la seconde. Terry Martin suppose qu'ils pourraient être deux représentants de cette mutation, la forme rouge correspondant au phénotype sauvage. Mais cette hypothèse reste à vérifier. (MARTIN, 2002)

26. Locus *brun*

- Description

De nombreuses mutations ont été appelées *cinnamon* récessives. Ce ne sont toutefois le plus souvent pas des mutations brunes car il persiste quelques traces de pigments gris ou noirs. Le locus *brun* est bien connu chez les mammifères où le locus est dit B, pour *black*. L'allèle brun est symbolisé par la lettre b.

- Rôle

Jusqu'à présent, cette mutation n'a été décrite que chez la Perruche ondulée. Elle serait en quelque sorte un équivalent du locus *cinnamon* qui permet la conversion des mélanines brunes en pigments noirs. En revanche, elle suivrait un mode de transmission récessif. De même que la mutation brune, l'existence de ce locus est très discutée chez les Psittaciformes et il est très probable que cette mutation ait en fait été confondue avec une mutation *fallow*.

- Différents allèles connus

Voici les différents allèles connus :

BR⁺, allèle sauvage

br, allèle brun

27. Locus *clearbody*

- Description

Les Perruches ondulées présentent une mutation appelée corps clair (*clearbody*) qui contrôle la structure médullaire des plumes.

- *Rôle*

L'allèle mutant entraîne la perte totale de cette medulla, soit à la fois de la couche nuageuse et de la couche de mélanines. Il en résulte une perte totale de tous les éléments qui font la coloration de la plume. (*figure 50*) Les barbes sont modifiées de façon à ce que la pigmentation ne soit supprimée qu'en arrière plan, tout particulièrement chez les individus homozygotes mutés.

- *Différents allèles connus*

Voici les différents allèles connus :

CL⁺, allèle sauvage

cl, allèle corps clair

28. Locus suffusion rouge/orange

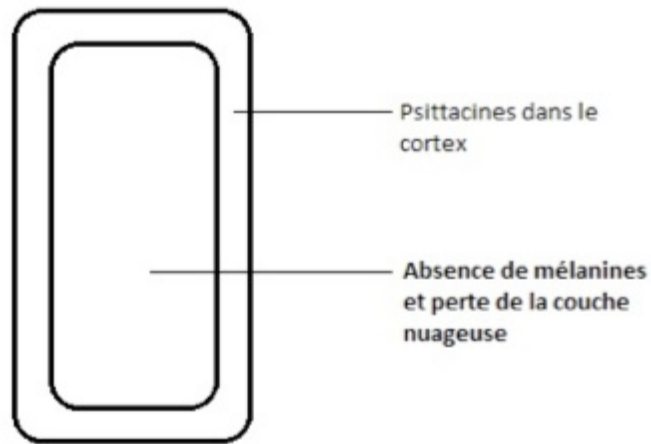
- *Description*

Cette mutation a été à l'origine de longs débats quant à sa nature et même à son mode de transmission : si certains la considèrent comme récessive, d'autres pensent qu'elle n'est en réalité qu'un caractère polygénique. En outre, elle est tantôt appelée orange et tantôt rouge. Elle est connue notamment chez la Perruche splendide et la Perruche turquoisine. L'appellation rouge ou orange étant totalement subjective, le plus simple est encore de conserver les deux noms accolés : rouge-orange.

D'une certaine façon, elle pourrait être considérée comme l'équivalent de la mutation mélanistique pour les psittacines.

Cette mutation apparaît également chez la Perruche princesse de Galles, l'Inséparable roséicollis, le Perroquet gris du Gabon et la Perruche de Latham.

Figure 50 - Effet du locus *corps clair* (coupe de barbe)
d'après MARTIN, 2002



Le locus *corps clair* modifie profondément la structure interne des barbes : il supprime la couche nuageuse et la medulla. La couleur de la plume est uniquement due aux psittacines contenues dans le cortex.

- *Rôle*

Il est certain que cette mutation est sous contrôle multigénique. Les loci contrôlent les colorations rouge et orange, plus précisément leur surface de répartition. Les allèles mutés permettent en effet d'augmenter en taille les régions du corps colorées par des psittacines rouges ou oranges.

- *Différents allèles connus*

Voici les différents allèles connus :

RO⁺, allèle sauvage

ro, allèle suffusion rouge/orange

Cette dénomination est cependant incorrecte, le caractère étant polygénique.

29. Gènes modificateurs

- *Description*

Les gènes modificateurs n'ont que très peu d'effets sur le phénotype sauvage ou n'agissent qu'en combinaison avec des allèles d'autres loci. Ils sont très nombreux et ce sont eux qui expliquent les variations inter-individuelles. Associés avec certaines mutations de couleur, ces gènes modificateurs ont un impact marquant sur la coloration de l'oiseau. Les animaux peuvent donc donner l'impression d'être porteurs d'une nouvelle mutation puisque la coloration attendue est modifiée.

Certains de ces gènes permettent d'améliorer l'aspect visuel d'une mutation. C'est le cas, par exemple, chez la Perruche de Bourke où la combinaison avec la mutation opaline donne naissance à des oiseaux dont la couleur rose est plus soutenue.

Certains gènes modificateurs ont l'effet inverse : ils diminuent l'impact d'une mutation pré-existante. Un des cas le plus démonstratif est le locus modificateur appelé facteur réducteur de l'intensité de la coloration (*Body Colour Intensity Reducing Factor* ou BCIRF). Lorsqu'il est combiné avec les allèles facteur foncé et violet, il rend la coloration finale moins intense et donc moins attractive. Il aurait un mode de transmission autosomique dominant.

- *Rôle*

Il est impossible de décrire précisément le rôle des gènes modificateurs : ils sont bien trop nombreux et agissent de façon extrêmement diverse sur la coloration. Ce sont en fait des gènes qui interagissent entre eux et avec les autres pour aboutir à un phénotype différent de celui attendu. De plus, ils interagissent fréquemment avec des paramètres environnementaux.

- *Différents allèles connus*

Nous ne connaissons que très peu d'allèles précis à ce jour. L'un des plus connus est l'allèle ailes foncées. Il est décrit ci-dessous.

30. Locus ailes foncées (*darkwing*)

- *Description*

C'est l'un des loci modificateurs le mieux connu. Il s'exprime uniquement chez les Perruches ondulées mutantes pour le locus *dilué*. Il permet d'accentuer le marquage mélanique des tectrices, ce qui va un peu à l'encontre de la dilution obtenue dans cette mutation. L'effet n'est pas visible dans le phénotype sauvage (il n'est pas possible de rendre encore plus noir ce qui l'est déjà). En revanche, il se remarque dans les mutations ailes grises, ailes claires et diluée.

Son action la plus remarquable a lieu sur les oiseaux dilués et *cinnamons* : l'individu obtenu est appelé jaune aux ailes *cinnamon* (*cinnamonwing yellow*). Il est très recherché en Australie. Dans ce cas, les mélanines des marquages sont en plus brunes et non noires.

La mutation serait à transmission autosomique dominante.

- *Rôle*

L'allèle muté interagit avec une mutation préexistante qui éclaircit la coloration du plumage et il annule modérément les effets de cette mutation. Il rend en effet le phénotype final plus foncé.

- *Différents allèles connus*

Voici les différents allèles connus :

d^{wi+} , allèle sauvage

D^{wi} , allèle ailes foncées

Dans ce cas de figure l'effet modificateur est dû à un unique locus, ce qui est un cas de figure très rare. Dans la majorité des cas, les loci modificateurs sont nombreux et les allèles de différents loci combinant leurs effets pour produire le phénotype.

Dans le cas du locus *ailes foncées*, on remarquera également que nous pourrions parler d'épistasie du locus *dilué* sur le locus *ailes foncées* au lieu de parler de gène modificateur.

CONCLUSION

La coloration des Psittaciformes est un sujet très vaste, captivant et pourtant trop peu connu. Ce taxon se caractérise par une extraordinaire diversité et par une remarquable ubiquité. C'est d'ailleurs pour cette raison que ce taxon est élevé par autant de passionnés dans le monde. Malheureusement, cette diversité rend l'étude des mutations de couleur incroyablement difficile. Nous disposons de très peu d'informations scientifiques sur ce sujet, souvent pour un nombre restreint d'espèces. Il est donc délicat de savoir dans quelle mesure il nous est possible d'extrapoler les connaissances d'une espèce à une autre et, à plus forte raison, d'une famille à une autre. La phylogénie peut toutefois nous apporter des éléments de réponse dans ce domaine.

D'autres points rendent l'étude de la génétique des couleurs ardue chez les Psittaciformes. Tout d'abord, nous ne connaissons pratiquement rien du génome de ces espèces. Certes, d'autres oiseaux sont beaucoup mieux connus, la Poule par exemple. Mais là encore, une des particularités des perroquets rend difficile l'extrapolation des données obtenues chez d'autres espèces : ils possèdent en effet un pigment très particulier, a priori unique dans le règne animal, les psittacines. Bien que partageant quelques propriétés avec les caroténoïdes, elles ne leur sont pas identiques et leur synthèse diffère totalement puisqu'elle est indépendante de l'alimentation. Par ailleurs, l'absence de phaeomélanines les distingue également de l'ensemble des mammifères, ainsi que des autres espèces d'oiseaux. Ces particularités en font un sujet d'étude passionnant, mais cela nous limite dans la possibilité de transposer les connaissances acquises chez des espèces plus étudiées.

Enfin, la dernière difficulté, et non des moindres, est l'impressionnante multiplicité des appellations pour les mutations. Les américains, les australiens et les européens ont tous leur propre nomenclature, souvent déjà très confuse. Certains noms ont été traduits d'une langue à l'autre, mais attribués à deux mutations différentes. D'autres ont même été transcrits tels quels, mais ne désignent pas toujours la même mutation dans les deux pays. Enfin, chaque espèce possède sa propre nomenclature, établie le plus souvent indépendamment des autres espèces. Tous ces paramètres ne font qu'ajouter à la confusion qui entoure la classification des mutations chez les Psittaciformes. Simplifier ceci ne fût pas aisé, mais c'est ce que je me suis appliquée à faire dans cette thèse. Le recours à une nomenclature internationale reste néanmoins indispensable. J'espère que mon travail aura pu contribuer à cet effort d'uniformisation.

BIBLIOGRAPHIE

- 1- ARNOLD KE, OWENS IPF, MRSHALL NJ. (2002) Fluorescent signalling in parrots. *Science*, **295**, p 92
- 2- BEAUMONT A, CASSIER P. (1994) *Biologie animale – les Cordés, anatomie comparée des vertébrés*, 6^e ed. Dunod : Paris, 648p.
- 3- BROWN DM, TOFT CA. (1999) Molecular systematics and biogeography of the cockatoos (Psittaciformes : Cacatuidae). *The Auk*, **116**, 141-157
- 4- CHRISTIDIS L, SHAW DD, SCHODDE R. (1991a) Chromosomal evolution in parrots, lorikeets and cockatoos (Aves: psittaciformes). *J. Hered.*, **114**, 47-56
- 5- CHRISTIDIS L, SCHODDE R, SHAW DD, MAYNES SF. (1991b) Relationships among the australo-papuan parrots, lorikeets and cockatoos (Aves : Psittaciformes) : protein evidence. *The Condor*, **93**, 302-317
- 6- CONGRES ORNITHOLOGIQUE INTERNATIONAL (2011) Projet : Ornithologie/liste des genres COI, Ordre Psittaciformes [en-ligne] [http://fr.wikipedia.org/wiki/Projet:Ornithologie/Liste_des_genres_COI#ordre_Psittaciformes_28374_esp.C3.A8ces.29] (consulté le 1^{er} juillet 2011)
- 7- COOPER A, PENNY D. (1997) Mass survival of birds across the cretaceous-tertiary boundary : molecular evidence. *Science*, **275**, 1109-1113
- 8- COQUERELLE G. (2000) Les poules – diversité génétique visible, INRA : Paris, 184p.
- 9- CRACRAFT J. (1972) Continental drift and australian avian biogeography, *The Emu*, **72** (4), 171-174
- 10- CRACRAFT J. (2001) Avian evolution, Gondwana biogeography and the cretaceous-tertiary mass extinction event. *Proc. R. Soc. Lond. Part B*, **268**, 459-469
- 11- DE KLOET RS, DE KLOET SR. (2005) The evolution of the spindlin gene in birds: sequence analysis of an intron of the spindlin W and Z gene reveals four major divisions of the Psittaciformes. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **36**, 706-721
- 12- DE LUCCA EJ, SHIRLEY LR, LANIER C. (1991) Karyotype studies in twenty-two species of parrots (Psittaciformes : Aves). *Rev. Brasil. Genet.*, **14** (1), 73-98
- 13- DESMAREZ JO. (2000) *La perruche de Pennant*, Thèse Méd. Vét., Nantes, n° 029, 90p.
- 14- DRIESEN HH. (1953) Untersuchungen über die Einwanderung diffuser Pigmente in die Federanlage, insbesondere beim Wellensittich (*Melopsittacus undulatus*). *Z. Zellforsch.*, **32**, 121-151
- 15- DYKE GJ, MAYR G. (1999) Did parrots exist un the Cretaceous period? *Nature*, **399**, 317-318
- 16- EALTON MD, LANYON SM. (2003) The ubiquity of avian ultraviolet plumage reflectance. *Proc. R. Soc. Lon. B*, **270**, 1721-1726
- 17- FINGER E. (1995) Visible and UV coloration in birds : mie scattering as the basis of color in many bird feathers. *Naturwissenschaften*, **82**, 570-573
- 18- FOUCHER (1991) *Amélioration génétique des animaux d'élevage*. Paris : Les Editions Foucher, 287 p.
- 19- GOLDSCHMIDT B, NOGUEIRA DM, MONSORES DW, SOUZA LM. (1997) Chromosome study in two Aratinga species (*A. guarouba* and *A. acuticauda*) (Psittaciformes). *Braz. J. Genet.*, **20** (4), 659-662
- 20- GOLDSTEIN G, FLORY KR, BROWNE BA, MAJID S, ICHIDA JM, BURTTTER Jr. (2004) Bacterial degradation of black and white feathers. *Auk*, **121**, 656-659
- 21- GRIFFITH SC, PARKER TH, OLSON VA. (2006) Melanin-versus carotenoid-based sexual signals : is the difference really so black and red? *Anim. Behav.*, **71** (4), 749-763
- 22- GROOMBRIDGE J.J. (2004) Molecular phylogeny and morphological change in the *Psittacula* parakeets. *Mol. Phyl. Evol.*, **31**, 96-108

- 23- GUIRADELLA HT, BUTLER MW. (2009) Many variations on a few themes : a broader look at development of iridescent scales (and feather). *J. R. Soc. Interface*, **6** (2), 243-251
- 24- HARCOURT-BROWN N.H. (2005) Anatomy and physiology. In *BSAVA Manual of psittacine birds*, 2nd ed. India : N Harcourt-Brown, J Chitty, 7-9
- 25- HAUSMANN F, ARNOLD KE, MARSHALL NJ, OWENS IPF. (2003) Ultraviolet signals in birds are special. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **270**, 61-67
- 26- HAYWARD J. (1992) *The manual of colour breeding*. Carterton Oxford : The aviculturist publications, 212p.
- 27- HESFORD C. (1998) The opaline factor in australian parakeets. *The Genetics of colour in the budgerigar and other parrots*. [en ligne], 5 pages. [<http://ourworld.compuserve.com/homepages/clivehesford/opaline.html>] (consulté le 12 novembre 2008)
- 28- HILL GE, BRAWNER WR. (1998) Melanin-based plumage coloration in the house finch is unaffected by coccidial infection. *Proc. R. Soc. Lond.*, **B 265**, 1105-1109
- 29- KEYSER AJ, HILL GE. (1999) Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266**, 771-777
- 30- KOSKI MA. (2002) Dermatologic diseases in psittacine birds: an investigational approach. *Semin. Avian Exotic Pet Med.*, **11** (3), 105-124
- 31- LEETON PRJ, CHRISTIDIS L, WESTERMAN M, BOLES WE. (1994) Molecular phylogenetic affinities of the night parrot (*Geopsittacus occidentalis*) and the ground parrot (*Pezoporus wallicus*). *Auk*, **111** (4), 833-843
- 32- MACHADO M, MOREIRA DOS SANTOS SCHMIDT E, MONTIANI-FERREIRA F. (2006) Interspecies variation in orbital bone structure of psittaciform birds (with emphasis on psittacidae). *Vet. Ophthalmol.*, **9** (3), 191-194
- 33- MARTIN T. (1999) The nature of the opaline locus. *The Genetics of colour in the budgerigar and other parrots*. [en ligne], 5 pages. [<http://ourworld.compuserve.com/homepages/clivehesford/terry/opaline.html>] (consulté le 12 novembre 2008)
- 34- MARTIN T. (2002) *A guide to colour mutations and genetics in parrots*. South Tweed Heads, Australia : ABK publications, 295p.
- 35- MAYR G. (2002) On the osteology and phylogenetic affinities of the Pseudasturidae – Lower eocene stem-group representatives of parrots (Aves, Psittaciformes). *Biol. J. Linn. Soc.*, **136**, 715-729
- 36- MAYR G, GÖHLICH UB. (2004) A new parrot from the Miocene of Germany, with comments on the variation of hypotarsus morphology in some psittaciformes. *Belg. J. Zool.*, **134** (1), 47-54
- 37- MC GRAW KJ. (2007) Dietary mineral content influences the expression of melanin-based ornamental coloration. *Behav. Ecol.*, **18**, 137-142
- 38- MC GRAW KJ. (2008) An update on the honesty of melanin-based color signals in birds. *Pigment Cell Res.*, **21**, 133-138
- 39- MC GRAW KJ, HILL GE. (2000) Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid – and melanin – based ornamental coloration. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **267**, 1525-1531
- 40- MC GRAW KJ, NOGARE MC. (2004) Carotenoid pigments and the selectivity of psittacofulvin-based coloration systems in parrots. *Comp. Biochem. Physiol. B*, **138**, 229-233
- 41- MC GRAW, NOGARE MC. (2005) Distribution of unique red feather pigments in parrot. *Biol. Lett.*, **1** (1), 38-43
- 42- MC GRAW KJ, SAFRAN RJ, WAKAMATSU K. (2005) How feather colour reflects its melanin content. *Funct. Ecol.*, **19**, 816-821

- 43- MC GRAW KJ, MACKILLOP EA, DALE J, HAUBER ME. (2002) Different colors reveal different information : how nutritional stress affects the expression of melanin – and structurally based ornamental plumage. *J. Exp. Biol.*, **205**, 3747-3755
- 44- MC GRAW KJ, SAFRAN RJ, EVANS MR, WAKALATSU K. (2004) European barn swallows use melanin pigments to color their feathers brown. *Behav. Ecol.*, **15** (5), 889-891
- 45- MC NAUGHT MK, OWENS IPF. (2002) Interspecific variation in plumage colour among birds : species recognition of light environment? *J. Evol. Biol.*, **15**, 505-514
- 46- MINVIELLE F. (1990) *Principes d'amélioration génétique des animaux domestiques*. INRA, les presses de l'Université : Laval , 211 p.
- 47- MIYAKI CY, MATIOLI SR, BURKE T, WAJNTAL A. (1998) Parrot evolution and paleogeographical events : mitochondrial DNA evidence. *Mol. Biol. Evol.*, **15** (5), 544-551
- 48- ONSMAN I. (mise à jour le 23 avril 2007) MUTAVI *Research & Advice Group*. [en-ligne] [<http://www.euronet.nl/users/hnl/>], (consulté le 15 novembre 2010)

Sections consultées :

- * The Blackface: a New Mutation in the Budgerigar (H.W.J. v.d. Linden, traduit par Inte Osman)
- * Genotypic and Phenotypic Aspects of the Sex-Linked clearbody
- * The Involvement of Recessive Pied in the Origin of the Dark Eyed Clears in the Budgerigar
- Phenotypic Effects Caused by the Multiple Allele Series of the dil-locus (dilute) in the Budgerigar (*Melopsittacus undulatus*)
- * Dominant Dutch Pied: History and First Experiences
- * The lacewing: An Enigma in Budgerigar Breeding?
- * The Mottle: Variety or Trait
- * Description of the Slate Budgerigar ; a Review
- * The Myth of the Tyndall Effect in Blue Bird Feathers
- * Explanation of Gene Symbols used by MUTAVI
- * Revised List of Mutant Genes of the Budgerigar (4ème révision)

- 49- PEARN SM, BENNETT ATD, CUTHILL IC. (2001) Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*, *Proc. R. Soc. Lond.*, **B 268**, 2273-2279
- 50- PEARN SM, BENNETT ATD, CUTHILL IC. (2003) The role of ultraviolet-A reflectance and ultraviolet-A induced fluorescence in the appearance of budgerigar plumage : insights from spectrofluorometry and reflectance spectrophotometry. *Proc. R. Soc. Lond.*, **B 270**, 859-865
- 51- POSTON JP, HASSELQUIST D, STEWART IRK, WESTNEAT DF. (2005) Dietary amino acids influence plumage traits and immune responses of male house sparrows, *Passer domesticus*, but not as expected, *Anim. Behav.*, **70**, 1171-1181
- 52- PRICE T, BONTRAGER A. (2001) Evolutionary genetics: the evolution of plumage patterns. *Current Biology*, **11**, 405-408
- 53- PRIN J, PRIN G. (1991) *Grandes perruches d'Asie et leurs mutations*, Limoges : Prin, 173p.
- 54- PRIN J, PRIN G. (1990) *Perruches et perroquets d'Australie et leurs mutations*, Limoges : Prin, 480p.
- 55- PRUM RO. (2003) Coherent scattering of ultraviolet light by avian feather barbs. *Auk*, **120** (1), 163-170
- 56- PRUM RO, TORRES R, WILLIAMSON S, DYCK J. (1998) Coherent light scattering by blue feather barbs. *Nature*, **396**, 28-29

- 57- PRUM RO, TORRES R, WILLIAMSON S, DYCK J. (1999) Two-dimensional Fourier analysis of the spongy medullary keratin of structurally coloured feather barbs. *Proc. R. Soc. Lond.*, **B 266**, 13-22
- 58- SHAWKEY MD, HILL GE. (2005) Carotenoids need structural colours to shine. *Biol. Lett.*, **1** (2), 121-124
- 59- SHAWKEY MD, HILL GE. (2006) Significance of a basal melanin layer to production of non-iridescent structural plumage color: evidence from an amelanotic Steller's jey (*Cyanocitta stelleri*). *J. Exp. Biol.*, **209** (7), 1245-1250
- 60- SHAWKEY MD, ESTES AM, SIEFFERMAN LM, HILL GE. (2003) Nanostructure predicts intraspecific variation in ultraviolet-blue plumage colour. *Proc. R. Soc. Lond.*, **B 270**, 1455-1460
- 61- SHAWKEY MD, HILL GE, MC GRAW KJ, HOOD WR, HUGGINGS K. (2006a) An experimental test of the contributions and condition dependence of microstructure and carotenoids in yellow plumage coloration. *Proc. Biol. Sci.*, **273** (1604), 2985-2991
- 62- SHAWKEY MD, BALENGER SL, HILL GE, JOHNSON LS, KEYSER AJ, SIEFFERMAN L. (2006b) Mechanisms of evolutionary change in structural plumage coloration among bluebirds (*Siala* spp.). *J. R. Soc. Interface*, **3** (9), 527-532
- 63- STRADI R, PINI E, CELENTANO G. (2001) The chemical structure of the pigments in *Ara macao* plumage. *Comp. Biochem. Physiol. B*, **130**, 57-63
- 64- TORAL GM, FIGUEROLA J, NEGRO JJ. (2008) Multiple ways to become red : pigment identification in red feathers using spectrometry. *Comp. Biochem. Physiol.*, **B 150**, 147-152

Annexe 1 - Noms scientifiques, français et anglais des Psittaciformes cités

Nom scientifique	Nom français	Synonymes français	Nom anglais
<i>Ara ararauna</i>	Ara ararauna	Ara bleu, ara bleu et jaune	<i>Blue and gold macaw</i>
<i>Ara chloroptera</i>	Ara chloroptère	Ara à ailes vertes	<i>Green-winged macaw</i>
<i>Cyanopsitta spixii</i>	Ara de Spix		<i>Spix's macaw</i>
<i>Anodorhynchus hyacinthinus</i>	Ara hyacinthe		<i>Hyacinth macaw</i>
<i>Ara macao</i>	Ara macao	Ara rouge	<i>Scarlet macaw</i>
<i>Ara militaris</i>	Ara militaire		<i>Military macaw</i>
<i>Amazona amazonica</i>	Amazone à ailes oranges	Aourou	<i>Orange-winged amazon</i>
<i>Amazona finschi</i>	Amazone à couronne lilas		<i>Lilac-crowned amazon</i>
<i>Amazona festiva</i>	Amazone à dos rouge		<i>Festive amazon</i>
<i>Amazona albifrons</i>	Amazone à front blanc		<i>White-fronted amazon</i>
<i>Amazona aestiva</i>	Amazone à front bleu		<i>Blue-fronted amazon</i>
<i>Amazona ochrocephala</i>	Amazone à front jaune		<i>Yellow-crowned amazon</i>
<i>Amazona autumnalis</i>	Amazone à front rouge		<i>Red-lored amazon</i>
<i>Amazona viridigenalis</i>	Amazone à joues vertes		<i>Green-cheeked amazon</i>
<i>Amazona auropalliata</i>	Amazone à nuque jaune		<i>Yellow-naped amazon</i>
<i>Amazona oratrix</i>	Amazone à tête jaune		<i>Double yellow-headed</i>
<i>Amazona farinosa</i>	Amazone poudrée		<i>Mealy amazon</i>
<i>Cacatua galerita</i>	Cacatoès à huppe jaune		<i>Sulphur-crested cockatoo</i>
<i>Calyptorhynchus magnificus</i>	Cacatoès banksien	Cacatoès de Banks	<i>Red-tailed black cockatoo</i>
<i>Calyptorhynchus funereus</i>	Cacatoès funèbre		<i>Yellow-tailed black cockatoo</i>
<i>Probosciger aterrimus</i>	Cacatoès noir		<i>Palm cockatoo</i>
<i>Eolophus roseicapillus</i>	Cacatoès rosablin		<i>Galah</i>

Nom scientifique	Nom français	Synonymes français	Nom anglais
<i>Pyrrhura molinae</i>	Conure à joues vertes	Conure à oreillons verts	<i>Green-cheeked conure</i>
<i>Aratinga acuticaudata</i>	Conure à tête bleue		<i>Sharp-tailed conure</i>
<i>Aratinga aurea</i>	Conure couronnée	Conure à front d'or	<i>Golden-crowned conure</i>
<i>Pyrrhura frontalis</i>	Conure de Vieillot		<i>Maroon-bellied conure</i>
<i>Aratinga wagleri</i>	Conure de Wagler	Conure à front rouge	<i>Wagler's conure</i>
<i>Aratinga weddellii</i>	Conure de Weddell		<i>Dusky-headed conure</i>
<i>Guarouba guarouba</i>	Conure dorée	Perruche guarouba	<i>Golden parakeet</i>
<i>Aratinga jandaya</i>	Conure jandaya		<i>Jandaya parakeet (Jenday conure)</i>
<i>Aratinga mitrata</i>	Conure mitrée		<i>Mitred conure</i>
<i>Nandayus nenday</i>	Conure Nanday		<i>Nanday conure</i>
<i>Pyrrhura rupicola</i>	Conure des rochers		<i>Black-capped conure</i>
<i>Aratinga solstitialis</i>	Conure soleil		<i>Sun conure</i>
<i>Pyrrhura picta</i>	Conure versicolore		<i>Painted conure</i>
<i>Loriculus vernalis</i>	Coryllis vernal	Loricule des Indes, loricule vernal	<i>Vernal hanging parrot</i>
<i>Eclectus roratus</i>	Grand éclectus	Éclectus	<i>Eclectus parrot</i>
<i>Agapornis nigrigeris</i>	Inséparable à joues noires		<i>Black-cheeked lovebird</i>
<i>Agapornis canus</i>	Inséparable à tête grise		<i>Madagascan lovebird</i>
<i>Agapornis pullarius</i>	Inséparable à tête rouge		<i>Red-faced lovebird</i>
<i>Agapornis fischeri</i> ou <i>personatus</i>	Inséparable de Fischer		<i>Fischer's lovebird</i>
<i>Agapornis lilianae</i>	Inséparable de Lilian		<i>Nyasa lovebird</i>
<i>Agapornis personatus</i>	Inséparable masqué		<i>Masked lovebird</i>
<i>Agapornis roseicollis</i>	Inséparable roséicollis	Inséparable rosegorge	<i>Peachfaced lovebird</i>
<i>Cyanoramphus auriceps</i>	Kakariki à front jaune	Perruche à tête d'or	<i>Yellow-fronted kakariki</i>

Nom scientifique	Nom français	Synonymes français	Nom anglais
<i>Glossopsitta concinna</i>	Lori à bandeau rouge		<i>Musk lorikeet</i>
<i>Glossopsitta porphyrocephala</i>	Lori à couronne pourpre		<i>Purple-crowned lorikeet</i>
<i>Lorius hypoinochrous</i>	Lori à ventre violet		<i>Purple-bellied lory</i>
<i>Charmosyna placentis</i>	Lori coquet		<i>Red-flanked lorikeet</i>
<i>Phigys solitarius</i>	Lori des Fidji		<i>Collared lory</i>
<i>Lorius garrulus</i>	Lori noire		<i>Chattering lorikeet</i>
<i>Charmosyna papou</i>	Lori papou		<i>Stella's lory</i>
<i>Pseudeos fuscata</i>	Lori sombre		<i>Dusky lory</i>
<i>Lorius lory</i>	Lori tricolor	lori à calotte noire	<i>Black-capped lory</i>
<i>Trichoglossus rubritorquis</i>	Loriquet à collier rouge	Loriquet à col rouge	<i>Red-collared lorikeet</i>
<i>Trichoglossus haematodus</i>	Loriquet ou lori à tête bleue	Loriquet arc-en-ciel, loriquet de Swainson	<i>Rainbow lorikeet</i>
<i>Psitteuteles versicolor</i>	Loriquet versicolor		<i>Varied lorikeet</i>
<i>Trichoglossus chlorolepidotus</i>	Loriquet vert		<i>Scaly-breasted lorikeet</i>
<i>Nestor notabilis</i>	Nestor kéra	Kéra	<i>Kea</i>
<i>Nestor meridionalis</i>	Nestor superbe		<i>Kaka</i>
<i>Derophtus accipitrinus</i>	Papegai maillé		<i>Hawk headed parrot</i>
<i>Poicephalus rubiventris</i>	Perroquet à ventre rouge		<i>Red-bellied parrot</i>
<i>Poicephalus rueppellii</i>	Perroquet de Rüppell		<i>Ruppell's parrot</i>
<i>Psittacus erithacus</i>	Perroquet gris du Gabon		<i>African grey parrot</i>
<i>Coracopsis vasa</i>	Perroquet vasa	Grand vasa	<i>Greater vasa parrot</i>
<i>Neophema chrysostoma</i>	Perruche à ailes bleues	Perruche à bouche d'or, perruche vétuste	<i>Blue-winged parrot</i>
<i>Northiella haematogaster</i>	Perruche à bonnet bleu		<i>Blue-bonnet parrot</i>
<i>Psephotus dissimilis</i>	Perruche à capuchon noir		<i>Hooded parrot</i>
<i>Psittacula krameri</i>	Perruche à collier		<i>Indian ringnecked parrot</i>
<i>Barnardius macgillivrayi</i>	Perruche à collier jaune		<i>Cloncurry parrot</i>
<i>Barnardius zonarius</i>	Perruche à collier jaune		<i>Port Lincoln parrot</i>

Nom scientifique	Nom français	Synonymes français	Nom anglais
<i>Psephotus haematonotus</i>	Perruche à croupion rouge		<i>Red-rumped parrot</i>
<i>Platycercus adalaidae</i>	Perruche Adélaïde		<i>Adelaide rosella</i>
<i>Psittacula eupatria</i>	Perruche Alexandre	Grande Alexandre	<i>Alexandrine parrot</i>
<i>Psittacula longicauda</i>	Perruche à longs brins		<i>Longtailed parakeet</i>
<i>Psittacula alexandri</i>	Perruche à moustaches		<i>Moustache parrot</i>
<i>Platycercus icterotis</i>	Perruche à oreilles jaunes	Perruche de Stanley	<i>Western rosella</i>
<i>Psittacula himalayana</i>	Perruche à tête ardoisée	Perruche de l'Himalaya	<i>Slaty-headed parrot</i>
<i>Psittacula cyanocephala</i>	Perruche à tête de prune		<i>Plum-headed parrot</i>
<i>Platycercus adscitus</i>	Perruche à tête pâle		<i>Pale-headed rosella</i>
<i>Psittacula roseata</i>	Perruche à tête rose		<i>Blossom-headed parakeet</i>
<i>Nymphicus hollandicus</i>	Perruche calopsitte		<i>Cockatiel</i>
<i>Bolborhynchus lineola</i>	Perruche Catherine		<i>Lineolated parrot</i>
<i>Polytelis swainsonii</i>	Perruche de Baraband		<i>Superb parrot</i>
<i>Barnardius barbardii</i>	Perruche de Barnard		<i>Mallee ringnecked parrot</i>
<i>Neopsephottus bourkii</i>	Perruche de Bourke		<i>Bourke's parrot</i>
<i>Psittacula derbiana</i>	Perruche de Derby		<i>Lord derby's parakeet</i>
<i>Lathamus discolor</i>	Perruche de Latham	Perruche de Swift	<i>Swift parrot</i>
<i>Poicephalus meyeri</i>	Perruche de Meyer		<i>Meyer's parrot</i>
<i>Cyanoliseus patagonius</i>	Perruche de Patagonie		<i>Patagonian conure</i>
<i>Platycercus elegans</i>	Perruche de Pennant		<i>Crimson rosella</i>
<i>Neophema petrophila</i>	Perruche des rochers		<i>Rock parrot</i>
<i>Cyanoramphus novaezelandiae</i>	Perruche de Sparrman	Kakariki à front rouge	<i>Red-fronted kakariki</i>
<i>Neophema elegans</i>	Perruche élégante		<i>Elegant parrot</i>
<i>Aprosmictus erythropterus</i>	Perruche érythroptère		<i>Crimson-winged parrot</i>
<i>Platycercus flaveolus</i>	Perruche flavéole	Perruche paille	<i>Yellow rosella</i>
<i>Psittacula columboides</i>	Perruche malabar		<i>Blue-winged parakeet</i>
<i>Polytelis anthopeplus</i>	Perruche mélanure		<i>Regent parrot</i>
<i>Forpus coelestis</i>	Perruche-moineau céleste	Touï céleste	<i>Pacific parrotlet</i>
<i>Psephotus varius</i>	Perruche multicolore		<i>Mulga parrot</i>
<i>Platycercus eximius</i>	Perruche omnicolore		<i>Eastern rosella</i>

Nom scientifique	Nom français	Synonymes français	Nom anglais
<i>Melopsittacus undulatus</i>	Perruche ondulée		<i>Budgerigar</i>
<i>Polytelis alexandrae</i>	Perruche princesse de Galles	Perruche d'Alexandra	<i>Princess parrot</i>
<i>Alisterus scapularis</i>	Perruche royale		<i>King parrot</i>
<i>Neophema splendida</i>	Perruche splendide	Perruche resplendissante	<i>Scarlet-chested parrot</i>
<i>Myiopsitta monachus</i>	Perruche-souris	Conure veuve, perruche-moine	<i>Quaker parrot</i>
<i>Neophema pulchella</i>	Perruche turquoisine		<i>Turquoise parrot</i>
<i>Psittacula eques</i>	Perruche verte de la Réunion		<i>Mauritius parakeet</i>
<i>Barnardius zonarius semitorquatus</i>	Perruche Vingt-huit		<i>Twenty-eight parrot</i>
<i>Pionus senilis</i>	Pione à couronne blanche		<i>White-crowned pionus</i>
<i>Pionus menstruus</i>	Pione à tête bleue		<i>Blue-headed pionus</i>
<i>Pionus maximiliani</i>	Pione de Maximilien		<i>Scaly-headed pionus</i>
<i>Pionus seniloides</i>	Pione givrée		<i>White-capped parrot</i>
<i>Psittrichas fulgidus</i>	Psittrichas de Pesquet		<i>Pesquet's parrot</i>
<i>Strigops habroptilus</i>	Strigops kakapo		<i>Kakapo</i>
<i>Agapornis taranta</i>	Taranta		<i>Abyssian lovebird</i>
<i>Brotogeris versicolorus</i>	Touï à ailes variées		<i>White-winged parakeet</i>
<i>Brotogeris sanctithomae</i>	Touï à front d'or		<i>Tui parakeet</i>
<i>Forpus conspicillatus</i>	Touï à lunettes		<i>Spectacled parrotlet</i>
<i>Forpus xanthopterygius</i>	Touï de Spix	Perruche-moineau à ailes bleues	<i>Blue-winged parrotlet</i>
<i>Forpus passerinus</i>	Touï été	Perruche à croupion vert	<i>Green-rumped parrotlet</i>
<i>Brotogeris pyrrhopterus</i>	Touï flamboyant		<i>Grey-cheeked parakeet</i>
<i>Brotogeris tirica</i>	Touï tirica		<i>Plain parakeet</i>
<i>Poicephalus senegalus</i>	Youyou du Sénégal		<i>Senegal parrot</i>

Annexe 2 - Définition des mutations citées

Nom français	Décomposition de la coloration				Précisions sur la définition	Mode de transmission
	Mélanines	Psittacines	Coloration structurale	Répartition des pigments		
MUTATIONS INTÉRESSANT LES PSITTACINES						
Bleu ⁵	Inchangées	Supprimées	Inchangée	Inchangée		Autosomique récessif
Parbleu	Inchangées	Diminuées	Inchangée	Inchangée		Autosomique récessif
Bleu de mer ⁶					De 50% au vert	
Bleu turquoise					De 50% au bleu	
Aqua					50% psittacines	
Lavande					Réduction des psittacines différente selon région du corps	
Vert pomme					Hétérozygotie pour les 2 allèles mutés différents (Inséparable roséicollis)	
Tangerine	Inchangées	Rose/rouge en orange/jaune	Inchangée	Inchangée		Co-dominant
Joues jaunes	Inchangées	Orange en jaune (joues)	Inchangée	Inchangée		Lié au sexe, rarement autosomique dominant

Nom français	Décomposition de la coloration				Précisions sur la définition	Mode de transmission
	Mélanines	Psittacines	Coloration structurale	Répartition des pigments		
MUTATIONS INTÉRESSANT LES MÉLANINES						
Lutino	Supression	Inchangées	Inchangée	Inchangée		Récessif lié au sexe (rarement autosomique récessif)
Cinnamon	Brunes	Inchangées	Inchangée	Inchangée	Phénotype sauvage à fond jaune, yeux rouges	Récessif lié au sexe
Fauve					Phénotype sauvage à fond blanc	Lié au sexe
Brun	Totalement brunes	Inchangées	Inchangée	Inchangée		
Dilué	Diminuées	Inchangées	Inchangée	Inchangée	Phénotype plus proche du vert	Autosomique récessif
Pastel					Réduction de 50% des mélanines, phénotypes mutés plus foncés	
Jaune aux yeux noirs, suffusion verte					Phénotype muté plus clair, suffusion quand réduction de 80% des mélanines	
Ailes grises					Ailes avec du gris dans phénotype sauvage	
Ailes claires					Ailes de couleur plus claire	
Argenté					Phénotype sauvage avec du gris	
Faded	Diminuées	Inchangées	Inchangée	Inchangée	Diminution mélanines mais reste traces de noir et gris	Autosomique récessif ; lié au sexe (Perruche de Bourke, Perruche à collier)
Isabelle	Brun-rouge	Inchangées	Inchangée	Inchangée	Suppression eumélanines, remplacées par phaeomélanines	
Dilué dominant	Diminuées	Inchangées	Inchangée	Patchs colorés	Dilution légère des mélanines et patchs colorés ailes et corps	Autosomique dominant (co-dominant chez Perruche à collier)

Nom français	Décomposition de la coloration				Précisions sur la définition	Mode de transmission
	Mélanines	Psittacines	Coloration structurale	Répartition des pigments		
Dilution liée au sexe	Diminuées	Inchangées	Inchangée	Inchangée	Équivalent pour mélanines du parbleu	Lié au sexe
<u>Lime</u>					Plus foncé, proche phénotype sauvage	Parfois récessif
<u>Platine</u>					Plus clair	
Fallow	Brunes	Inchangées	Inchangée	Inchangée	Yeux rouges, légèrement plus dilué	Autosomique récessif
<u>Cendré</u>					Gris clair	
<u>Brun foncé</u>					Gris-brun	
<u>Bronze</u>					Brun	
<u>Fallow pâle</u>					Brun clair	
MUTATIONS INTÉRESSANT LA COLORATION STRUCTURALE						
Facteur foncé	Inchangées	Inchangées	Diminuée	Inchangée		Co-dominant
<u>Vert foncé (inséparables)</u>					Homozygote muté	
<u>Vert moyen (inséparables)</u>					Hétérozygote	
Gris-vert	Inchangées	Inchangées	Supprimée	Inchangée		Autosomique dominant
Violet	Inchangées	Inchangées	Foncée	Inchangée		Co-dominant
Slate	Inchangées	Inchangées	Structure de la plume modifiée	Inchangée	Comme gris partiel	Lié au sexe

Nom français	Décomposition de la coloration				Précisions sur la définition	Mode de transmission
	Mélanines	Psittacines	Coloration structurale	Répartition des pigments		
MUTATIONS MODIFIANT LA RÉPARTITION DES PIGMENTS DANS LE PLUMAGE						
Opaline	Inchangées	Inchangées	Inchangée	Mél ^{-1,3,} Psitt ⁺²	Plus mélanines centre de plume ; croissant extrémité	Lié au sexe
Pie dominante	Inchangées	Inchangées	Inchangée	Mél ⁻¹		Autosomique dominant
Pie aux yeux noirs	Inchangées	Inchangées	Inchangée	Mél ^{-1,3}	Rares plumes de phénotype sauvage seules ou tâches	Autosomique récessif
Pie récessive	Inchangées	Inchangées	Inchangée	Mél ^{-1,3}	Comme pie dominante	Autosomique récessif
Pie anti-dimorphisme	Pas dimorphisme sexuel	Pas dimorphisme sexuel	Pas dimorphisme sexuel	Mel ^{-1,3}		Autosomique récessif
Headspot pied	Inchangées	Inchangées	Inchangée	Tâche	Panachure uniquement sur la tête	Lié au sexe
Spangle	Supr patchs	Inchangées	Inchangée	Mél --- ¹ patchs	Suppression mélanines uniquement partie distale des plumes	Co-dominant
Mottle	Inchangées	Inchangées	Inchangée	Mél ⁻¹	Suppression des mélanines en tâches qui s'étendent avec l'âge	Autosomique récessif
Mélanistique	Inchangées	Inchangées	Inchangée	Mel ^{+ à} ^{1,4} ⁺⁺⁺	Extension régions avec mélanines	Autosomique récessif
Front rouge	Inchangées	Inchangées	Inchangée	Rouge ⁺⁺ ⁴	Extension régions avec rouge	Autosomique dominant

¹ **Mél** : Mélanines

² **Psitt** : Psittacines

³ - à --- : Pour les mutations pies, gradation de l'extension des panachures (de très peu étendues à très étendues)

⁴ + à +++ : Pour la mutation mélanistique, gradation de l'extension des régions colonisées par les mélanines (d'une extension limitée des mélanines à une colonisation presque complète du plumage) ; même processus pour l'extension des mélanines dans la mutation front rouge

⁵ **Mutation** : Appellation courante de la mutation

⁶ Mutation : Appellation particulière désignant une gamme restreinte de phénotypes mutés

Annexe 3 - Définition des combinaisons de mutations citées

Nom français	Décomposition de la coloration				Précisions sur la définition
	Mélanines	Psittacines	Coloration structurale	Répartition des pigments	
COMBINAISONS AVEC L'ALLÈLE BLEU					
Albinos	Supprimées	Supprimées	Inchangée	Inchangée	
Ivoire	Supprimées	Diminuées	Inchangée	Inchangée	
Gris	Brunes	Supprimées	Inchangée	Inchangée	
Blanc	Diminuées	Supprimées	Inchangée	Inchangée	Dilué clair
Argenté clair	Diminuées	Supprimées	Inchangée	Inchangée	Version plus foncée de la mutation diluée
Gris dilué	Diminuées	Supprimées	Supprimée	Inchangée	Version plus claire de la mutation diluée
Crème	Diminuées	Supprimées	Inchangée	Inchangée	
Bleu lime	Brunes ; diminuées	Supprimées	Inchangée	Inchangée	
Bleu platine	Brunes	Supprimées	Inchangée	Inchangée	
Cobalt	Brunes ; supprimées	Supprimées	Inchangée	Inchangée	
Mauve	Supprimées; diminuées	Supprimées	Inchangée	Inchangée	
Violet bleu	Inchangées	Supprimées	Diminuée	Inchangée	
Violet visuel	Diminuées	Supprimées	Diminuée	Inchangée	

Nom français	Décomposition de la coloration			
	Mélanines	Psittacines	Coloration structurale	Répartition des pigments
<u>COMBINAISON AVEC L'ALLÈLE LUTINO</u>				
Crème-ino	Inchangées	Diminuées	Inchangée	Mél- ¹ ; Psit + ²
<u>COMBINAISONS AVEC L'ALLÈLE CINNAMON</u>				
Fauve	Diminuées	Inchangées	Inchangée	Mél- ¹ ; Psit + ²
<i>Cinnamon olive</i>	Diminuées	Supprimées	Supprimée	Inchangée
<i>Cinnamon gris-vert</i>	Diminuées ; brunes	Supprimées	Supprimée	Inchangée
Jaune doré	Brunes	Inchangées	Diminuée	Inchangée
Jaune doré bleu	Brunes	Inchangées	Supprimée	Inchangée
Ailes en dentelles	Brunes ; diminuées	Inchangées	Inchangée	Inchangée
<u>COMBINAISONS AVEC L'ALLÈLE OPALINE</u>				
Bleu opaline	Diminuées	Supprimées	Diminuée	Inchangée
Lutino opaline	Diminuées	Supprimées	Diminuée	Inchangée
<i>Fallow opaline</i>	Brunes ; diminuées	Inchangées	Inchangée	Inchangée
Parbleu opaline	Brunes ; diminuées	Inchangées	Diminuée	Inchangée
Ivoire opaline	Inchangées	Supprimées	Foncée	Inchangée
<i>Cinnamon-lutino-opaline</i>	Brunes ; supprimées	Inchangées	Inchangée	Mél- ¹ ; Psit + ²
<i>Cinnamon albinos opaline</i>	Brunes ; supprimées	Supprimées	Inchangée	Mél- ¹ ; Psit + ²
Opaline argentée	Inchangées	Supprimées	Inchangée	Mél- ¹ ; Psit + ²
Fauve opaline	Supprimées	Inchangées	Inchangée	Mél- ¹ ; Psit + ²

Nom français	Décomposition de la coloration			
	Mélanines	Psittacines	Coloration structurale	Répartition des pigments
COMBINAISONS AVEC L'ALLÈLE DILUÉ				
Facteur foncé dilué	Diminuées	Supprimées	Inchangée	Inchangée
Dilution foncée	Diminuées	Inchangées	Diminuée	Inchangée
Cobalt dilué	Diminuées	Supprimées	Supprimée	Inchangée
Mauve diluée	Inchangées	Supprimées	Diminuée - ³	Inchangée
Cinnamon dilué	Inchangées	Supprimées	Diminuée -- ³	Inchangée
Cinnamon dilution foncée	Diminuées	Inchangées	Diminuée	Inchangée
COMBINAISON AVEC LES ALLÈLES PIES				
Pie vert foncé	Brunes	Inchangées	Inchangée	Mél- ¹ ; Psit + ²
Pie facteur foncé	Brunes	Inchangées	Inchangée	Mél- 1; Psit + ²
COMBINAISONS AVEC L'ALLÈLE MÉLANISTIQUE				
Cinnamon mélanistique	Inchangées	Inchangées	Diminuée	Mél- ¹ ; Psit + ²
Gris-vert mélanistique	Diminuées	Inchangées	Inchangée	Mél- ¹ ; Psit + ²

¹ **Mél -** : Diminution de l'aire de répartition des mélanines (pigments noirs) par rapport au phénotype sauvage

² **Psitt +** : Extension de l'aire de répartition des psittacines (pigments jaunes) par rapport au phénotype sauvage

³ - à -- : La coloration structurale est due à la couche nuageuse des barbes (élément support de la couleur dans les plumes). Lorsque la coloration structurale est affectée, la couche nuageuse peut voir son épaisseur diminuer (-) ou très fortement diminuer (--)

Annexe 4 - Bilan des appellations françaises et anglaises pour les mutations citées

Nom français	Appellations particulières (catégories phénotypiques pour certaines mutations)	Synonymes français	Nom anglais	Appellations particulières en anglais	Synonymes anglais	Appellation erronée
MUTATIONS INTÉRESSANT LES PSITTACINES						
Bleu		Tête blanche, masque blanc, face blanche, front blanc	Blue		<i>White-face, white-fronted</i>	
Parbleu		Bleu partiel, aqua, bleu américain, bleu marine, face pâle, pastel	Parblue		<i>Goldenface, yellowface mutant 2, marine, navy blue, pastelblue, pastelface</i>	
	<u>Bleu de mer</u>	Bleu pastel		<u>Seablue</u>		
	<u>Bleu turquoise</u>					
	<u>Aqua</u>					
	<u>Lavande</u>	Bleu à tête blanche, Bleu australien		<u>Lavender</u>	<i>Blue whiteface, australian blue</i>	
	<u>Vert pomme</u>	Vert de mer		<u>Applegreen</u>	<i>Seagreen</i>	
Tangerine		Mandarine, tête orange, masque orange	Orangeface		<i>Tangerine</i>	
Joues jaunes			Yellowface			

Nom français	Appellations particulières	Synonymes français	Nom anglais	Appellations particulières en anglais	Synonymes anglais	Appellation erronée
MUTATIONS INTÉRESSANT LES MÉLANINES						
Lutino		Rose-ino, Rubino, rosino	Lutino			
Cinnamon		Cannelle	Cinnamon			Isabelle
	<u>Fauve</u>	Faon		<u>Fawn</u>		Isabelle
Brun			Browning	-		
Dilué		Jaune	Dilute		<i>Yellow</i>	
	<u>Pastel</u>			<u>Pastel</u>		
	<u>Jaune aux yeux noirs, suffusion verte</u>			<u>Black-eyed yellow, green suffused</u>		
	<u>Ailes grises</u>	Argenté dominant		<u>Greywing</u>	<i>Edged</i>	
	<u>Ailes claires</u>			<u>Clearwing</u>		
	<u>Argenté</u>			<u>Silver</u>		
Faded			Faded		<i>West coast silver</i>	Isabelle, cinnamon récessif
Isabelle			Isabel			Appellation erronée
Dilué dominant		Argenté dominant	Dominant dilute		<i>Dominant silver</i>	<i>Fallow, Cinnamon</i> Dominant, Isabelle

Nom français	Appellations particulières	Synonymes français	Nom anglais	Appellations particulières en anglais	Synonymes anglais	Appellation erronée
Dilution liée au sexe		Pallid	Sex-linked dilute		Pallid	
	<u>Lime</u>	Jaune, ailes en dentelles, corps clair, ino, <i>cinnamon</i> yeux noirs, <i>fallow</i> , isabelle,		<u>Lime</u>	<i>Australian ino, australian cinnamon, yellow, lacewing, clearbody, dark-eyed cinnamon, UK cinnamon</i>	Cinnamon
	<u>Platine</u>	Argenté dominant		<u>Platinum</u>		
Fallow		Bouton d'or, tête jaune	Fallow		<i>Buttercup, Yellowhead</i>	Crème, jaune, pastel, isabelle, <i>cinnamon</i> récessif
	<u>Cendré</u>	Cendré, <i>fallow</i> fumé, argenté récessif		<u>Ashen</u>	<i>Ashen, Smokey fallow</i>	
	<u>Brun foncé</u>	Brun foncé		<u>Dun fallow</u>		
	<u>Bronze</u>	Bronze <i>fallow</i>		<u>Bronze fallow</u>		
	<u>Fallow pâle</u>	<i>Fallow</i> pale		<u>Pale fallow</u>		
MUTATIONS INTÉRESSANT LA COLORATION STRUCTURALE						
Facteur foncé	Olive	<i>Misty</i> (brumeux), kaki	Olive		<i>Misty, khaki</i>	Gris-vert, violet
	<u>Vert foncé (inséparables)</u>			<u>Dark green (inséparables)</u>		
	<u>Vert moyen (inséparables)</u>	Vert foncé, jade		<u>Medium green (inséparables)</u>	Dark green	
Gris-vert		Vert de gris, jade, kaki	Greygreen			Olive
Violet			Violet			
Slate		Ardoise	Slate			

Nom français	Appellations particulières	Synonymes français	Nom anglais	Appellations particulières en anglais	Synonymes anglais	Appellation erronée
MUTATIONS MODIFIANT LA RÉPARTITION DES PIGMENTS DANS LE PLUMAGE						
Opaline		Perlée, rose, pie, rouge, tête rose	<i>Opaline</i>			Rose, tête rose, rouge, perlé, pie
Pie dominante		Panachée dominante, pie australienne dominante, pie à bandes (Perruche ondulée)	<i>Dominant Pied</i>		<i>Australian pied, banded pied</i> (Perruche ondulée)	
Pie aux yeux noirs		Claire aux yeux noirs, claire aux yeux foncés	<i>Black-eyed Pied</i>		<i>Black-eyed clear, dark-eyed clear</i>	
Pie récessive		Panachée récessive, pie danoise	<i>Recessive Pied</i>		<i>Danish pied</i>	
Pie anti-dimorphisme			<i>ADM Pied</i>			
<i>Headspot pied</i>		Pie à tête tachetée	<i>Headspot pied</i>			
<i>Spangle</i>			<i>Spangle</i>			
<i>Mottle</i>			<i>Mottle</i>			
Mélanistique		Front-bleu, noir, tête noire, face noire	<i>Melanistic</i>		<i>Blue-fronted, black, blackface</i>	
Front rouge		Ventre rouge, suffusion rouge, rose, ruby	<i>Red-fronted</i>		<i>Red-bellied, red suffusion, rosa, ruby</i>	

Annexe 5 - Bilan des appellations françaises et anglaises pour les combinaisons de mutations citées

Nom français	Synonymes en français	Nom anglais	Synonymes en anglais
<u>COMBINAISONS AVEC L'ALLÈLE BLEU</u>			
Albinos	Bleu-lutino	Albino	
Ivoire	Cinnamon-bleu, ivorino, argenté, bleu ciel	Ivory	Silver, sky blue, cinnamon-blue
Gris	Gris vert- bleu	Grey	Greygreen-blue
Blanc	Dilué-bleu, jaune	White	Dilute-blue, yellow
Argenté clair	Dilué-bleu, blanc	Dilute blue	
Gris dilué	Argenté	Dilute grey	
Crème	Dilué-cinnamon-gris vert-bleu, cinnamon argenté, argenté tête blanche (Perruche calopsitte), suffusion jaune-cinnamon-gris vert-bleu (Perruche à collier)	Cream	Dilute-cinnamon-greygreen-blue
Bleu lime	Bleu texas corps clair (Perruche ondulée), bleu ciel (Perruche splendide), bleu ailes en dentelles (Perruche à collier)	Lime blue	Blue texas clearbody, sky blue, blue lacewing
Bleu platine	Platine tête blanche (Perruche calopsitte), bleu platine (Perruche à croupion rouge)	Platinum blue	Platinum blue, platinum whiteface
Cobalt	Bleu foncé, bleu-facteur foncé SF ¹	Cobalt	Blue-olive SF
Mauve	Bleu-olive DF ²	Mauve	Blue-olive DF, slate
Violet bleu	Bleu-violet DF ²	Violet blue	Blue-violet DF
Violet visuel	Bleu DF ² -facteur foncé SF ¹ - violet SF ¹	Visual violet	Blue DF-olive SF-violet SF
<u>COMBINAISON AVEC L'ALLÈLE LUTINO</u>			
Crème-ino	Parbleu-lutino	Creamino	Parblue-lutino
<u>COMBINAISONS AVEC L'ALLÈLE CINNAMON</u>			
Fauve	Cinnamon-gris vert-bleu, Cinnamon gris	Fawn	Cinnamon-greygreen-blue, cinnamon-grey
Cinnamon olive	Moutarde	Mustard	
Cinnamon gris-vert	Moutarde	Mustard	
Jaune doré	Cinnamon-lime, cinnamon platine	Golden yellow	
Jaune doré bleu	Lime ivoire	Blue golden yellow	Lime ivory
Ailes en dentelles	Cinnamon-lutino	Lacewing	

Nom français	Synonymes en français	Nom anglais	Synonymes en anglais
COMBINAISONS AVEC L'ALLÈLE OPALINE			
Bleu opaline	Perlé à tête blanche	Blue opaline	<i>Whiteface pearl</i>
Lutino opaline		Lutino opaline	
Fallow opaline	Rose	Fallow opaline	<i>Pink</i>
Parbleu opaline	Opaline tête jaune (Perruche ondulée), perlée à tête pâle ou à face pâle (Perruche calopsitte)	Parblue opaline	<i>Yellowface opaline, pastelface pearl</i>
Ivoire opaline	<i>Cinnamon</i> -bleu-opaline	Ivory opaline	<i>Cinnamon-blue-opaline</i>
Cinnamon-lutino-opaline	Opaline ailes en dentelles	Lacewing opaline	
Cinnamon albinos opaline	<i>Cinnamon</i> -bleu-lutino-opaline	Albino opaline	<i>Cinnamon-blue-lutino-opaline</i>
Opaline argentée	Opaline-bleu-dilué, perlé argenté à face blanche (Perruche calopsitte)	Silver opaline	<i>Opaline-blue-dilute</i>
Fauve opaline	<i>Cinnamon</i> -gris vert-bleu-opaline, <i>cinnamon</i> perlé à tête blanche (Perruche calopsitte)	Fawn opaline	<i>Cinnamon-greygreen-blue-opaline</i>

COMBINAISONS AVEC L'ALLÈLE DILUÉ			
Olive dilué	Facteur foncé DF ² -dilué	Olive dilute	
Dilution foncée	Olive SF ¹ -dilué	Dark dilute	
Cobalt dilué	Cobalt jaune	Dilute cobalt	
Mauve diluée	Mauve jaune	Dilute mauve	
Cinnamon dilué	<i>Cinnamon</i> jaune	Cinnamon dilute	
Cinnamon dilution foncée	<i>Cinnamon</i> -dilué-facteur foncé SF ¹	Cinnamon dark dilute	
COMBINAISON AVEC LES ALLÈLES PIES			
Pie vert foncé	Pie-olive SF ¹	Dark green pied	
Pie olive	Pie-olive DF ²	Olive pied	
COMBINAISONS AVEC L'ALLÈLE MÉLANISTIQUE			
Cinnamon mélanistique	<i>Cinnamon</i> noir	Cinnamon melanistic	<i>Black cinnamon</i>
Gris-vert mélanistique		Greygreen melanistic	

¹ SF: Simple facteur (l'allèle qui le précède est sous forme hétérozygote)

² DF : Double facteur (l'allèle qui le précède est sous forme homozygote)

Les annexes 6, 7 et 8 constituent une illustration des principales espèces et des principales mutations citées dans cette thèse.

L'annexe 6 présente la photographie d'une espèce pour chaque genre de Psittaciformes cité dans la partie sur la phylogénie, à l'exception des genres *Micropsitta* et *Prioniturus*. Les espèces sont classées en trois grands groupes selon la classification COI (*tableau 2*). Étant donné les importantes divergences entre les classifications, il a été choisi de présenter les genres dans chaque groupe par ordre alphabétique. Cela rend en outre la consultation de cette annexe plus facile. Est également présentée une photographie du phénotype sauvage pour toutes les espèces qui illustrent les principales mutations des annexes 7 et 8. Pour ces espèces, des individus mâle et femelle sont photographiés lorsque le dimorphisme sexuel est marqué. Si plusieurs espèces appartiennent à un même genre, elles sont également classées par ordre alphabétique.

L'annexe 7 illustre les principales mutations décrites dans cette thèse. Pour des raisons de simplicité et pour faciliter la comparaison de l'expression des mutations, les photographies intéressent un petit nombre d'espèces seulement, choisies parmi les plus représentatives de la mutation. Les mutations sont désignées par le terme utilisé dans cette thèse. Si une appellation différente est régulièrement employée dans l'espèce en question, elle est précisée dans le titre de la photographie. *Nota bene* : Les mutations violette et ventre rouge sont présentées sur des individus qui possèdent également une seconde mutation de couleur. Cette dernière est notifiée dans le titre de la photographie.

L'annexe 8 présente seulement certaines des combinaisons de mutations détaillées dans cette thèse. En effet, le nombre de combinaisons de mutations de couleur est bien trop important pour que toutes soient illustrées. Les quelques photographies retenues ont donc été choisies parmi les combinaisons les plus classiques et à titre d'exemple.

La plupart des photographies sont tirées de Wikipedia. L'auteur de la photographie a alors été cité tel qu'il est affiché sur le site internet. Si la photographie est placée dans le domaine public, il est juste noté que la source est Wikipedia. Toutes les photographies de M. Campagne sont tirées de son site internet (<http://grassparrots.free.fr/>). La photographie de M. Dulière vient également de son site internet (<http://thierry.duliere.free.fr/rosella/>). Les photographies légendées Fürst ont été prises par moi. Le reste des photographies provient de la banque de données de l'UOF et sont utilisées avec leur autorisation.

Annexe 6 – Photographies des principales mutations et combinaisons de mutations décrites

- *Strigopidae*



Nestor k a (*Nestor notabilis*)
(Photo Koljonen, Wikipedia)

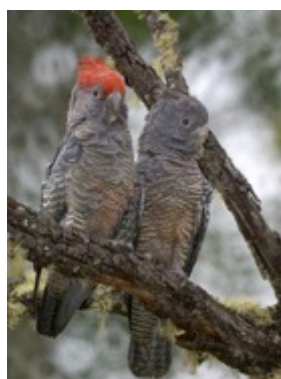


Strigops kakapo (*Strigops habroptilus*)
(Photo BS Thurner Hof, Wikipedia)

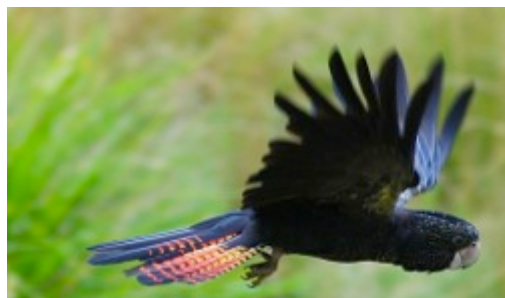
- *Cacatuidae*



Cacato s alba (*Cacatua alba*)
(Photo Wikipedia)



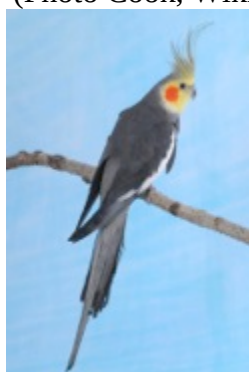
Cacato s          (*Callocephalon finbriatum*)
(Photo Cook, Wikipedia)



Cacato s banksien (*Calyptorhynchus magnificus*)
(Photo Campbell, Wikipedia)



Cacato s fun     (*Calyptorhynchus funereus*)
(Photo Cook, Wikipedia)



Perruche calopsitte m     (*Nymphicus hollandicus*)
(Photo Chartier, autorisation UOF)



Perruche calopsitte femelle (*Nymphicus hollandicus*)
(Photo Jayleane, Wikipedia)



Cacato s noir (*Probosciger aterrimus*)
(Photo Shizhao, Wikipedia)

- Psittacidae



Inséparable de Fischer
(*Agapornis fischeri*)
(Photo TheAlphaWolf, Wikipedia)



Inséparable roseicollis
(*Agapornis roseicollis*)
(Photo Fürst)



Perruche royale mâle (*Alisterus scapularis*)
(Photo Donald, Wikipedia)



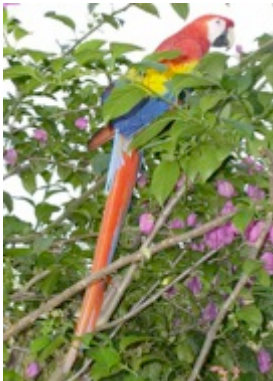
Amazone à front rouge
(*Amazona autumnalis*)
(Photo Wikipedia)



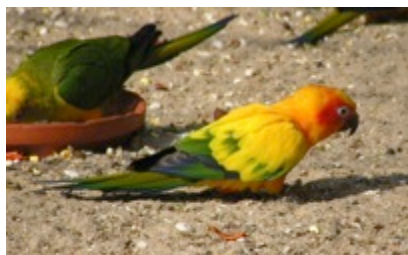
Ara hyacinthe (*Anodorhynchus hyacinthinus*)
(Photo Pourcelot, Wikipedia)



Perruche érythroptère mâle
(*Aprosmictus erythropterus*)
(Photo Benchill, Wikipedia)



Ara macao (*Ara macao*)
(Photo Belizian, Wikipedia)



Conure soleil (*Aratinga solstitialis*)
(Photo Moosh, Wikipedia)



Perruche de Barnard
(*Barnardius barnardi*)
(Photo Tarrant, Wikipedia)



Perruches Catherine
(*Bolborhynchus lineola*)
(Photo Weena, Wikipedia)



Touï tirica (*Brotogeris tirica*)
(Photo Sanches, Wikipedia)



Lori papou (*Charmosyna papou*)
(Photo Shoffner, Wikipedia)



Perroquet vasa (*Coracopsis vasa*)
(Photo 4028mdk09, Wikipedia)



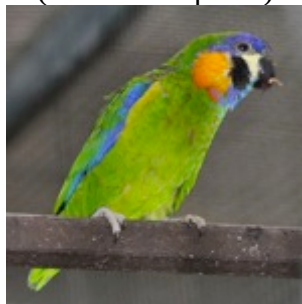
Perruche de Patagonie (*Cyanoliseus patagonus*)
(Photo Wikipedia)



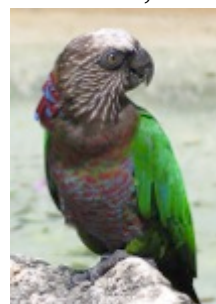
Ara de Spix (*Cyanopsitta spixii*)
(Photo Robert01, Wikipedia)



Kakariki à front rouge (*Cyanoramphus novaezelandiae*)
(Photo Mattern, Wikipedia)



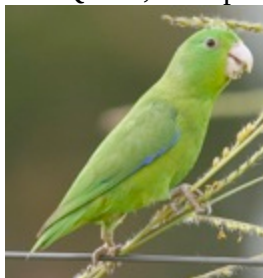
Psitacule à poitrine orange (*Cyclopsitta gulelmitertii*)
(Photo Quartl, Wikipedia)



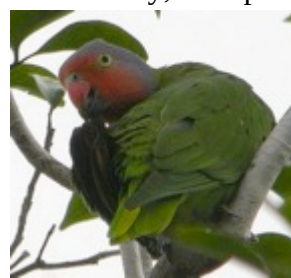
Papegeai maillé (*Deropterus accipitrinus*)
(Photo Bobby, Wikipedia)



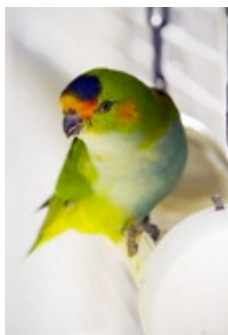
Couple d'Électus (*Eclectus roratus*), mâle à droite
(Photo Shiny Things, Wikipedia)



Touï de Spix (*Forpus xanthopterygius*)
(Photo Machado Carlos Lemes, Wikipedia)



Perruche de Geoffroy mâle (*Geoffroyus geoffroyi*)
(Photo markaharper1, Wikipedia)



Lori à couronne pourpre (*Glossopsitta porphyrocephala*)
(Photo laRuth, Wikipedia)



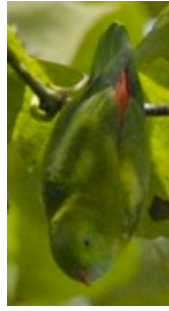
Caïque à queue courte (*Graydidascalus brachyurus*)
(Photo Snowmanradio, Wikipedia)



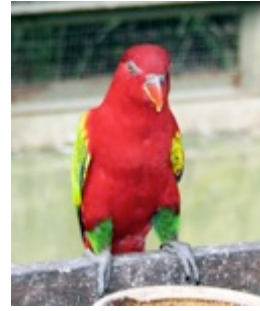
Conure dorée (*Guarouba guarouba*)
(Photo Ironman, Wikipedia)



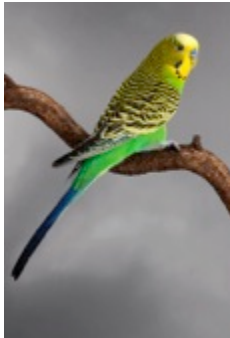
Perruche de Latham
(*Lathamus discolor*)
(Photo Wouters, Wikipedia)



Coryllis vernal (*Loriculus vernalis*)
(Photo Lip Kee Yap, Wikipedia)



Lori noire (*Lorius garrulus*)
(Photo Powell, Wikipedia)



Perruche ondulée
(*Melopsittacus undulatus*)
(Photo Rocher, autorisation UOF)



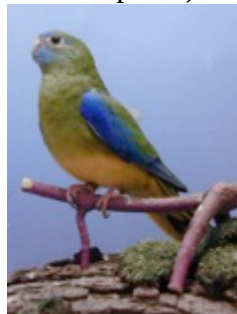
Perruche-souris (*Myiopsitta monachus*)
(Photo Lip Kee Yap, Wikipedia)



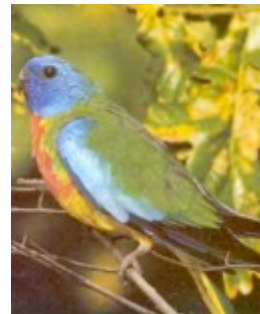
Perruche élégante (*Neophema elegans*)
(Photo Quartl, Wikipedia)



Perruche turquoise mâle
(*Neophema pulchella*)
(Photo Hennebique, autorisation UOF)



Perruche turquoise femelle
(*Neophema pulchella*)
(Photo Malburet, autorisation UOF)



Perruche splendide
(*Neophema splendida*)
(Photo Fnature, Wikipedia)



Perruche de Bourke femelle
(*Neopsephotus bourkii*)
(Photo Campagne)



Perruche de Bourke mâle
(*Neopsephotus bourkii*)
(Photo Campagne)



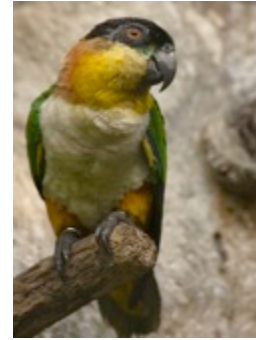
Perruche à bonnet bleu
(*Northiella haematogaster*)
(Photo Fnature, Wikipedia)



Perruche terrestre (*Pezoporus wallicus*)
(Photo Aviceda, Wikipedia)



Lori des Fidji (*Phigys solitarius*)
(Photo Aviceda, Wikipedia)



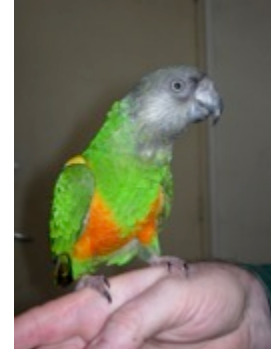
Caïque maïpouri (*Pionites melanocephalus*)
(Photo Tan, Wikipedia)



Pione à tête bleue (*Pionus menstruus*)
(Photo Yves5, Wikipedia)



Perruche omnicolore (*Platycercus eximius*)
(Photo Keresh, Wikipedia)



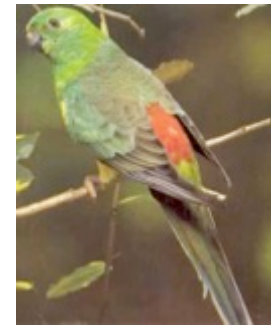
Youyou du Sénégal (*Poicephalus senegalus*)
(Photo Fürst)



Perruche de Barraband (*Polytelis swainsonii*)
(Photo Wikipedia)



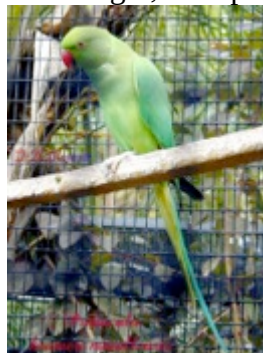
Perruche Pompadour (*Prosopeia tabuensis*)
(Photo Wright, Wikipedia)



Perruche à croupion rouge (*Psephotus haematonotus*)
(Photo FNature, Wikipedia)



Groupe de Touï aymara (*Psilopsiagon aymara*)
(Photo Nes, Wikipedia)



Perruche à collier femelle (*Psittacula krameri*)
(Photo Meunier, autorisation UOF)



Perruche à collier mâle (*Psittacula krameri*)
(Photo Meunier, autorisation UOF)



Psittacule d'Edwards
(*Psittaculirostris edwardsii*)
(Photo birdsphotos, Wiikipedia)



Perroquet gris du Gabon
(*Psittacus erithacus*)
(Photo Bugallo Sanchez, Wikipedia)



Psittrichas de Pesquet
(*Psittrichas fulgidus*)
(Photo Wikipedia)



Perruche à tête pourpre
(*Purpureicephalus spurius*)
(Photo Bradford, Wikipedia)



Conures à joues vertes
(*Pyrrhura molinae*)
(Photo Tiernensch, Wikipedia)



Conure à gros bec
(*Rhynchopsitta pachyrhyncha*)
(Photo Stavenn, Wikipedia)



Perruche de Müller
(*Tanygnathus sumatranus*)
(Photo Lin, Wikipedia)



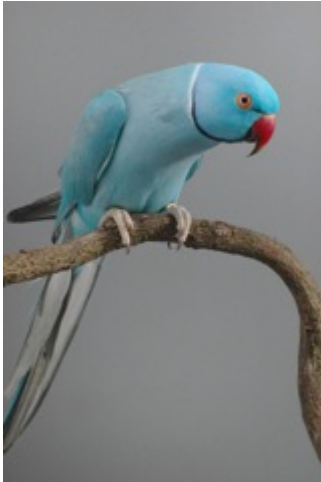
Couple de Loriquets à tête bleue (*Trichoglossus haematodus*)
(Photo Channoy, autorisation UOF)



Couple de Cricks à ventre bleu avec femelle à gauche et mâle à droite (*Triclaria malachitacea*)
(Photo Lin, Wikipedia)

Annexe 7 : Photographie des principales mutations

- Mutation bleue



Perruche à collier mâle
(*Psittacula krameri*)



Perruche à collier femelle
(*Psittacula krameri*)



Perruche calopsitte mâle
(*Nymphicus hollandicus*)

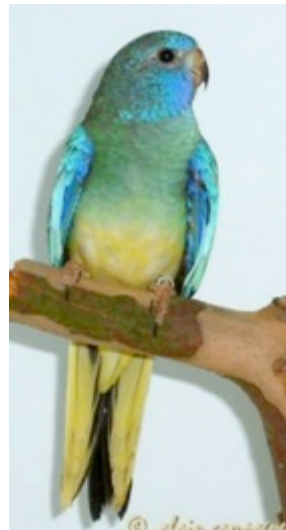
(Photos Chartier, autorisation UOF)

La mutation bleue empêche l'expression des psittacines. Sur les régions vertes, dans le phénotype sauvage, seule la coloration structurale donne la couleur, d'où le bleu. Sur les régions dépourvues de coloration verte, comme la tête jaune de la Perruche calopsitte sauvage, le plumage devient blanc.

- Mutation parbleue



Perruche splendide
(*Neophema splendida*)
dite bleu turquoise
(Photo Campagne)



Perruche splendide
(*Neophema splendida*)
dite vert-de-mer (vert pomme)
(Photo Campagne)



Perruche calopsitte
(*Nymphicus hollandicus*)
dite face pâle
(Photo Chartier, autorisation UOF)

La mutation parbleue inhibe partiellement la synthèse des psittacines. La mutation bleu turquoise supprime plus de 50% des psittacines (couleur proche du bleu), la mutation vert pomme (ou vert-de-mer) supprime moins de 50% des psittacines (couleur proche du vert).

- Mutation *tangerine*

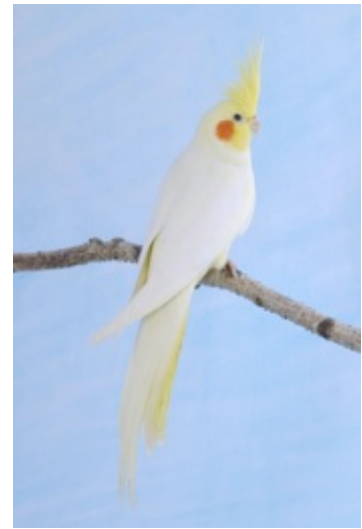


Inséparable roseicollis
tangerine (*Agapornis*
roseicollis) dit masque
orange (Photo Chartier,
autorisation UOF)

- Mutation lutino



Inséparable roseicollis lutino
(*Agapornis* *roseicollis*)
(Photo roseicollis, source
Wikipedia)



Perruche calopsitte lutino
(*Nymphicus* *hollandicus*)
(Photo Chartier, autorisation
UOF)

La mutation *tangerine* transforme respectivement les psittacines roses et rouges en psittacines oranges et jaunes.

La mutation lutino inhibe la synthèse des mélanines. Dans les régions dépourvues de psittacines, le plumage apparaît blanc (cas de la Perruche calopsitte). Dans les régions vertes dans le phénotype sauvage, les plumes deviennent jaunes (cas de l'Inséparable roseicollis).

- Mutation *cinnamon*



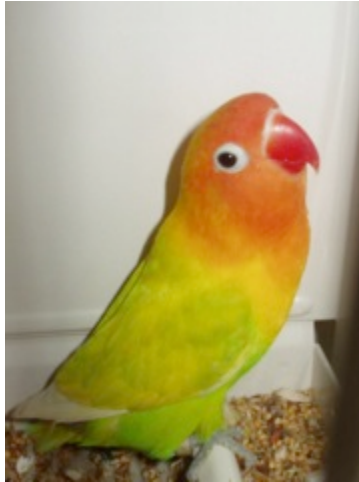
Perruche splendide femelle *cinnamon*
(*Neophema* *splendida*)
(Photo Campagne)



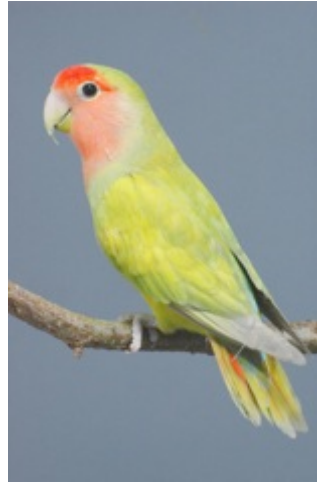
Perruche turquoisine *cinnamon* (*Neophema*
pulchella)
(Photo Campagne)

La mutation *cinnamon* empêche la formation de mélanine noire : les mélanines restent brunes sur l'ensemble du plumage. Les yeux sont rouges ou bruns, mais pas noirs.

- Mutation diluée



Inséparable roseicollis dilué
(*Agapornis roseicollis*)
(Photo Channoy, autorisation UOF)



Inséparable de Fischer dilué
(*Agapornis fischeri*)
dit ailes grises
(Photo Chartier, autorisation UOF)

- Mutation *faded*



Perruche élégante *faded*
(*Neophema elegans*)
(Poto Campagne)

La mutation diluée provoque une diminution de la densité en mélanines dans les plumes. Elle est qualifiée d'ailes grises quand les mélanines noires des ailes de l'oiseau de phénotype sauvage deviennent grises et non noires ni blanchâtres (cas de l'Inséparable de Fischer).

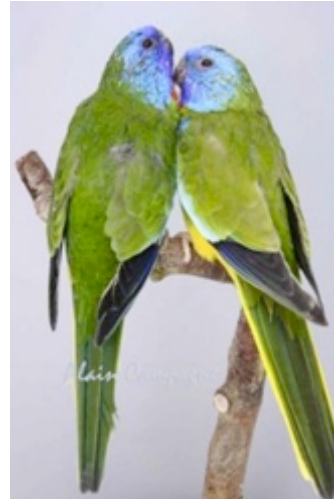
La mutation *faded* permet une diminution de la concentration en mélanines dans les plumes mais ne supprime pas toute trace de gris foncé et de noir.

- Mutation dilué dominant



Perruche calopsitte dilué dominant
(*Nymphicus hollandicus*)
dite argentée face blanche
(Photo Chartier, autorisation UOF)

- Mutation dilution liée au sexe



Perruches splendides dilution liée au sexe dit *pallid*
à droite, phénotype sauvage à gauche
(*Neophema splendida*)
(Photo Campagne)

La mutation dilué dominant diminue légèrement la concentration en mélanines dans les plumes et donne des taches colorées réparties sur le corps et les ailes.

La mutation dilution liée au sexe inhibe partiellement la synthèse des mélanines.

- Mutation *fallow*



Perruche de Bourke *bronze fallow*
(*Neopsephotus bourkii*)
(Photo Campagne)



Perruche de Bourke *pale fallow* (*Neopsephotus bourkii*)
(Photo Campagne)

La mutation *fallow* transforme les mélanines noires en pigments bruns et donne des yeux rouges mais, contrairement à la mutation *cinnamon*, elle suit un mode de transmission récessif. Le phénotype est brun dans la variété *bronze fallow* et brun clair dans la variété *pale fallow*.

- Mutation facteur foncé

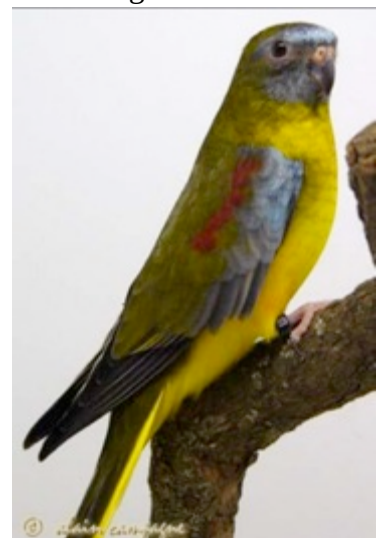


Perruche turquoise
hétérozygote pour le locus
facteur foncé (*Neophema pulchella*)
(Photo Campagne)



Perruche turquoise
homozygote pour le locus
facteur foncé (*Neophema pulchella*)
(Photo Campagne)

- Mutation gris-vert



Perruche turquoise gris-vert
(*Neophema pulchella*)
(Photo Campagne)

La mutation facteur foncé diminue l'épaisseur de la couche nuageuse, ce qui rend la coloration structurale plus foncée (vert foncé notamment).

La mutation gris-vert supprime totalement la couche nuageuse. La coloration structurale est donc plus foncée.

- Mutation violette



Perruche ondulée violette (et bleue)
(*Melopsittacus undulatus*)
 (Photo Channoy, autorisation UOF)

- Mutation *slate*



Perruche ondulée *slate* (*Melopsittacus undulatus*)
 (Photo Channoy, autorisation UOF)

La mutation violette modifie la coloration structurale en la rendant plus foncée.

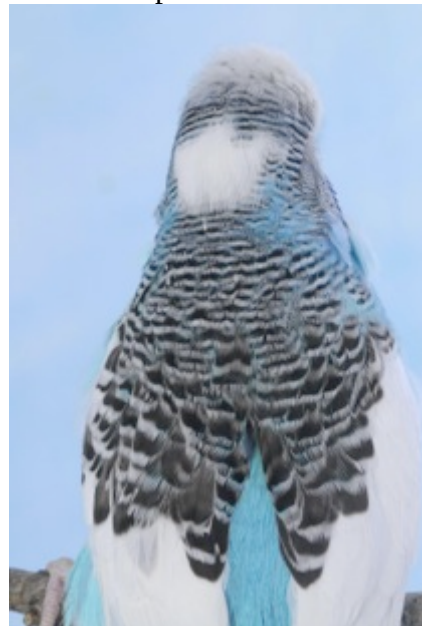
La mutation *slate* altère la structure de la plume, ce qui modifie la distorsion de la lumière.

- Mutation opaline



Perruche de Bourke mâle opaline
(*Neopsephotus bourkii*)
 (Photo Chartier, autorisation UOF)

- Mutation pie dominante



Perruche ondulée pie dominante (et bleue)
(*Melopsittacus undulatus*)
dite pie australienne
 (Photo Chartier, autorisation UOF)

La mutation opaline diminue les aires de répartition des mélanines dans les plumes au profit des psittacines : les mélanines disparaissent du centre des plumes et sont repoussées à l'extrémité.

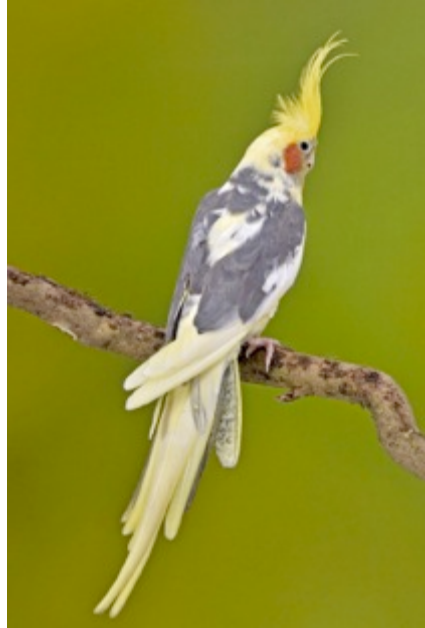
La mutation pie dominante supprime les mélanines dans certaines régions du plumage.

- Mutation pie récessive



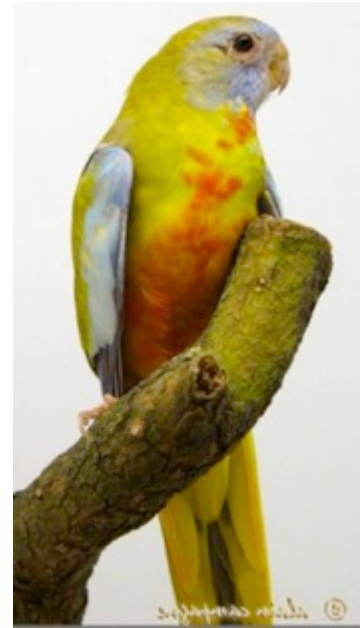
Perruche ondulée pie récessive
(et bleue) (*Melopsittacus*
undulatus)
dite pie danoise
(Photo Chartier, autorisation
UOF)

- Mutation pie ADM



Perruche calopsitte mâle pie
ADM (*Nymphicus hollandicus*)
(Photo Chartier, autorisation
UOF)

- Mutation ventre rouge



Jeune Perruche splendide
ventre rouge (et
cinnamon) (*Neophema*
splendida)
(Photo Campagne)

La mutation pie récessive supprime les mélanines dans certaines régions du plumage. Elle diffère de la mutation pie dominante notamment par son mode de transmission récessif.

La mutation pie ADM supprime les mélanines dans certaines régions du plumage et abolit le dimorphisme sexuel. Chez cette perruche calopsitte mâle, le jaune des joues n'est plus visible et les rectrices comportent des stries jaunes habituellement présentes chez la femelle.

La mutation ventre rouge augmente la surface d'extension des psittacines rouges sur le corps (ventre ou poitrail).

Annexe 8 : Photographies de certaines combinaisons de mutations citées dans la thèse

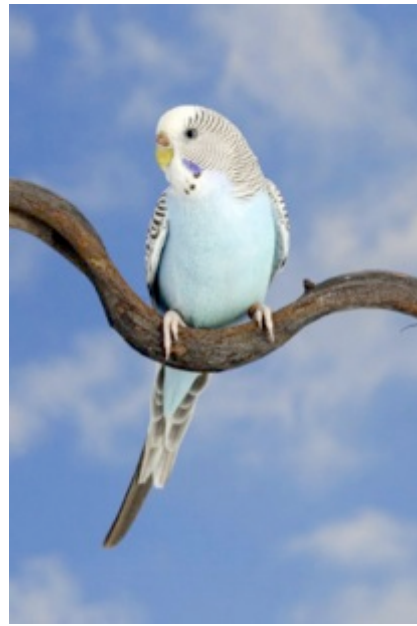
- Mutation bleu-lutino



Perruche à collier (*Psittacula krameri*)
dite albinos

(Photo Sugarvalley, source Wikipedia)

- Mutation *cinnamon*-bleu



Perruche ondulée (*Melopsittacus undulatus*)
dite ivoire

(Photo Rocher, autorisation UOF)

La mutation albinos supprime à la fois les mélanines (mutation lutino) et les psittacines (mutation bleue).

La mutation ivoire supprime les psittacines (mutation bleue) et empêche la transformation des mélanines brunes en mélanines noires (mutation *cinnamon*).

- Mutation gris vert-bleu



Perruche ondulée
(*Melopsittacus undulatus*)
dite grise
(Photo Channoy,
autorisation UOF)

- Mutation gris vert-bleu-dilué



Perruche splendide mâle
(*Neophema splendida*)
dite grise
(Photo Campagne)

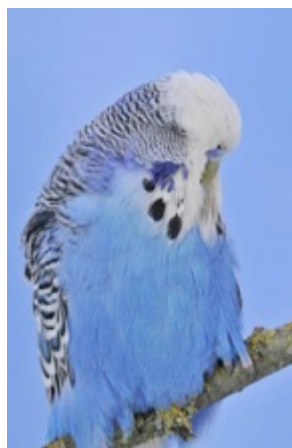


Perruche à collier (*Psittacula krameri*)
dite gris dilué ou grise récessive
(Photo Chartier, autorisation UOF)

La mutation grise supprime les psittacines (mutation bleue) et supprime la couche nuageuse (mutation gris-vert).

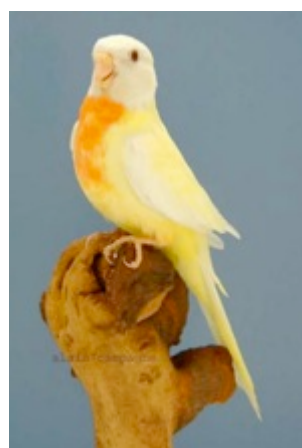
La mutation gris dilué supprime les psittacines (mutation bleue), supprime la couche nuageuse (mutation gris-vert) et diminue la concentration en mélanines dans le plumage (mutation diluée).

- Mutation bleu-facteur foncé
sous forme hétérozygote



Perruche ondulée
(*Melopsittacus undulatus*)
dite cobalt
(Photo Chartier, autorisation
UOF)

- Mutation parbleu-lutino



Perruche splendide mâle
(*Neophema splendida*)
dite crème-ino
(Photo Campagne)

- Mutation *cinnamon*-gris vert-bleu



Perruche splendide
(*Neophema splendida*)
dite fauve
(Photo Campagne)

La mutation cobalt supprime les psittacines (mutation bleue) et diminue l'épaisseur de la couche nuageuse (mutation facteur foncé).

La mutation crème-ino supprime une partie des psittacines (mutation parbleue) et supprime totalement les mélanines (mutation lutino).

La mutation fauve transforme les mélanines noires en mélanines brunes (mutation *cinnamon*) et supprime les psittacines (mutation bleue) et la couche nuageuse (mutation gris-vert).

- Mutation bleu-opaline



Perruche calopsitte
(*Nymphicus hollandicus*)
dite perlée à face blanche
(Photo Chartier,
autorisation UOF))

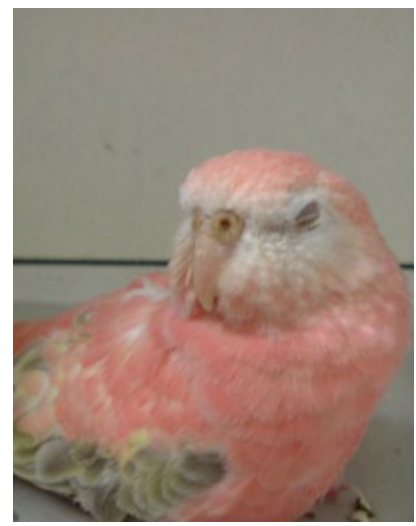
La mutation perlée à face blanche supprime les psittacines (mutation bleue) et modifie la répartition des pigments dans les plumes (mutation opaline).

- Mutation lutino-opaline



Perruche de Bouke lutino-opaline
(*Neopsephotus bourkii*)
(Photo Campagne)

- Mutation *fallow*-opaline

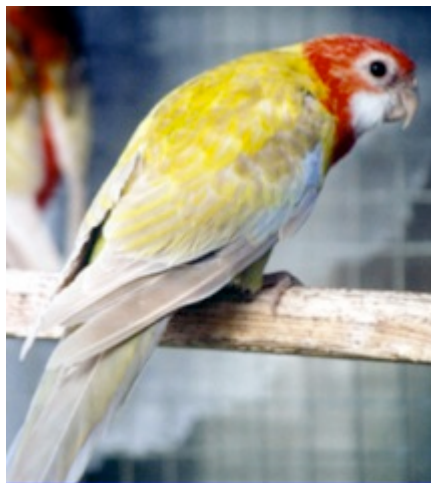


Perruche de Bourke opaline-
pale fallow (*Neopsephotus*
bourkii)
dite rose
(Photo Campagne)

La mutation lutino-opaline supprime les mélanines (mutation lutino) et modifie la répartition des pigments dans les plumes (mutation opaline).

La mutation rose diminue la concentration en mélanines (mutation *fallow*) et modifie la répartition des pigments dans les plumes (mutation opaline).

- Mutation *cinnamon*-dilué



Perruche omnicolore *cinnamon*-diluée (*Platycercus eximius*)
dite *cinnamon*-jaune

(Photo Dulière)

La mutation *cinnamon*-dilué transforme les mélanines noires en pigments bruns (mutation *cinnamon*) et diminue la densité en mélanines des plumes (mutation diluée).

DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DE LA COULEUR CHEZ LES ESPÈCES DE PERRUCHES ET DE PERROQUETS ÉLEVÉS EN CAPTIVITÉ

NOM et Prénom : FÜRST Anna

Résumé

Les Psittaciformes constituent un vaste ordre de la classe des oiseaux (*Aves*). Ils sont connus pour leur extraordinaire variété de couleurs. Depuis plusieurs dizaines d'années, des éleveurs passionnés cherchent à fixer les différentes mutations de couleur et à mieux comprendre comment les obtenir. Le corollaire malheureux à cet état de fait est une multiplication des appellations se rapportant aux différentes mutations, tant d'une espèce à l'autre qu'au sein d'une même espèce. Par ailleurs, peu d'études scientifiques portent sur le génome des Psittaciformes. L'objectif de cette thèse est de faire le point sur les connaissances touchant aux mutations de couleur chez les Psittaciformes, dans le but d'homogénéiser les appellations. Ce travail commence par un bilan des études scientifiques réalisées sur le génome des Psittaciformes et sur l'origine de leurs couleurs. Dans un second temps, toutes les mutations et tous les loci décrits dans la littérature sont répertoriés, avec leurs nombreuses dénominations françaises et anglaises. Cette thèse constitue un premier effort d'uniformisation des appellations de mutations de couleur chez les Psittaciformes.

Mots clés GÉNÉTIQUE – DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE – MUTATION – PLUMAGE – COULEUR – PSITTACIFORME – PERRUCHE - PERROQUET

Jury :

Président :

Directeur : Pr. Courreau (Professeur à l'ENVA)

Assesseur : Dr. Abitbol (Maître de conférences à l'ENVA)

GENETIC BASIS OF FEATHER COLORS IN PARROTS AND PARAKEETS BRED IN CAPTIVITY

SURNAME : FÜRST

Given name : Anna

Summary

Psittaciformes are a large order in the avian class (Aves). They are known for their extraordinary variety of colors. For the last few decades, some breeders tried to fix the different color mutations and to better understand how to obtain them. Sadly this led to an increase in the number of names for these mutations. Besides, only a few scientific studies deal with the genome of Psittaciformes. The purpose of this thesis is to evaluate the current knowledge of the color's mutations in Psittaciformes, in order to homogenize the names. This work begins with an outcome of the scientific studies about the genome of the Psittaciformes and the origin of their colors. In a second time, all the mutations and all the loci described in the litterature are listed, with all their french and english denominations. This thesis is a first effort to standardize the names of the colors mutations in the Psittaciformes.

**Keywords GENETIC – GENETIC DETERMINISM – MUTATION – FEATHER -
COLOR – PSITTACIFORME – PARAKEET - PARROT**

Jury :

President :

Director : Pr. Courreau (Professeur à l'ENVA)

Assessor : Dr. Abitbol (Maître de conférences à l'ENVA)