

Génétique de la qualité de l'œuf

C. BEAUMONT¹, F. CALENGE¹, H. CHAPUIS², J. FABLET³, F. MINVIELLE^{4,5}, M. TIXIER-BOICHARD^{4,5}

¹ INRA, UR83 Recherches Avicoles, F-37380 Nouzilly, France

² Syndicat des Sélectionneurs Avicoles et Aquacoles Français, F-37380 Nouzilly, France

³ Institut de Sélection Animale, 5 rue Buffon, F-22003 Saint-Brieuc, France

⁴ INRA, UMR1313 Génétique Animale et Biologie Intégrative, F-78352 Jouy-en-Josas, France

⁵ AgroParisTech, Génétique Animale et Biologie Intégrative, 16 rue Claude Bernard, F-75231 Paris, France

Courriel : michele.boichard@jouy.inra.fr

La sélection a considérablement amélioré le nombre d'œufs et l'efficacité alimentaire des poules pondeuses, mais qu'en est-il de la qualité de l'œuf? Elle se décline en plusieurs composantes dont la variabilité génétique est souvent importante, permettant une sélection directe ou indirecte. Les mécanismes déterminant la qualité sous toutes ses facettes commencent à être mieux compris grâce à la génétique moléculaire, par exemple pour la qualité sanitaire.

Grâce à la sélection réalisée au cours du 20^{ème} siècle, la poule pondeuse actuelle produit plus de 300 œufs en une année de production, alors que la poule de jungle pond en séries quelques dizaines d'œufs seulement au cours d'une saison. Depuis les années 90, dans les pays développés, l'importance accordée aux critères de poids et de qualité des œufs s'est accrue aux dépens des critères classiques de quantité. Le consommateur choisit d'abord les œufs sur leur aspect extérieur et c'est pour cette raison que, selon la réglementation en vigueur (CE 589/2008), les œufs sont classés en fonction de leur poids et de la couleur de la coquille. Mais le consommateur est également sensible à la qualité interne de l'œuf, en particulier à l'aspect du jaune et à la clarté du blanc. De plus, l'œuf est non seulement le produit commercial d'une filière mais aussi le milieu de développement de l'embryon, de sorte que les critères de sélection de la poule pondeuse doivent également considérer l'aptitude à produire des œufs aptes à la reproduction. De nombreux paramètres sont donc à prendre en compte par le sélectionneur. Par ailleurs, l'attention de la société est de plus en plus tournée vers le mode de production des œufs, qui doit être «éthiquement acceptable» par le consommateur, ce qui pousse les sélectionneurs à rechercher de nouveaux critères de sélection prenant en compte l'adaptation des poules

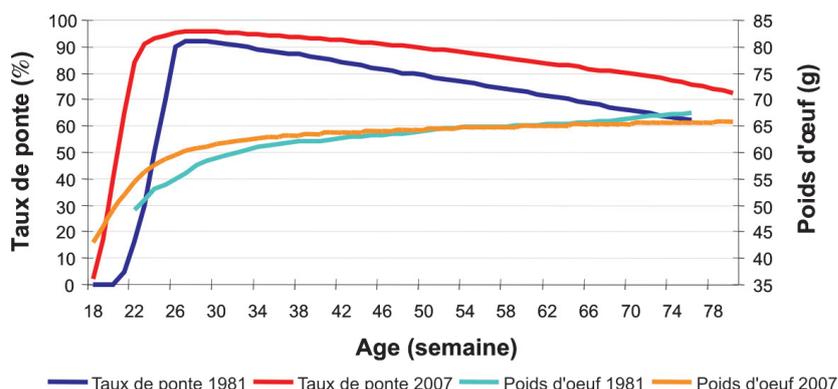
à l'environnement et intégrant les modes d'élevage alternatifs. Il est donc particulièrement opportun d'examiner la réponse à la sélection déjà réalisée et de faire le bilan des connaissances sur le déterminisme génétique des différentes composantes de la qualité de l'œuf. Cette synthèse portera sur la poule pondeuse mais aussi la caille, également utilisée pour la production d'œufs de consommation. Les palmipèdes ne seront pas considérés ici car ces espèces ne sont pas utilisées en France pour la production d'œufs de consommation, même s'ils peuvent l'être en Asie, où sont sélectionnées des souches de cane pondeuse.

1 / Variabilité génétique des caractères de production d'œufs

1.1 / Nombre d'œufs : mesure de la production d'œufs et critères de sélection

La courbe de ponte classique est divisée en 3 ou 4 périodes : la montée, le pic, la persistance laquelle peut être éventuellement subdivisée (figure 1). L'objectif de sélection est une montée rapide et un maintien de la production d'œufs du calibre souhaité tout au long de la vie de l'animal.

Figure 1. Evolution de la courbe de ponte et du poids d'œuf entre 1981 et 2007.



Source : Institut de Sélection Animale 2009.

Tableau 1. Héritabilités moyennes estimées chez les lignées commerciales de poule pondeuse pour le nombre d'œufs (source : Institut de Sélection Animale 2009).

Nombre d'œufs par période	Pondeuses œufs bruns	Pondeuses œufs blancs
Avant pic	0,42 ± 0,06	0,51 ± 0,06
Au pic (24-34 semaines)	0,28 ± 0,04	0,14 ± 0,02
Persistance	0,18 ± 0,02	0,25 ± 0,05
Fin de ponte	0,27 ± 0,03	0,26 ± 0,03

Les paramètres génétiques usuels pour le nombre d'œufs chez la poule figurent dans le tableau 1 où sont distinguées les valeurs moyennes estimées chez les pondeuses à œufs bruns ou blancs. L'héritabilité moyenne du nombre d'œufs total sur un cycle de ponte est de l'ordre de 0,20 à 0,25 ; elle est plus élevée en début de ponte car la production est alors influencée par l'âge d'entrée en ponte, qui est fortement héritable. La plus grande partie des œufs est produite pendant la phase de persistance, où l'héritabilité est modérée. Les méthodes d'estimation de l'héritabilité ont évolué avec l'utilisation des méthodes du maximum de vraisemblance restreint (REML) pour tenir compte du caractère dissymétrique de la distribution du nombre d'œufs et du fait que la population est en cours de sélection.

Chez la caille, quelques estimations REML de la variation génétique des caractères associés à la production d'œufs (Minvielle 1998) sont venues s'ajouter récemment aux données antérieures. Ainsi, l'héritabilité du nombre d'œufs était proche de 0,4 dans deux lignées (DD et EE) d'origines distinctes développées à l'INRA ce qui s'accorde tout à fait avec les résultats antérieurs (Marks 1990).

La perspective de l'abandon de la cage conventionnelle en 2012 dans l'Union Européenne et le développement de modes de production alternatifs suscitent des questions sur la pertinence des paramètres génétiques estimés sur des animaux élevés en

cages individuelles. La sélection des pondeuses au sol représente actuellement un nouvel enjeu pour le sélectionneur : avec les techniques actuelles, l'utilisation de nids-trappes induit une perte d'information et réduit la valeur des héritabilités. La définition de méthodes et de critères de sélection pour la ponte au sol suscite de nouveaux travaux où la qualité de l'œuf en particulier sanitaire, devra également être prise en compte.

1.2 / Poids de l'œuf

Le poids de l'œuf est le premier critère marchand de ce produit. Il varie avec l'âge de la poule : il est faible en début de ponte et augmente de façon non linéaire ensuite (figure 1).

L'objectif recherché est d'obtenir le plus rapidement possible l'optimum, sans produire des œufs trop gros en fin de ponte, ce qui nécessite plusieurs pesées au cours du cycle de sélection. L'héritabilité est élevée et peu influencée par le stade de ponte (tableau 2).

Chez la caille, les estimations de l'héritabilité du poids de l'œuf varient entre 0,35 et 0,83 (Minvielle 1998, Sezer 2007) et la valeur de 0,50 semble être la plus courante. On a systématiquement trouvé une corrélation génétique négative entre le nombre et le poids des œufs, variant entre - 0,55 et - 0,07 selon les lignées et les méthodes statistiques utilisées (Marks 1990, Minvielle 1998).

Tableau 2. Héritabilités moyennes estimées pour les caractères de qualité des œufs chez les lignées commerciales de poule pondeuse (source : Institut de Sélection Animale 2009).

Caractère	Pondeuses œufs bruns	Pondeuses œufs blancs
Poids d'œuf au pic	0,60 ± 0,02	0,61 ± 0,03
Poids d'œuf persistance	0,60 ± 0,04	0,68 ± 0,03
Poids d'œuf fin de ponte	0,57 ± 0,04	0,61 ± 0,03
Force de fracture au pic	0,29 ± 0,05	0,25 ± 0,03
Force de fracture persistance	0,32 ± 0,01	0,33 ± 0,04
Force de fracture fin de ponte	0,30 ± 0,02	0,29 ± 0,02
Déformation persistance	0,34 ± 0,02	0,35 ± 0,02
Déformation fin de ponte	0,31 ± 0,04	0,31 ± 0,06

1.3 / Solidité de la coquille

La coquille, emballage naturel de l'œuf, doit résister aux différentes agressions qu'elle subit et qui diffèrent entre le milieu de production et l'étagage de sélection où les conditions d'ambiance sont optimisées. Le sélectionneur ne travaille pas sur le taux d'œufs cassés ou fêlés car l'incidence (de 3 à 8%) est inférieure à ce que l'on observe sur le terrain. Par conséquent, la solidité de la coquille est appréciée par des mesures directes et indirectes.

Parmi les mesures directes, la déformation de la coquille sous une charge donnée appliquée à l'équateur de l'œuf ou la charge de rupture sont des mesures classiquement réalisées. Les héritabilités utilisées pour la sélection des lignées commerciales sont de l'ordre de 0,3 et varient peu en fonction de l'âge (tableau 2). Les corrélations entre les mesures réalisées à différents stades du cycle de production varient de 0,65 à 0,90. Plus récemment, la solidité est appréciée à partir de l'analyse des fréquences acoustiques de résonance (De Ketealere *et al* 2002, Dunn *et al* 2005) ; cette mesure présente une héritabilité élevée (0,53) et une forte corrélation favorable avec les mesures classiques de résistance de la coquille. De plus, elle peut être utilisée comme un prédicteur de la probabilité de casse à l'emballage (Bain *et al* 2006).

Les mesures indirectes peuvent être destructives (poids de la coquille rapporté à 100 g d'œuf ou par unité de surface) ou non (densité de l'œuf). Cette dernière peut être obtenue par mesure de la gravité spécifique, en trempant les œufs dans des bacs d'eau de salinité croissante (entre 1,060 et 1,100 mg/cm³) pour noter la densité dans laquelle l'œuf flotte. Cette méthode permet la mesure simultanée d'un grand nombre d'œufs (30 à la fois environ) sans affecter les taux d'éclosion. Une densité inférieure à 1,08 serait associée à une plus forte mortalité embryonnaire, et un moindre taux d'éclosion dans les souches de type chair (Bennett 1992). Cette mesure de densité, dont l'héritabilité varie de 0,22 à 0,45, est de moins en moins utilisée, au profit notamment d'une sonde à ultrasons capable d'estimer précisément l'épaisseur de coquille en tout point de l'œuf. De plus, ce système acoustique permet de détecter des micro-fêlures non décelables par la méthode classique du mirage.

1.4 / Couleur de la coquille

La couleur de la coquille étant d'origine génétique, deux programmes de sélection distincts sont menés séparément pour les poules pondeuses à œufs

blancs et à œufs colorés. Le marché mondial (hors Chine) compte de l'ordre de 55% d'œufs bruns et de 45% d'œufs blancs. D'une manière générale, les races traditionnelles européennes ont des œufs blancs alors que les races à œufs bruns sont issues d'importations venant d'Asie au XIX^{ème} siècle.

La variabilité de coloration des œufs blancs est très faible mais la race Leghorn se distingue par une coquille d'un blanc mat, crayeux, à la différence de la couleur blanche brillante ou crème des œufs de races traditionnelles, comme ceux de la Gauloise noire par exemple. Dans les programmes de sélection des poules à œufs blancs, des mesures de coloration sont effectuées en début de production car on peut observer des œufs teintés, ce phénomène n'étant plus perceptible après 24 semaines de production.

La couleur des œufs bruns peut être appréciée subjectivement ou quantifiée à l'aide d'un colorimètre, qui permet de calculer une combinaison linéaire de 3 mesures (noir/blanc, vert/rouge, bleu/jaune), présentant une héritabilité élevée de l'ordre de 0,5 (Institut de Sélection Animale, données non publiées). La couleur doit être suffisamment foncée mais c'est l'homogénéité qui est recherchée par les sélectionneurs. Des variations d'intensité de couleur dans une souche à œufs bruns

peuvent être dues à un état de stress chez la poule (Mills *et al* 1991).

Certaines races locales présentent des variations exceptionnelles de la couleur de coquille qui peuvent contribuer à tracer l'origine raciale d'un œuf. La race Marans a une couleur de coquille roux foncé, voire brun chocolat, due à une pigmentation particulière de la cuticule, déposée juste avant la ponte de l'œuf. Sous cette cuticule, la coquille est celle d'un œuf brun. La race espagnole Villafranquina Roja et la race hollandaise Barnevelder présentent aussi cette particularité dont le déterminisme génétique n'est pas connu. La race sud-américaine Araucana et la race chinoise Dongxiang présentent une couleur de coquille bleutée. Cette particularité est due à un gène majeur, noté O, localisé sur le chromosome 1, qui induit la présence de dérivés des pigments biliaires dans la coquille. Cette mutation dominante est facilement introduite par croisement dans une race à œufs bruns où elle produit une couleur verte de la coquille, par superposition des pigmentations brune et bleutée. Outre son effet sur la couleur, le gène O est associé à une épaisseur accrue de la membrane coquillière et peut avoir un effet favorable sur la solidité de la coquille (Mérat *et al* 1991), mais il n'a pas d'effet démontré sur la qualité nutritionnelle de l'œuf.

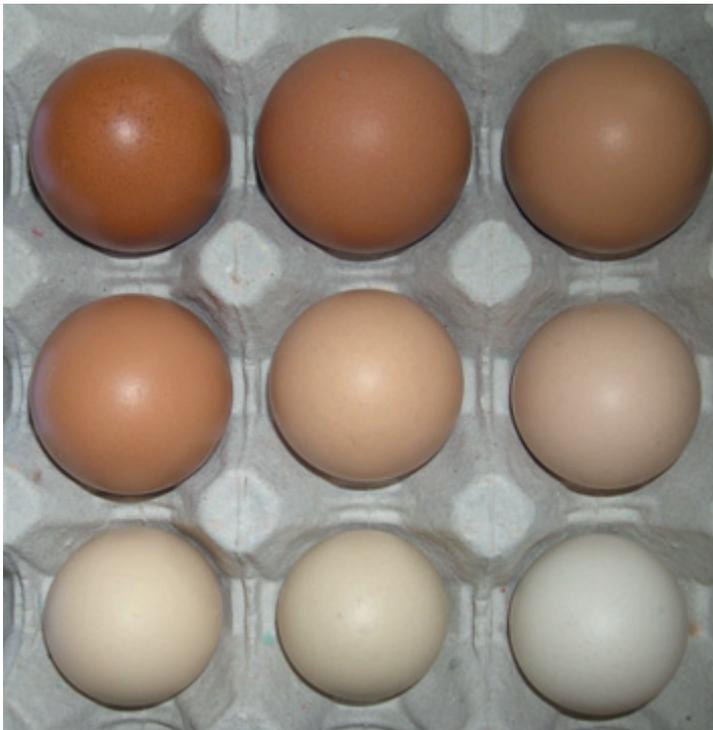
Chez la caille, les taches de la coquille sont un caractère propre de chaque pondeuse, qui peut permettre d'attribuer un œuf à sa productrice. On connaît deux mutations de la couleur de coquille : «coquille blanche» (Monvoisin *et al* 1989) et «celadon» (Ito *et al* 1993). Elles sont autosomales, récessives, indépendantes mais non cartographiées. La mutation «coquille blanche» supprime l'effet de «celadon» et entraîne une diminution d'environ 10% de l'épaisseur de la coquille avec une augmentation de la perte d'eau pendant l'incubation (Monvoisin *et al* 1989).

2 / Réponses corrélées à la sélection sur la production d'œufs

2.1 / Sélection intra-lignée

Le progrès génétique réalisé au sein des noyaux de sélection des lignées commerciales n'est généralement pas publié, mais de nombreuses expériences ont permis d'étudier les réponses directes et indirectes à la sélection sur la ponte dans différents contextes génétiques, comme l'a montré la synthèse réalisée par Fairfull et Gowe (1990). Le poids d'œuf était alors le principal critère de qualité de l'œuf, et de nombreux travaux ont démontré la possibilité d'améliorer simultanément le nombre et le poids des œufs, malgré l'existence de corrélations négatives.

Deux expériences de sélection conduites à l'INRA ont permis d'étudier des critères de sélection originaux. La sélection à long terme de deux lignées divergentes sur la consommation alimentaire résiduelle, notées R- et R+, a permis d'estimer l'héritabilité de ce caractère (proche de 0,3) et de montrer l'absence de réponses corrélées défavorables à la sélection sur une faible consommation alimentaire résiduelle (R-), alors que la sélection sur une forte consommation alimentaire résiduelle (R+) conduisait à une augmentation du pourcentage d'œufs cassés (Bordas *et al* 1992). Dans le second cas, la longueur des séries de ponte a été choisie comme critère pour améliorer la ponte de deux lignées nanifiées, c'est-à-dire portant le gène de nanisme lié au sexe *DW*, l'une portant également le gène *Cou Nu* et l'autre pas. La sélection sur 16 générations a montré une héritabilité initiale du critère «longueur des séries de ponte» assez élevée avec 0,42 et une faible corrélation génétique entre ce critère et le poids d'œuf (- 0,21). Le pourcentage d'œufs cassés a significativement augmenté dans les deux lignées sélectionnées (Chen et Tixier-Boichard 2003).



INRA: C. Maître

Ligne du haut : œufs de souche ISA Brown
Ligne du milieu : œufs de poules croisées ISA Brown x Fayoumi
Ligne du bas : œufs de poules de race Fayoumi
Les œufs proviennent de poules âgées de 27 semaines.

Les résultats publiés d'expériences de sélection sur la ponte de la caille ont été peu nombreux depuis le travail fondateur de Wilhelmson (1975) et ont rapporté une amélioration assez modeste des performances, peut-être en relation avec les qualités intrinsèques de pondreuse propre à la caille japonaise. Des réponses modestes (héritabilité réalisée 0,05 et 0,12) mais significatives ont été obtenues après 13 générations de sélection directe sur la ponte précoce (jusqu'à l'âge de 98 j) menée à l'INRA dans deux lignées, DD et EE. A la fin de l'expérience, la lignée DD, plus légère, avait pondu en moyenne 399 œufs (en 21 mois, et par caille mise en cage), 84 de plus que la lignée EE, et montrait une petite diminution corrélative du poids de l'œuf (Minvielle *et al* 1999a).

2.2 / Effets du croisement

Le croisement a généralement un effet positif sur les caractères moyennement héritables associés à la reproduction comme la ponte. Il est utilisé depuis le début de la mise en place des programmes de sélection sur la ponte (Fairfull 1990).

Les effets du croisement et la possibilité de sélectionner en vue du croisement ont pu être expérimentés sur la caille, en particulier à l'INRA. Le croisement a montré une hétérosis de la ponte totale à 91 jours d'environ 5 œufs (5%), et du poids d'œuf d'environ 0,8 g. L'hétérosis observée n'a pas connu d'évolution significative au cours des générations (Minvielle *et al* 1999a). Parallèlement à la sélection directe, une sélection récurrente réciproque, dont l'objectif était d'augmenter l'hétérosis en croisement au fur et à mesure des générations, a été réalisée sur deux lignées AA et BB, respectivement développées à partir des mêmes fondateurs que les lignées DD et EE en sélection directe (Minvielle *et al* 1999a). L'hétérosis, significative (0,4 à 0,9 g) pour le poids d'œuf chez tous les croisements, n'a pas montré de tendance au cours des générations de sélection sur la ponte (Minvielle *et al* 2000a). L'utilisation de la technique des empreintes génétiques a montré que les parents ayant le moins de bandes en commun montraient le plus d'hétérosis pour le nombre d'œufs pondus dans leur descendance (Minvielle *et al* 2000b). La distance génétique entre lignées parentales pourrait donc être un prédicteur de l'hétérosis sur descendance croisée.

2.3 / Bilan de l'évolution des performances des pondeuses commerciales

Les résultats des pondeuses commerciales (tableau 3) cumulent l'effet de la

Tableau 3. Evolution des performances moyennes de l'ISA Brown de 1981 à 2007.

Caractère	1981	1991	2001	2007
Age (j) à 10% de production	150,5	138,6	130,5	130,5
Age (j) à 50% de production	164,5	148,3	138,7	138,5
Pic de ponte (%)	-	92-93	96-97	96-97
Poids corporel à l'âge de 18 semaines (g)	1435	1535	1565	1560
Poids corporel en fin de ponte (g)	2250	2019	1950	1950
Production d'œufs à l'âge de 72 semaines	262	291	317	329
Poids moyen de l'œuf (g) entre 18 et 72 semaines*	62,5	62,6	62,8	63
Masse d'œufs produite (kg)	16,39	18,29	20,02	20,86
Indice de consommation (kg/kg)	2,69	2,32	2,13	2,07

(*) Les performances sont extrapolées quand la période de contrôle était inférieure à 72 semaines.

sélection dans le noyau et l'effet des deux étages de croisement séparant le noyau de la pondreuse terminale.

On constate une nette amélioration du nombre d'œufs (+ 30), de la masse (+ 2 kg) d'œufs produits, ainsi que de l'indice de consommation (- 35 g/kg d'œuf/an) pendant la décennie 1981-1991. Ces progrès sont obtenus par une maturité sexuelle plus précoce et une baisse de la consommation des poules, associée à un poids moins élevé en fin de ponte. La sélection sur la précocité a cependant entraîné une augmentation du taux d'œufs déclassés (œufs mous, œufs doubles...) dont la prise en compte dans l'objectif de sélection est survenue plus tardivement. Durant cette période, les critères de qualité de la coquille (couleur, épaisseur) ont été contrôlés sans être véritablement sélectionnés.

Dans la décennie qui a suivi (1990-2000), le poids de la poule a été sensiblement maintenu tout en augmentant fortement la masse d'œufs produite. La sélection a alors cherché à limiter l'évolution du poids de l'œuf avec l'âge de la poule en obtenant des œufs du calibre souhaité le plus tôt possible. Si la moyenne a peu évolué, l'évolution du poids de l'œuf en fonction de l'âge a été modifiée comme le montre la figure 1, dans le sens d'une augmentation en début de ponte et d'une légère diminution en fin de ponte. La qualité de coquille devient un caractère important, avec la prise en compte, dans les lignées à œufs bruns, de l'intensité et de l'homogénéité de la couleur. Constatant des différences marquées entre lignées commerciales et traditionnelles de pondeuses, Hocking *et al* (2003) suggèrent cependant que les progrès obtenus sur la résistance de la coquille dans les lignées commerciales ont pu être obtenus aux dépens de la densité et de la solidité des os. A partir de 1995, la sélection prend plus fortement en compte les qualités technologiques du blanc d'œuf (unités Haugh) pour répondre à la demande

accrue en ovoproduits sous forme liquide, d'une part, pour satisfaire les filières certifiées visant des produits de qualité supérieure (Label Rouge) d'autre part.

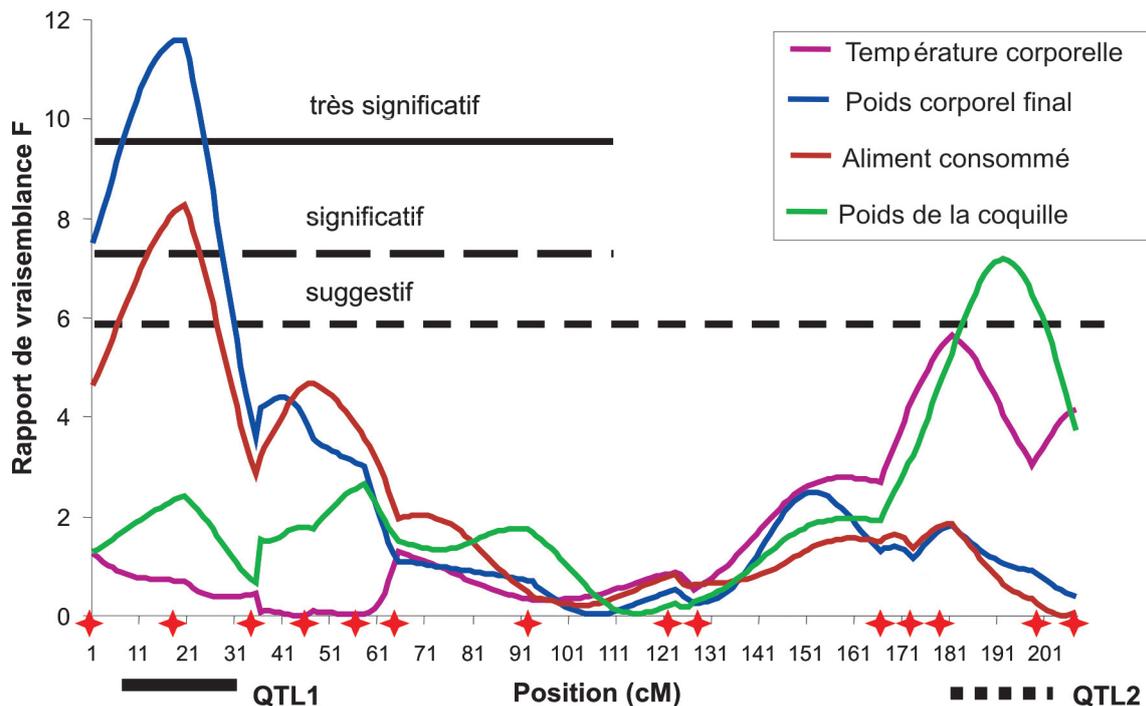
Parallèlement, une méthode de sélection a été proposée et mise en œuvre pour améliorer la survie des pondeuses (Ducrocq *et al* 2000) et on constate une diminution du taux de mortalité estimé en France à 4,5% en 2008 contre 8% en 1990 (Nys *et al* 2008). Dans le même temps, un léger progrès sur la masse d'œuf et l'efficacité alimentaire continue d'être observé. Il est essentiel que la sélection porte sur l'amélioration de la qualité des œufs en fin de période, sans laquelle les gains de production ne sont pas valorisables. Depuis 2000, la qualité et l'aspect de la coquille après 50 semaines sont pris en compte, ce qui a permis une nette amélioration (Nys *et al* 2008), supérieure à celle observée en début de ponte. Globalement, depuis les années 90, l'amélioration de la qualité des œufs et surtout l'allongement de la période pendant laquelle cette qualité est acceptable, conduisent à un maintien plus long des poules en production.

2.4 / Progrès vers l'identification du déterminisme génétique des caractères de production

Deux approches sont possibles pour identifier les gènes responsables de la variabilité observée : l'approche dite «gène candidat» consiste à étudier des gènes connus pour intervenir dans la physiologie du caractère ciblé, l'approche dite «QTL», pour locus de caractère quantitatif, consiste à utiliser la carte génétique pour identifier les régions du génome qui contrôlent la variabilité des caractères de ponte.

L'approche «gène candidat» a été utilisée dès les années 80 pour rechercher un effet du polymorphisme des protéines de l'albumen (ovalbumine, ovoglobulines, conalbumines) sur les performances de ponte ou sur la croissance

Figure 2. Exemple de détection de QTL chez la caille.



Les croix rouges sur la ligne des abscisses représentent la position des marqueurs sur le chromosome 1. Les courbes représentent l'évolution du rapport de vraisemblance pour l'hypothèse «la position chromosomique a un effet sur le caractère» le long du chromosome. On observe qu'un segment dénommé QTL1 entre les positions 11 et 31 cM est associé à un effet très significatif sur le poids corporel final et significatif sur l'aliment consommé ; le segment dénommé QTL2 entre les positions 181 et 201 cM a un effet significatif sur le poids de coquille.

des descendants. Même si certains résultats significatifs ont été obtenus, avec en particulier un effet de l'ovoglobuline G2 sur le poids de l'œuf en race Fayoumi (Obeidah *et al* 1977), ces travaux n'ont pas donné lieu à une application commerciale. Plus récemment, le polymorphisme de plusieurs gènes codant pour des protéines de la matrice a pu être associé à une variation de la qualité de coquille, c'est le cas par exemple pour l'ovalbumine et l'ovocléidine116 (Dunn *et al* 2008). L'ensemble des polymorphismes identifiés explique 17% de l'écart-type phénotypique pour plusieurs critères de solidité de la coquille.

L'approche QTL suppose de croiser deux lignées aux performances différentes, afin d'étudier la co-ségrégation entre les marqueurs moléculaires et les performances mesurées dans une génération F2 (figure 2). Le nombre de protocoles réalisés pour la poule pondeuse est assez limité. Une synthèse des résultats publiés jusqu'en 2006 montre que 143 régions ont pu être associées à des caractères de ponte, alors que 383 ont été associées à des caractères de croissance, 83 à des caractères de résistance aux maladies, 50 à des caractères de comportement, notamment chez la pondeuse, et 38 à des paramètres métaboliques, principalement liés à l'engraissement (Abasht *et al* 2006).

Un protocole réalisé par croisement entre une lignée de pondeuses à œufs bruns de type Rhode Island Red et une lignée de pondeuses Leghorn blanche a permis d'identifier deux régions chromosomiques particulièrement importantes pour les caractères de production d'œufs : l'une située sur le chromosome 4 est associée à la variation du poids du corps, du poids d'œuf et de la consommation alimentaire, l'autre sur le chromosome Z est associée à la variation de l'âge au 1^{er} œuf, du poids de l'œuf et du nombre d'œufs (Tuiskula-Haavisto *et al* 2002). Trois autres études indépendantes ont confirmé la présence de QTL pour le poids d'œuf sur le chromosome 4 (Wardecka *et al* 2002, Sasaki *et al* 2004, Schreiweis *et al* 2006) mais aussi pour la qualité du squelette de la pondeuse. L'étude de Sasaki *et al* (2004) a confirmé les régions QTL sur le chromosome Z. Plusieurs QTL associés aux qualités de la coquille (couleur, solidité) ont également été identifiés à différentes positions du chromosome 4 (Wardecka *et al* 2002, Sasaki *et al* 2004, Schreiweis *et al* 2006). A l'heure actuelle, ces résultats n'ont pas encore été suivis de l'identification précise des gènes responsables des effets détectés.

Le seul protocole de détection de QTL de performances zootechniques réalisé chez la caille à ce jour a été conduit à l'INRA à partir de la

lignée DD et d'une lignée (LTI) de cailles émotives d'origine différente (Minvielle *et al* 2005). Un QTL significatif au niveau du génome a été détecté sur le chromosome 6 pour le nombre total d'œufs à 69 semaines, et un QTL significatif au niveau du chromosome a été trouvé pour le poids d'œuf à une autre position de ce même chromosome. L'allèle favorable provenait de la lignée DD pour le nombre d'œufs et de la lignée LTI pour le poids d'œuf, en accord avec les différences de performances observées dans ces deux lignées (Minvielle *et al* 2002).

Enfin, certains gènes à effets majeurs sur la couleur du plumage ou la morphologie sont connus pour affecter certains caractères de l'œuf. Il s'agit en particulier du gène Cou Nu chez la poule qui augmente le poids d'œuf de 2 g en moyenne, quelles que soient les conditions d'élevage, en augmentant la proportion d'albumen (Mérat *et al* 1991). Les gènes d'extension et d'inhibition du noir ont un effet sur l'épaisseur de coquille (plus élevée chez les poules colorées) et sur la couleur de la coquille (Mérat 1990). Chez la caille, deux gènes d'éclaircissement du plumage liés au sexe, albinos et roux, sont associés à une diminution de quelques % du poids d'œuf (Mérat *et al* 1981, Minvielle *et al* 1999b).

Tableau 4. Héritabilités moyennes estimées chez les lignées commerciales de poule pondeuse pour le caractère de ratio poids jaune/poids œuf (source : Institut de Sélection Animale 2009).

Caractère	Pondeuses œufs bruns	Pondeuses œufs blancs
Ratio jaune/œuf au pic de ponte	0,43 ± 0,08	0,42 ± 0,09
Ratio jaune/œuf pendant la persistance	0,51 ± 0,07	0,46 ± 0,07
Ratio jaune/œuf en fin de ponte	0,51 ± 0,07	0,47 ± 0,06

3 / Variabilité génétique de la qualité de l'œuf

Les paramètres génétiques et la réponse à la sélection des caractères de qualité sont beaucoup plus documentés que les effets du croisement et la recherche du déterminisme génétique, qui seront donc présentés par type de caractère sans faire l'objet d'un paragraphe spécifique.

3.1 / Composantes quantitatives de l'œuf

Le poids moyen de l'œuf est réparti en trois composantes : la coquille (9,5%), le vitellus (26,5%) et l'albumen (63%). Cette répartition peut varier en fonction de l'origine génétique de la poule, de son âge et de facteurs de milieu. En effet, la part du vitellus a tendance à augmenter avec l'âge.

La variabilité génétique de la composition de l'œuf peut s'observer entre races ou lignées, et intra-lignée. En particulier, les races locales ont souvent un pourcentage élevé de vitellus, qui est généralement attribué à leur faible poids d'œuf. Cependant, la race Fayoumi se distingue avec un taux de vitellus de l'ordre de 35% (Mérat *et al* 1983). Le taux de vitellus d'une poule croisée Fayoumi × ISA Brown est significativement augmenté avec une valeur de 32% (Tixier-Boichard *et al* 2006). Cet essai a montré un effet significatif du croisement sur les taux d'albumen et de vitellus mais pas sur le pourcentage de coquille ni sur la force de rupture. Même si le poids d'œuf de la poule croisée était inférieur à celui de la poule ISA Brown, la masse du vitellus était plus élevée en valeur absolue et l'intensité de ponte sur un an ne différait pas entre la poule croisée et la poule ISA Brown.

Le critère le plus souvent pris en compte en sélection commerciale est le ratio poids de vitellus/poids d'œuf. Ce caractère donne une idée de la «valeur» de l'œuf. En effet la sélection sur le poids d'œuf et l'efficacité alimentaire peut conduire à augmenter la teneur en eau de l'œuf, car la corrélation génétique entre le poids d'œuf et le pourcentage

d'albumen est plus élevée qu'entre le poids d'œuf et le pourcentage de jaune (Washburn 1990). Pour éviter cette évolution, il convient donc de prendre en compte le taux de vitellus dont l'héritabilité est assez élevée quel que soit le stade de ponte (tableau 4).

Chez la caille, les divers travaux s'accordent à trouver une héritabilité supérieure à 0,5 pour les poids de vitellus et d'albumen (Minvielle et Oguz 2002). Les valeurs de la littérature pour le poids de la coquille sont beaucoup plus contrastées (0,08 à 0,60).

Une expérience de sélection sur le seul pourcentage de vitellus a montré la faisabilité de cette sélection chez la poule avec une héritabilité réalisée de 0,38 en indiquant l'importance d'un suivi simultané des caractères de reproduction (Hartmann *et al* 2000). Une sélection expérimentale a également permis d'augmenter la quantité de vitellus exportée en jouant sur le phénomène d'ovulations multiples dans une lignée Leghorn blanche avec une héritabilité du taux d'œufs doubles de l'ordre de 0,30 (Lowry *et al* 1979). Cependant, la reproduction de cette lignée est délicate dans la mesure où les œufs à 2 voire 3 jaunes ne peuvent pas être incubés. L'augmentation du taux d'œufs doubles s'observe également en croisement (données non publiées) ce qui pourrait offrir une perspective intéressante pour la production d'un œuf de «niche» ou pour les ovoproduits. Le déterminisme génétique de ce phénomène est en cours d'étude à l'INRA.

Les divers travaux de sélection autour de la qualité de l'œuf de caille ont été recensés assez récemment (Minvielle et Oguz 2002). La sélection pour la ponte précoce dans les lignées INRA AA, BB,

DD et EE a entraîné une augmentation légère mais significative du rapport vitellus/albumen dans trois d'entre elles en relation avec l'augmentation du pourcentage de vitellus au cours des générations ; le rapport n'a pas changé dans la lignée DD (Minvielle *et al* 1999a). Wilhelmson (1975) avait déjà montré que la sélection directe était efficace pour augmenter la hauteur d'albumen. De la même façon, le pourcentage de vitellus de l'œuf a été augmenté jusqu'à 34% et diminué jusqu'à 27% par sélection divergente. Le protocole de détection de QTL décrit plus haut a permis la détection de 3 QTL pour le poids de la coquille (respectivement significatif et suggestif au niveau du génome sur CJA01 et CJA20, et significatif au niveau du chromosome sur CJA05) dont il faut remarquer qu'aucun n'était co-localisé avec le QTL trouvé pour le poids d'œuf.

3.2 / Qualité technologique

Le plus répandu des critères relatifs à la qualité de l'albumen est la mesure des unités Haugh. Ce critère est considéré comme une marque de fraîcheur de l'œuf, cependant il dépend de l'âge de la poule (plus l'animal est âgé, plus les valeurs sont faibles) et des conditions de stockage (température, ventilation...). Cette mesure quantitative utilise le poids de l'œuf ainsi que la hauteur d'albumen dense (épaisseur mesurée sur une surface plane, immédiatement après l'ouverture de l'œuf, du blanc à 1 cm du bord du vitellus) à l'aide d'un micromètre tripode. La mesure d'unité Haugh s'obtient alors par la formule suivante :

$$U.H. = 100 \log \left(h - \frac{\sqrt{g(30p^{0,37} - 100)}}{100} + 1,9 \right)$$

h : hauteur de l'albumen épais exprimée en mm ; g : constante de gravitation ; p : poids de l'œuf en g.

L'objectif du sélectionneur est à la fois d'avoir des valeurs d'unités d'Haugh élevées et homogènes durant toute la courbe de ponte afin d'éviter toute erreur de jugement sur la fraîcheur des œufs et de répondre aux exigences technologiques des entreprises agroalimentaires. Ce caractère présente une héritabilité moyenne (tableau 5) quel

Tableau 5. Estimations moyennes des héritabilités estimées chez les lignées commerciales de poule pondeuse pour le caractère d'unités Haugh (source : Institut de Sélection Animale 2009).

Caractère	Pondeuses œufs bruns	Pondeuses œufs blancs
Unités Haugh au pic	0,39 ± 0,04	0,27 ± 0,05
Unités Haugh persistance	0,35 ± 0,03	0,33 ± 0,02
Unités Haugh fin de ponte	0,35 ± 0,02	0,29 ± 0,01

que soit le type de souche. Le travail réalisé ces dernières années sur les souches commerciales a permis de gagner 0,8 unité Haugh par an entre 2001 et 2007.

Les protocoles de détection de QTL présentés ci-dessus ont permis d'identifier 5 régions situées sur les chromosomes 1, 2 et 4 et ayant un effet important sur la qualité de l'albumen mesurée par les unités Haugh. La région située sur le chromosome 2 expliquait 7% de la variabilité phénotypique de la population F2 (Tuiskula-Haavisto *et al* 2002) et s'est révélée contenir deux QTL distincts (Honkatukia *et al* 2005a). L'étude d'un gène candidat, la vimentine, n'a pas permis d'expliquer l'effet QTL observé.

Les autres critères de qualité notés en même temps que les unités Haugh sont la présence de taches de sang (causées par de petites hémorragies au moment de l'ovulation) et d'inclusions dites «de viande» (dues à des desquamations de l'oviducte). Ces caractères ont une héritabilité faible, de l'ordre de 0,09.

La qualité du jaune peut se traduire par la mesure de la couleur. La couleur du vitellus doit être uniforme ; elle est notée de 1 à 15 suivant une variation du jaune pâle au jaune orangé intense (échelle étalon DSM). Les valeurs s'échelonnent souvent de 6 à 13. Ce critère n'est que très peu héritable, il dépend surtout de la quantité et de la couleur des pigments ingérés par la poule, ce qui n'en fait pas un critère intéressant pour les sélectionneurs.

Si la mesure du ratio vitellus/œuf renseigne sur la quantité d'eau dans l'œuf, il existe aussi des mesures de pourcentage de matières sèches, qui sont réalisées sur l'albumen et le vitellus, ensemble ou séparément. Ces mesures sont faites par les entreprises agroalimentaires sur des échantillons pour connaître les qualités technologiques des produits utilisés. Elles nécessitent de suivre un protocole strict utilisant une étuve ou bien un réfractomètre (l'indice de réfraction étant lié au pourcentage de matière sèche). Mais le temps nécessaire à la réalisation de ces mesures dans un schéma de sélection est trop important ce qui explique le choix du ratio poids de jaune/poids d'œuf comme critère.

3.3 / Qualité nutritionnelle et composition biochimique

Une observation ancienne concernant l'apparition d'une odeur de poisson dans les œufs de poules pondeuses à œufs bruns consommant du tourteau de

colza a récemment trouvé une explication précise. Le déterminisme génétique de ce phénomène avait très tôt été identifié comme dû à une mutation auto-somale à dominance intermédiaire. Récemment, cette mutation a été localisée sur le chromosome 8 et identifiée comme une anomalie de l'enzyme FMO3 impliquée dans le métabolisme de la triméthylamine (Honkatukia *et al* 2005b). Ce résultat donne un outil au sélectionneur pour diminuer la fréquence de cette anomalie dans ses lignées afin de proposer une poule capable de valoriser le tourteau de colza sans dégradation de la qualité de l'œuf.

Les études les plus récentes concernent la composition lipidique du vitellus. Le vitellus peut être enrichi en Acides Gras Insaturés (AGI) de type oméga 3 ($\omega 3$) ou oméga 6 ($\omega 6$) par l'ingestion d'aliments eux-mêmes riches en AGI. Il peut exister également un effet de la lignée sur la composition en AGI du vitellus (Sheideler *et al* 1998, Caillat *et al* 2005) mais cet effet n'est pas retrouvé dans toutes les études, sans doute en raison du type de lignées comparées. Les différences observées entre lignées reflètent généralement une utilisation différentielle des lipides alimentaires ou des lipides corporels. Ainsi, la lignée R+ décrite plus haut a une forte ingestion et de faibles dépôts adipeux et présente des œufs plus riches en acides gras polyinsaturés alors que la lignée R- présentant des œufs plus riches en acides gras monoinsaturés (El-Kazzi *et al* 1995). L'étude de différentes lignées de poules Leghorn blanches a non seulement montré un effet significatif de la lignée mais aussi une interaction entre lignée et type d'aliment, en particulier pour la composition du vitellus en aci-

des stéarique (18:0), oléique (18:1) et α -linoléique (18:3 n-3) (Sheideler *et al* 1998). Même si l'effet de l'aliment demeure très important, il serait intéressant pour le sélectionneur de mieux caractériser le métabolisme lipidique de ses lignées pour la production d'œufs enrichis en AGI.

Chez la caille, trois générations de sélection divergente sur le rapport $\omega 6/\omega 3$ des acides gras de l'œuf (Mennicken *et al* 2000) ont permis d'estimer une héritabilité réalisée voisine de 0,52, indiquant que la sélection sur ce critère pourrait constituer une alternative génétique à l'approche nutritionnelle pour obtenir des œufs de caille plus riches en acides gras recommandés par les diététiciens.

La variation du taux de cholestérol dans l'œuf a fait l'objet d'études chez la poule comme chez la caille. Alors qu'aucune différence significative n'a pu être mise en évidence pour ce critère entre différentes lignées de poules, un effet du croisement a été constaté, avec une diminution de 6,7% du taux de cholestérol des œufs des poules croisées (Hall et McKay 1992). Il est possible de diminuer faiblement (- 5%) mais significativement le taux de cholestérol dans l'œuf par sélection, comme l'a montré une expérience de sélection à court terme avec une héritabilité réalisée de 0,26 (Ansah *et al* 1985). Les corrélations entre le taux de cholestérol et le nombre d'œufs ou le poids de vitellus étaient faiblement négatives. Chez la caille, Simeonovova *et al* (1997) ont montré que la sélection directe sur le taux de cholestérol dans l'œuf était possible et que la modification du contenu en cholestérol s'accompagnait d'une modification parallèle du contenu en



Crédit Photo : DSM

vitellus, et d'une augmentation des contenus en tocophérol, rétinol et cholécalfiphérol ainsi qu'en chaînes d'acides gras insaturés dans la lignée haute. La possibilité de modifier le taux de cholestérol de l'œuf est donc réelle, mais elle est limitée par le fait qu'il constitue un composant du vitellus essentiel pour le développement embryonnaire.

3.4 / Qualité bactériologique

Dans la majorité des pays industrialisés, les produits avicoles sont les principaux vecteurs de salmonelles, elles-mêmes responsables de la majorité des toxi-infections alimentaires collectives humaines. Les recherches actuelles en génétique, et en particulier à l'INRA, se sont concentrées sur le risque représenté par les salmonelles.

Une étude génétique a porté sur différents indicateurs de la capacité du blanc d'œuf à limiter la multiplication microbienne ; des héritabilités allant de 0,16 à 0,2 ont été estimées (Sellier *et al* 2007).

Mais si les œufs peuvent être contaminés dès l'oviducte, ils le sont le plus souvent du fait de souillures de la coquille par des fèces. Pour améliorer la sécurité alimentaire, la Commission Européenne a mis en place des mesures visant à réduire la fréquence de contamination des troupeaux de poules par les salmonelles ; l'objectif est de réduire celle-ci à 2% dans les Etats membres, alors qu'elle s'élève pour l'instant dans certains pays jusqu'à 80% (EFSA 2007). La sélection génétique d'animaux plus résistants aux salmonelles fait partie des mesures qui peuvent permettre d'atteindre ce but, à condition toutefois de réduire également la fréquence des porteurs sains de salmonelles qui ne développent pas de symptômes de maladie et ne peuvent pas être détectés et éliminés. C'est pourquoi certaines études récentes s'intéressent non plus à la résistance des poules à la salmonellose mais à la résistance au portage de salmonelles. Le rôle de la génétique dans la variation de ces deux caractères a été démontré, dès les années 1930, par l'existence de différences de résistance entre lignées en termes de mortalité de poussins infectés avec une dose massive de bactéries (Bumstead et Barrow 1988). Plus récemment, des différences de portage du poussin et de l'adulte ont été démontrées en mesurant les quantités de bactéries contenues dans divers organes quelques semaines après inoculation (Guillot *et al* 1995, Duchet-Suchaux *et al* 1997). L'héritabilité de différentes mesures de la résistance a ensuite été estimée, avec des valeurs de 0,20 chez les jeunes oiseaux (Berthelot *et al* 1998) et de 0,35 chez les poules (Beau-

mont *et al* 1999), ce qui est plutôt élevé pour la résistance à une maladie. Des expériences de sélection divergente ont alors été menées en parallèle chez le jeune et chez l'adulte. Les données recueillies ont montré un antagonisme non négligeable entre les gènes de résistance du poussin d'une semaine, dont le système immunitaire est encore immature, et ceux de la poule. Ce résultat confirme l'importance, pour l'amélioration de la qualité sanitaire des œufs, de mener les études de génétique directement sur des animaux adultes, ou au minimum de valider sur des adultes les résultats obtenus avec des poussins (Beaumont *et al* 2009). La modélisation de la transmission des salmonelles dans un troupeau de poules pondeuses (Prévost *et al* 2006) a montré qu'introduire, dans un troupeau d'animaux de sensibilité moyenne, une proportion de poules résistantes ralentissait nettement la propagation de la bactérie (Prévost *et al* 2008). Associée à la vaccination, cette stratégie apparaît particulièrement efficace et permet d'atteindre l'objectif fixé par l'Union Européenne (Prévost *et al* 2008).

Le déterminisme génétique a d'abord été exploré par l'étude de gènes candidats connus dans d'autres espèces animales pour être impliqués dans la mise en place de la résistance aux maladies. Les premiers gènes testés ont été *SLC11A1*, impliqué dans la résistance aux germes intracellulaires chez la souris et *TLR4*, qui contrôle chez la souris la résistance à certaines bactéries Gram négatives, dont font partie les salmonelles. Chez la poule, ces deux gènes interviennent sur le taux de mortalité de poussins d'un jour dans la semaine suivant une inoculation intraveineuse réalisée avec une dose élevée de bactéries (Hu *et al* 1997, Lamont *et al* 2002). La région chromosomique contenant *SLC11A1* intervient également dans le niveau de contamination quelques jours (Girard-Santosuosso *et al* 1998) ou plusieurs semaines (Beaumont *et al* 2003) après l'inoculation de poules pondeuses plus âgées ; son implication dans la différence de niveau de résistance au portage de salmonelles de lignées divergentes adultes a également été démontrée (Calenge *et al* 2009).

Parallèlement aux tests de gènes candidats, plusieurs recherches de QTL par criblage systématique du génome ont été entreprises en utilisant des croisements entre lignées partiellement consanguines, différant par la sensibilité à la mortalité (Bumstead et Barrow 1988) ou au portage de salmonelles (Tilquin *et al* 2005). Une première étude a montré l'existence d'un QTL, dit *SAL1*, impliqué dans le niveau de colonisation de la rate deux jours après une

inoculation intraveineuse (Mariani *et al* 2001), une autre a identifié onze QTL répartis sur cinq chromosomes (Tilquin *et al* 2005) pour leurs effets sur la résistance du poussin cinq jours ou cinq semaines après inoculation. L'un d'eux pourrait correspondre à *SAL1*, les autres ouvrent de nouvelles voies de recherche. Un de ces QTL a pu être validé dans des lignées divergentes pour la résistance au portage de salmonelles à l'âge adulte et issues d'une lignée commerciale (Calenge *et al* 2009).

Avant d'envisager d'utiliser ces résultats en sélection, il est nécessaire de confirmer chez des poules pondeuses adultes les rôles des différents gènes candidats et QTL, qui ont été démontrés chez des lignées expérimentales génétiquement éloignées des lignées pondeuses commerciales actuelles. Une autre limite de la démarche de sélection assistée par marqueurs tient à l'inévitable imprécision de la localisation chromosomique des QTL. Même dans le cas de l'approche par gènes candidats, l'association observée entre la région QTL et le caractère ne permet pas d'exclure la possibilité de l'implication d'un autre gène. Une étape de cartographie fine est donc nécessaire. L'étude la plus avancée porte sur le locus *SAL1* ; elle a permis de restreindre la zone de présence du QTL à une région ne contenant que 14 gènes (Fife *et al* 2009). Si les efforts à fournir sont encore importants, de nouveaux outils, notamment le développement de méthodes de génotypage de SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*) à grande échelle, permettent d'entrevoir des progrès et des applications rapides.

Conclusion

Le sélectionneur dispose de plusieurs critères de sélection efficaces, car d'héritabilité moyenne à élevée, pour maintenir ou améliorer la qualité de l'œuf. Le développement de méthodes de mesure automatisables et non destructives de l'œuf laisse entrevoir une amélioration de l'efficacité des outils de sélection sur la solidité de l'œuf et sur sa qualité interne. L'essor de la génomique constitue également un atout pour développer la sélection sur des caractères encore difficiles à mesurer en routine, tels que la qualité bactériologique. Ces perspectives sont bienvenues dans le contexte changeant des systèmes de production avicole. Actuellement, la diversification de la filière ponte repose principalement sur les conditions d'élevage ou d'alimentation, mais la diversité génétique constatée entre races ou lignées expérimentales gagnerait à être explorée.

Références

- Abasht B., Dekkers J.C.M., Lamont S.J., 2006. Review of quantitative trait loci identified in the chicken. *Poult. Sci.*, 85, 2079-2096.
- Ansah G.A., Chan C.W., Touchburn S.P., Buckland R.B., 1985. Selection for low yolk cholesterol in Leghorn-type chickens. *Poult. Sci.*, 64, 1-5.
- Bain M.M., Dunn I.C., Wilson P.W., Joseph N., De Ketelaere B., De Baerdemaeker J., Waddington D., 2006. Probability of an egg cracking during packing can be predicted using a simple non-destructive acoustic test. *Brit. Poult. Sci.*, 47, 462-469.
- Bennett C.D., 1992. The influence of shell thickness on hatchability in commercial broiler breeder flocks. *J. Appl. Poult. Res.*, 1, 61-65.
- Beaumont C., Protais J., Guillot J., Colin P., Proux K., Millet N., Pardon P., 1999. Genetic resistance to mortality of day-old chicks and carrier-state of hens after inoculation with *Salmonella enteritidis*. *Avian Pathol.*, 28, 131-135.
- Beaumont C., Protais J., Pitel F., Leveque G., Malo D., Lantier F., Plisson-Petit F., Colin P., Protais M., Roy P.L., Elsen J., Milan D., Lantier I., Neau A., Salvat G., Vignal A., 2003. Effects of two candidate genes on the *salmonella* carrier-state in fowl. *Poult. Sci.*, 82, 721-726.
- Beaumont C., Chapuis H., Protais J., Sellier N., Menanteau P., Fravalo P., Velge P., 2009. Resistance to *Salmonella* carrier-state: selection may be efficient but response depends on animal's age. *Genet. Res.*, 91, 161-169.
- Berthelot F., Beaumont C., Mompert F., Girard-Santosuosso O., Pardon P., Duchet-Suchaux M., 1998. Estimated heritability of the resistance to cecal carrier state of *Salmonella enteritidis* in chickens. *Poult. Sci.*, 77, 797-801.
- Bordas A., Tixier-Boichard M., Mérat P., 1992. Direct and correlated responses to divergent selection for residual food intake in Rhode Island Red laying hens. *Brit. Poult. Sci.*, 33, 741-754.
- Bumstead N., Barrow P., 1988. Genetics of resistance to *Salmonella typhimurium* in newly hatched chicks. *Brit. Poult. Sci.*, 29, 521-529.
- Caillat H., Feuillet D., Chartrin P., Gourichon D., Bordas A., Juin H., Hermier D., Lessire M., Tixier-Boichard M., 2005. Comparaison de la composition en acides gras du jaune d'œuf chez différentes lignées de poules pondeuses en réponse à des aliments à profils variables en acides gras. 6^{èmes} Journ. Rech. Avicole, Saint-Malo, France, 30-31 mars, 477-481.
- Calenge F., Lecerf F., Demars J., Fève K., Vignoles F., Pitel F., Vignal A., Velge P., 2009. QTL for resistance to *salmonella* carrier state confirmed in both experimental and commercial chicken lines. *Anim. Genet.*, 40, 590-597.
- Chen C.F., Tixier-Boichard M., 2003. Correlated responses to long-term selection for clutch length in dwarf brown-egg layers carrying or not carrying the naked neck gene. *Poult. Sci.*, 82, 709-720.
- De Ketelaere B., Govaerts T., Coucke P., Dewil E., Visscher J., Decuyper E., De Baerdemaeker J., 2002. Measuring the eggshell strength of 6 different genetic strains of laying hens: techniques and comparisons. *Brit. Poult. Sci.*, 43, 238-244.
- Duchet-Suchaux M., Mompert F., Berthelot F., Beaumont C., Lechopier P., Pardon P., 1997. Differences in frequency, level and duration of cecal carriage between four outbred chicken lines infected orally with *Salmonella enteritidis*. *Avian Dis.*, 41, 559-567.
- Ducrocq V., Besbes B., Protais M., 2000. Genetic improvement of laying hens viability using survival analysis. *Genet. Sel. Evol.*, 32, 23-40.
- Dunn I.C., Bain M., Edmond A., Wilson P.W., Joseph N., Solomon S., de Ketelaere B., de Baerdemaeker J., Schmutz M., Preisinger R., Waddington D., 2005. Heritability and genetic correlation of measurements derived from acoustic resonance frequency analysis; a novel method of determining eggshell quality in domestic hens. *Brit. Poult. Sci.*, 46, 280-286.
- Dunn I.C., Joseph N.T., Bain M., Edmond A., Wilson P.W., Milona P., Nys Y., Gautron J., Schmutz M., Preisinger R., Waddington D., 2008. Polymorphisms in eggshell organic matrix genes are associated with eggshell quality measurements in pedigree Rhode Island Red hens. *Anim. Genet.*, 40, 110-114.
- EFSA, 2007. Report on the Analysis of the baseline study on the prevalence of *Salmonella* in holdings of laying hen flocks of Gallus gallus. *The EFSA J.*, 97.
- El-Kazzi M., Bordas A., Gandemer G., Minvielle F., 1995. Divergent selection for residual food intake in Rhode Island red egg-laying lines-gross carcass composition, carcass adiposity and lipid contents of tissues. *Brit. Poult. Sci.*, 36, 719-728.
- Fairfull R.W., 1990. Heterosis. In: Poultry breeding and genetics. Crawford R.D. (Ed), Elsevier, Amsterdam, Pays-Bas, 913-933.
- Fairfull R.W., Gowe R.S., 1990. Genetics of egg production in chickens. In: Poultry breeding and genetics. Crawford R.D. (Ed), Elsevier, Amsterdam, Pays-Bas, 705-760.
- Fife M., Salmon N., Hocking P., Kaiser P., 2009. Fine mapping of the chicken salmonellosis resistance locus (SAL1). *Anim. Genet.*, 40, 871-877.
- Girard-Santosuosso O., Menanteau P., Duchet-Suchaux M., Berthelot F., Mompert F., Protais J., Colin P., Guillot J., Beaumont C., Lantier F., 1998. Variability in the resistance of four chicken lines to experimental intravenous infection with *Salmonella enteritidis* phage type 4. *Avian Dis.*, 42, 462-469.
- Guillot J., Beaumont C., Bellatif F., Moline C., Lantier F., Colin P., Protais J., 1995. Comparison of resistance of various poultry lines to infection by *Salmonella enteritidis*. *Vet. Res.*, 26, 81-86.
- Hall L.M., McKay J.C., 1992. Variation in egg yolk cholesterol concentration between and within breeds of the domestic fowl. *Brit. Poult. Sci.*, 33, 941-946.
- Hartmann C., Johansson K., Strandberg E., Wilhelmson M., 2000. One-generation divergent selection on large and small yolk proportions in a White Leghorn line. *Brit. Poult. Sci.*, 41, 280-286.
- Hocking P.M., Bain M., Channing C.E., Fleming R., Wilson S., 2003. Genetic variation for egg production, egg quality and bone strength in selected and traditional breeds of laying fowl. *Brit. Poult. Sci.*, 44, 365-373.
- Honkatukia M., Tuiskula-Haavisto M., De Koning D-J, Virta A., Mäki-Tanila A., Vilkkki J., 2005a. A region on chicken chromosome 2 affects both egg white thinning and egg weight. *Genet. Sel. Evol.*, 37, 563-577.
- Honkatukia M., Reese K., Preisinger R., Tuiskula-Haavisto M., Weigend S., Roito J., Mäki-Tanila A., Vilkkki J., 2005b. Fishy taint in chicken eggs is associated with a substitution within a conserved motif of the FMO3 gene. *Genomics*, 86, 225-232.
- Hu J., Bumstead N., Barrow P., Sebastiani G., Olien L., Morgan K.D.M., 1997. Resistance to salmonellosis in the chicken is linked to NRAMP1 and TNC. *Genet. Res.*, 7, 693-704.
- Ito S., Tsudzuki M., Komori M., Mizutani M., 1993. Celadon: an eggshell color mutation in Japanese quail. *J. Hered.*, 84, 145-147.
- Lamont S., Kaiser M., Liu W., 2002. Candidate genes for resistance to *Salmonella enteritidis* colonization in chickens as detected in a novel genetic cross. *Vet. Immunol. Immunopathol.*, 87, 423-428.
- Lowry D.C., Dobbs J.C., Abplanalp H., 1979. Yolk deposition in eggs of a line selected for simultaneous multiple ovulations. *Poult. Sci.*, 58, 498-501.
- Mariani P., Barrow P., Chang H., Groenen M., Negrini R., Bumstead N., 2001. Localization to chicken chromosome 5 of a novel locus determining salmonellosis resistance. *Immunogenetics*, 53, 786-791.
- Marks H.L., 1990. Genetics of egg production in other galliforms. In: Poultry breeding and genetics. Crawford R.D. (Ed), Elsevier, Amsterdam, Pays-Bas, 761-770.
- Menmicken L., Spaeth M., Peterson J., 2000. Breeding for modified fatty acid profile in eggs-Results of a divergent selection experiment in quails. *Proc. XXI World Poultry Congr.*, August 20-24, Montréal, Canada, P12.08, CD ROM WPSA.
- Mérat P., 1990. Pleiotropic and associated effects of major genes. In: Poultry breeding and genetics. Crawford R.D. (Ed) Elsevier, Amsterdam, Pays-Bas, 429-467.
- Mérat P., Bordas A., Jonon F., Perramon A., 1981. Effets quantitatifs associés au gène albinos lié au sexe chez la caille japonaise. *Ann. Génét. Sél. Anim.*, 13, 75-92.
- Mérat P., Bordas A., L'Hospitalier R., Protais J., Bougon M., 1983. Egg production, food efficiency and physiological parameters of Fayoumi, Rhode-Island and F2 hens kept in cages. *Genet. Sel. Evol.*, 15, 147-165.
- Mérat P., Bordas A., Coquerelle G., Monvoisin J.L., 1991. Effet des gènes NA (cou nu) et O (œuf bleu) sur la ponte, les caractéristiques des œufs et les performances de reproduction des poules selon la température ambiante. *Arch. Geflügelk.*, 55, 130-133.
- Mills A.D., Nys Y., Gautron J., Zawadzki J., 1991. Whitening of brown egg shelled eggs: individual variation and relationships with age, fearfulness, oviposition interval and stress. *Brit. Poult. Sci.*, 32, 117-129.
- Minvielle F., 1998. Genetics and breeding of Japanese quail for production around the world. *Proc. 6th Asian Pacific Poultry Congr.*, Nagoya, Japon, 122-127.
- Minvielle F., Oguz I., 2002. Effects of genetics and breeding on egg quality of Japanese quail. *World's Poult. Sci. J.*, 58, 291-295.
- Minvielle F., Monvoisin J.L., Costa J., Frenot A., Maeda Y., 1999a. Changes in heterosis under within-line selection or reciprocal recurrent selection: an experiment on early egg production in Japanese quail. *J. Anim. Breed. Genet.*, 116, 363-377.

Minvielle F., Hirigoyen E., Boulay M., 1999b. Associated effects of the roux plumage color mutation on growth, carcass traits, egg production and reproduction of Japanese quail. *Poult. Sci.*, 78, 1479-1484.

Minvielle F., Monvoisin J.L., Costa J., Maeda Y., 2000a. Long-term egg production and heterosis in quail lines after within-line or reciprocal recurrent selection for high early egg production. *Brit. Poult. Sci.*, 41, 150-157.

Minvielle F., Coville J.L., Krupa A., Monvoisin J.L., Maeda Y., Okamoto S., 2000b. Genetic similarity and relationships of DNA fingerprints with performance and with heterosis in Japanese quail lines from two origins and under reciprocal recurrent or within-line selection for early egg production. *Genet. Sel. Evol.*, 32, 289-302.

Minvielle F., Mills A.D., Faure J.M., Monvoisin J.L., Gourichon D., 2002. Fearfulness and performance related traits in selected lines of Japanese quail. *Poult. Sci.*, 81, 321-326.

Minvielle F., Kayang B.B., Inoue-Murayama M., Miwa M., Vignal A., Gourichon D., Neau A., Monvoisin J.L., Ito S., 2005. Microsatellite mapping of QTL affecting growth, feed consumption, egg production, tonic immobility and body temperature of Japanese quail. *BMC Genomics*, 6, 87.

Monvoisin J.L., Mérat P., Coquerelle G., 1989. Effets associés à la mutation «coquille blanche» chez la caille japonaise. *Genet. Sel. Evol.*, 21, 385-394.

Nys Y., Burlot T., Dunn I.C., 2008. Internal quality of eggs: any better, any worse? XXIII World's Poultry Congr., Brisbane, Australia, June 30-July 4, 2008, World's Poultry Science Association (Australian branch), 10p. CD-Rom, papers\wpc08Final00034.

Obeidah A., Mérat P., Durand L., 1977. Polymorphism of egg white proteins, egg weight and components weight in the Fayoumi hen. *Ann. Génét. Sél. Anim.*, 9, 301-306.

Prévost K., Magal P., Beaumont C., 2006. A model of *Salmonella* infection within industrial house hens. *J. Theor. Biol.*, 242, 755-763.

Prévost K., Magal P., Protais J., Beaumont C., 2008. Effect of genetic resistance of the hen to *Salmonella* carrier-state on incidence of bacterial contamination: synergy with vaccination. *Vet. Res.*, 39, 20-31.

Sasaki O., Odawara S., Takahashi H., Nirasawa K., Oyamada Y., Yamamoto R., Ishii K., Nagamine Y., Takeda H., Kobayashi E., Furukawa T., 2004. Genetic mapping of quantitative trait loci affecting body weight, egg character and egg production in an F2 intercross chickens. *Anim. Genet.*, 35, 188-194.

Schreiweis M.A.P., Hester P.Y., Settar P., Moody D.R., 2006. Identification of quantitative trait loci associated with egg quality, egg production, and body weight in an F2 resource population of chickens. *Anim. Genet.*, 37, 106-112.

Sellier N., Vidal M.L., Baron F., Michel J., Gautron J., Protais M., Beaumont C., Gautier M., Nys Y., 2007. Estimations of repeatability and heritability of egg albumen antimicrobial activity and of lysosyme and ovotransferrin concentrations. *Brit. Poult. Sci.*, 48, 559-566.

Sezer M., 2007. Heritability of exterior egg quality traits in Japanese quail. *J. Appl. Biol. Sci.*, 1, 37-40.

Sheideler S.E., Jaroni D., Froning G., 1998. Strain and age effects on egg composition from hens fed diets rich in n-3 fatty acids. *Poult. Sci.*, 77, 192-196.

Simeonovova J., Baumgartner J., Mikova K., 1997. Nutritive value of eggs in low and high cholesterol groups of Japanese quail-Fatty acids, fat-soluble vitamins, amino acids. *Zivocisna Vyroba*, 42, 145-148.

Tilquin P., Barrow P., Marly J., Pitel F., Plisson-Petit F., Velge P., Vignal A., Baret P., Bumstead N., Beaumont C., 2005. A genome scan for quantitative trait loci affecting the *Salmonella* carrier-state in the chicken. *Genet. Sel. Evol.*, 37, 539-561.

Tixier-Boichard M., Joffrin C., Gourichon D., Bordas A., 2006. Improvement of yolk percentage by crossbreeding between a commercial brown-egg layer and a local breed, the Fayoumi. 8th WCGALP, Belo Horizonte, Brazil, 13-18 August, session 32-paper 9, 4p.

Tuiskula-Haavisto M., Honkatukia M., Vilkki J., de Koning D.J., Schulman N.F., Maki-Tanila A., 2002. Mapping of quantitative trait loci affecting quality and production traits in egg layers. *Poult. Sci.*, 81, 919-927.

Wardecka B., Olszewski R., Jaszczak K., Zieba G., Pierzchala M., Wicinska K., 2002. Relationship between microsatellite marker alleles on chromosomes 1-5 originating from the Rhode Island Red and Green-legged Partridge breeds and egg production and quality traits in F(2) mapping population. *J. Appl. Genet.*, 43, 319-329.

Washburn K.W., 1990. Genetic variation in egg composition. In: Poultry breeding and genetics. Crawford R.D. (Ed), Elsevier, Amsterdam, 781-804.

Wilhelmson M., 1975. Breeding experiments with Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). 1. The synthesis of a random mated population. *Acta Agric. Scand.*, 25, 177-200.

Résumé

La sélection des poudeuses commerciales repose sur un ensemble de critères où les paramètres de qualité de l'œuf prennent une importance croissante. Les caractères tels que le poids de l'œuf, la solidité de coquille (mesurée directement ou indirectement) la proportion de jaune et la qualité du blanc (unités Haugh) présentent une assez forte variabilité génétique (héritabilité de 0,30 à 0,60). Malgré une corrélation négative entre le poids d'œuf et le nombre d'œufs, la combinaison de la sélection en lignée pure et du croisement a permis d'améliorer le nombre d'œufs tout en stabilisant le poids d'œuf à un niveau élevé (62 g en moyenne). La variabilité génétique de la couleur de coquille, de la proportion de jaune et de la composition en lipides du jaune a été explorée, chez la poule comme chez la caille, par la sélection expérimentale et l'étude de races locales. Cependant, les gènes contrôlant les caractères de ponte et de la qualité technologique de l'œuf sont encore mal connus. Quelques protocoles de détection de QTL ont permis d'identifier des régions chromosomiques contrôlant une part significative de la variabilité de ces caractères, chez la poule et la caille. Récemment des gènes majeurs ont été identifiés comme l'enzyme FMO3 responsable de l'odeur de poisson d'œufs de poule nourries au tourteau de soja. De nombreuses études portent sur la la qualité bactériologique des œufs, avec une priorité donnée au portage de salmonelles, pour laquelle plusieurs gènes ont été identifiés (*SLC11A1*, *TLR4*). Ces perspectives sont encourageantes pour répondre aux demandes croissantes du consommateur en matière de qualité des produits.

Abstract

Genetics of egg quality

Egg quality has gained importance in genetic improvement of laying hens. Egg weight, eggshell thickness (either directly or indirectly recorded), yolk proportion and egg albumen quality (Haugh units) exhibit moderate to high heritability values (0.30 to 0.60) but egg weight is negatively correlated with egg number. Combining within-line selection with crossbreeding has resulted in an increase in the number of eggs with a constant and rather high egg weight (62g on average). Moreover, experimental selection and exploration of genetic diversity, have given access to new genetic variability, in chickens and quails, of egg shell colour, yolk proportion and lipid composition of the yolk. Yet, the genes controlling egg laying traits and technological qualities of the egg are still poorly known. QTL controlling a significant part of genetic variability were identified in fowl and quail. Recently, major genes were identified, such as a mutation of the FMO3 enzyme responsible for the fishy taint of eggs when the hen is fed with rapeseed. Numerous studies are focussed on microbial quality of eggs, with a priority to the study of the salmonella carrier state, where the effects of several genes have been identified (*SLC11A1*, *TLR4*).

BEAUMONT C., CALENGE F., CHAPUIS H., FABLET J., MINVIELLE F., TIXIER-BOICHARD M., 2010. Génétique de la qualité de l'œuf. In : Numéro Spécial, Qualité de l'œuf. Nys Y. (Ed). Inra Prod. Anim., 23, 123-132.