

Effets associés à la mutation «coquille blanche» chez la caille japonaise

J.L. Monvoisin, P. Mérat et G. Coquerelle
avec la collaboration technique de J. Costa Da Silva

*Institut National de la Recherche Agronomique, Laboratoire de Génétique Factorielle,
Centre de Recherches de Jouy-en-Josas, 78350 Jouy-en-Josas, France*

(reçu le 5 décembre 1988, accepté le 5 mai 1989)

Résumé – Nous avons recherché les effets directs ou maternels sur diverses performances associés à un gène autosomal récessif (*we*), responsable de l'absence de pigmentation des coquilles d'œufs chez la caille japonaise. A partir d'animaux des deux sexes de même origine, respectivement de génotype hétérozygote $We^+ we$ et homozygote récessif *wewe*, les croisements réciproques ♂ $we we \times \text{♀ } We^+ we$ et ♂ $We^+ we \times \text{♀ } we we$ ont été réalisés deux années consécutives. Ces croisements donnaient tous deux des filles $We^+ we$ pondant des œufs à coquille pigmentée et des filles *wewe* pondant des œufs à coquille blanche, permettant de comparer l'effet du génotype des filles sur leur propre performance ainsi que l'effet du type de croisement à génotype égal pour les filles. Concernant les effets directs, le génotype «coquille blanche» comparé au type sauvage à coquille colorée s'accompagne d'une réduction de l'ordre de 10% de l'épaisseur totale des coquilles (membrane et cuticule comprises) et de leur poids, d'une augmentation de la proportion d'œufs cassés ou sans coquille, d'une perte d'eau proportionnellement plus élevée des œufs non fécondés incubés (une année sur deux), d'une oviposition moins tardive dans la journée, suggérant une réduction de la durée de formation de l'œuf. Enfin le poids corporel des femelles à coquille blanche est légèrement inférieur à celui des femelles «sauvages».

En relation avec le type de croisement, quel que soit le génotype des filles, on observe que le génotype «coquille blanche» $we we$ chez la mère s'accompagne d'une survie embryonnaire et juvénile inférieure et d'un retard modéré de la croissance pondérale des descendants, mais par contre d'une meilleure ponte des filles. Il est suggéré que tout ou partie des effets associés à l'absence de pigment des coquilles peut être de nature pléiotropique par modification de l'épaisseur, de la solidité et de la perméabilité des coquilles à la vapeur d'eau et à la pénétration d'agents pathogènes; des expériences ultérieures seraient nécessaires à cet égard.

caille japonaise – gène – couleur coquille – performances – effets maternels

Summary – Effects associated with the “white egg shell” mutation in the Japanese quail. We looked for direct or maternal effects on various performances associated with the autosomal recessive gene (*we*), responsible for the lack of eggshell pigmentation in the Japanese quail. From male and female birds of the same origin, of the heterozygous (We^+we) and recessive (*wewe*) genotype respectively, the reciprocal crosses ♂ $we we \times \text{♀ } We^+ we$ and ♂ $We^+ we \times \text{♀ } we we$ were obtained for two consecutive years. Both crosses gave $We^+ we$ (colored eggshell) and *wewe* (white eggshell) daughters, allowing comparison

of the effect of the genotype of female progeny on their own performance together with the effect of the type of crossing irrespective of the progeny genotype. Concerning the direct effects, the "white shell" genotype as compared to the wild type with colored shells is associated with a reduction of the order 10% of total eggshell thickness (including the shell membrane and cuticle) and weight, an increase in the proportion of cracked eggs and eggs without shell, a proportionally higher water loss of incubated unfertilized eggs (one year out of 2), an earlier average oviposition time in the day, suggesting a reduced duration of egg formation. In addition, the body weight of females with white eggshells is slightly inferior to that of wild type females.

In relation with the type of crossing, independent of the progeny genotype, it is observed that the "white eggshell" (*wewe*) genotype of the dam is associated with an inferior embryonic and early postembryonic survival and a moderately delayed growth of the progeny, but with a higher egg production of the daughters. It is suggested that part or all of the effects accompanying the absence of eggshell pigmentation may be pleiotropic through modification of eggshell thickness, strength and permeability to water vapor and to the penetration of some pathogens; further experiments are, however, required.

Japanese quail – gene – eggshell color – performance traits – maternal effects

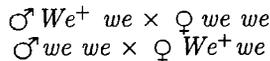
INTRODUCTION

Une mutation autosomale récessive, responsable d'une dépigmentation totale de la coquille des œufs, a été décrite chez la caille japonaise (Poole, 1964). A notre connaissance, il n'existe qu'une brève mention par Chikamune & Yamazaki (1983) ainsi que par Briggs & Williams (1975) concernant des effets quantitatifs éventuellement associés à cette mutation. Disposant dans notre troupeau d'un allèle apparemment identique à celui antérieurement décrit, et que nous désignerons par *we* d'après Somes (1988), nous avons voulu rechercher les effets directs ou maternels sur diverses performances associés à ce gène.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Croisements réalisés, génotypes

Par croisement d'une lignée homozygote *wewe* constituée au laboratoire (Perramon, données non publiées) avec des reproducteurs d'une autre lignée de type sauvage (*We⁺ We⁺*), des oiseaux hétérozygotes *We⁺ we* des deux sexes ont été obtenus. En 1986, 16 mâles et 16 femelles de ce génotype issus de mêmes parents, ont été reproduits en pedigree (par couples), respectivement avec des femelles et des mâles *wewe* de la lignée «coquille blanche» selon les deux croisements:



Ces deux croisements provenaient donc de parents de génotype moyen supposé équivalent; ils donnaient en proportion approximativement égale des descendantes hétérozygotes *We⁺we* à coquille normalement pigmentée et des descendantes homozygotes récessives *we we* à coquille blanche. Ceci permettait de comparer l'effet du génotype des filles sur leur propre performance ainsi que l'effet du type de croisement à génotype égal pour les filles. Deux éclosions avaient lieu, les 17 septembre et 1^{er} octobre 1986. Au total, 114 filles avaient, en début de ponte, un

génotype identifié. L'année suivante (éclosions les 30 septembre et 14 octobre 1987), à partir des descendants issus de la génération précédente, les mêmes croisements réciproques étaient de nouveau réalisés, donnant 129 femelles de génotype identifié en début de ponte. Les effectifs initiaux pour chaque année figurent au tableau I. Les deux années sont désignées respectivement par 1987 et 1988 d'après la période où se situait la majorité des contrôles. Le déficit de femelles à œufs blancs dans les deux croisements la seconde année n'est pas expliqué; il suggère la possibilité d'une moins bonne éclosion ou survie au stade juvénile pour ce génotype sous l'effet de facteurs particuliers à cette seconde année de reproduction.

Conditions d'élevage

Les cailleteaux étaient élevés en batterie collective, de l'éclosion à l'âge de 33 jours, en batterie de cages individuelles à un étage, ensuite, jusqu'à l'âge de 9 mois 1/2. Les deux croisements étaient également répartis des deux côtés de cette batterie. L'aliment, donné *ad libitum*, était en farine à 26% de protéines totales et 2 785 kcal/kg d'énergie métabolisable, jusqu'à l'âge de 2 semaines puis en granulés à 21% de protéines totales, 2 750kcal/kg d'énergie métabolisable et 3,3% de calcium depuis l'âge de 3 semaines, avec une période de transition entre les âges de 2 et 3 semaines. La température était d'environ 35 °C la première semaine, 30 °C la seconde semaine, puis 25 °C ensuite. La durée d'éclairage depuis la naissance était de 14h par 24h. (allumage à 3h, extinction à 17h).

Caractères contrôlés

Les caractères contrôlés étaient les mêmes les deux années. Le taux de fertilité (œufs fertiles/100 œufs incubés) était estimé à partir des œufs «clairs» au mirage (10^e jour d'incubation), supposés non fécondés. Ce taux et le taux d'éclosion (poussins éclos p. 100 respectivement des œufs incubés ou des œufs fertiles) étaient déterminés par couple de reproducteurs. Les incubations étaient faites à partir d'œufs collectés sur deux périodes consécutives de 2 semaines dont les résultats sont regroupés. Après l'éclosion étaient contrôlés par femelle:

Tableau I. Nombre de filles en début de ponte par génotype et croisement pour chaque année.

Année	Croisement - Génotype des filles			
	♂ <i>we we</i> × ♀ <i>We+we</i>	<i>We+we</i>	♂ <i>we we</i> × ♀ <i>We+we</i>	<i>we we</i>
1987	30	30	28	26
1988	46	18	45	20

Rappel: 16 couples de parents par croisement chaque année

- le poids corporel aux âges de 33 jours et de 9 mois $\frac{1}{2}$ (g);
- l'âge au 1^{er} œuf (j);
- le nombre d'œufs pondus par les survivantes en 8 mois approximativement (de l'entrée en ponte à fin juin);
- le poids moyen des œufs (5 œufs par femelle) à 9 semaines d'âge (g);
- le poids moyen des coquilles (g) sur les mêmes œufs la première année, sur 3 de ces œufs la seconde année;
- l'épaisseur des coquilles des mêmes œufs, (10^{-2} mm);
- le pourcentage d'œufs cassés et d'œufs sans coquille («mous») sur toute la période de contrôle;
- la perte de poids moyenne en % sur 5 œufs non fécondés vers 3 mois d'âge, incubés à 37 °C pendant 10 j;
- la mortalité était enregistrée par croisement jusqu'à la mise en cages individuelles (33 j), puis par génotype, depuis l'entrée en ponte.

Analyses statistiques

Les taux de fertilité, d'éclosion et de mortalité juvénile sont comparés chaque année entre croisements réciproques par un test de χ^2 .

Les autres variables ont été traitées par analyse de variance avec les effets fixés «année» «type de croisement» et «génotype des descendantes» (We^+we ou $wewe$) ainsi que les interactions d'ordre 1 et 2 entre ces effets, en tenant compte des effectifs inégaux (Snedecor et Cochran, 1969).

Les pourcentages d'œufs cassés et mous n'ont pas fait l'objet d'une analyse à partir des données individuelles par femelle, compte tenu de la forte dissymétrie des distributions et de la fréquence élevée des valeurs nulles pour le génotype We^+we ainsi que pour le génotype $wewe$ en 1987. Un test de χ^2 compare les distributions des femelles par classe de pourcentage selon le génotype.

Le pourcentage d'œufs à deux jaunes, très faible, n'est pas présenté ici.

RÉSULTATS

Le tableau II donne, par année et pour chaque croisement réciproque, les taux moyens de fertilité, d'éclosion et de mortalité juvénile et le test de signification de la différence entre croisements.

La mortalité des femelles après l'entrée en ponte et jusqu'à la fin du contrôle ne diffère pas d'une année à l'autre. Au total, elle est de 11,0% et 9,7% respectivement pour les génotypes We^+we et $wewe$ sur l'ensemble des deux croisements, et de 11,1% et 9,8% respectivement pour les descendantes des deux croisements réciproques quel que soit le génotype; aucune différence n'est significative (Tableau III).

Tableau II. Taux de fertilité, d'éclosion et de mortalité juvénile par type de croisement et année.

Année	Nombre d'œufs incubés (N) et pourcentages par croisement				χ^2 et signification de la différence entre croisements									
	$\frac{N \text{ fertiles}}{N}$ (%)	$\frac{\text{éclos}}{\text{fertiles}}$ (%)	$\frac{\text{éclos}}{\text{incubés}}$ (%)	mortalité (%)	$\frac{\text{éclos}}{\text{fertiles}}$ (%)	$\frac{\text{éclos}}{\text{incubés}}$ (%)	mortalité (%)	$\frac{\text{éclos}}{\text{incubés}}$ (%)	mortalité (%)					
1987	464	84,7	96,2	81,5	15,6	389	79,2	83,1	65,8	37,5	4,05*	32,73***	26,48***	38,39***
1988	461	82,2	77,8	64,0	12,9	336	80,4	70,7	56,9	8,7	0,93	3,86†	3,88†	1,93
TOTAL	925	83,5	87,2	72,8	14,4	725	79,7	77,3	61,7	25,0	3,57†	21,92***	22,45***	19,37***

† $p < 0,10$ * $p < 0,05$ ** $p < 0,01$ *** $p < 0,001$

Tableau III. Valeurs moyennes par type de croisement et génotype des descendantes (années groupées) et estimées des effets «croisement», «génotype» et «année».

Variable	Valeurs moyennes par croisement et génotype des filles				Estimées des effets:					
	$\frac{N \text{ fertiles}}{N}$ (%)	$\frac{\text{éclos}}{\text{fertiles}}$ (%)	$\frac{\text{éclos}}{\text{incubés}}$ (%)	mortalité (%)	$\frac{\text{éclos}}{\text{fertiles}}$ (%)	$\frac{\text{éclos}}{\text{incubés}}$ (%)	mortalité (%)	$\frac{\text{éclos}}{\text{incubés}}$ (%)		
Poids à 33 jours (g)	154,9	150,3	148,3	146,8	152,6	147,0	150,4	149,2	145,9	153,6
Age au 1 ^{er} œuf (j)	44,1	43,9	43,4	43,9	44,2	43,9	43,7	44,4	43,0	45,1
Nombre d'œufs	177,4	176,3	194,7	184,3	174,8	189,3	186,1	178,0	186,1	178,0
Poids moyens des œufs (9 semaines) (g)	12,0	11,6	11,5	11,5	11,7	11,5	11,6	11,6	11,4	11,8
Poids des coquilles (g)	0,97	0,85	0,97	0,84	0,92	0,90	0,97	0,85	0,88	0,93
Épaisseur des coquilles (10 ⁻² mm)	22,9	20,5	23,5	20,8	21,6	22,1	23,2	20,6	22,0	21,7
Œufs cassés (%)	1,22	4,84	0,84	4,93	3,63	2,90	1,22	5,31	2,12	4,43
Œufs mous (%)	1,57	3,87	0,81	2,22	2,82	1,57	0,89	3,50	1,41	3,04
Perte d'eau des œufs (%)	10,4	11,3	10,6	12,2	10,9	11,6	10,8	11,7	12,2	10,3
Poids corporel 9 mois 1/2 (g)	226,9	217,9	216,1	212,3	223,6	214,2	219,7	218,1	208,0	229,8

Tableau IV. Signification des effets de l'analyse de variance.

Variable	d.d.l. de la variable résiduelle	d.d.l. de la variable						
		Génotype (G)	Croisement (C)	Année (A)	Interaction totale (ddl = 4)	G×A	G×C	A×C
Poids à 33 jours (g)	230	+	***	***				
Age 1 ^{er} œuf (j)	223			**		**	***	**
Nombre d'œufs	209		**					
Poids moyen œufs (g)	223		*	***			**	
Poids coquilles (g)	221	*	+	***	***	***		***
Epaisseur coquille (10 ⁻² mm)	222	***	**	*				
Perte d'eau des œufs (%)	203	**		***				
Poids corporel à 9 mois 1/2 (g)	206	*	**	***				

+ $p < 0,10$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Tableau V. Œufs cassés et mous: test de la répartition des femelles par classe de pourcentage selon leur génotype et par année (croisements groupés).

Année – Croisement – Génotype	Nombre de femelles par classe de pourcentage (P)			Test de la répartition des 2 génotypes (χ^2 à 2 ddl) et signification
	0	$0 < p < 2p$	≥ 2	
<i>1 œuf cassé</i>				
<i>1987</i>				
We ⁺ we	35	17	8	21,39***
we we	9	29	17	
<i>1988</i>				
We ⁺ we	58	19	8	40,12***
we we	4	12	20	
<i>2 œufs mous</i>				
<i>1987</i>				
We ⁺ we	35	18	7	5,41 ⁺
we we	21	21	13	
<i>1988</i>				
We ⁺ we	34	37	12	27,55***
we we	2	12	20	

+ $p < 0,10$ *** $p < 0,001$

Pour les variables quantitatives, le tableau III indique pour l'ensemble des deux années les valeurs moyennes selon le croisement et le génotype des descendantes et les estimés des effets «croisements», «génotype» et «année»; le tableau IV contient les tests de signification des effets «génotype», «croisement», «année» et de leurs interactions. Pour les pourcentages d'œufs cassés et d'œufs mous, un test de χ^2 concernant l'effet du génotype figure au tableau V.

DISCUSSION

Effets associés au génotype des descendantes

Le critère montrant la différence la plus évidente entre génotypes, quels que soient le croisement considéré et l'année, est l'épaisseur des coquilles, réduite de plus de 10% en moyenne, en présence du génotype mutant *wewe* comparé à l'hétérozygote à coquille pigmentée. Cette différence se reflète dans le poids des coquilles, en l'absence de l'effet des génotypes considérés sur le poids des œufs. Il est tentant de voir dans ces différences concernant la coquille un effet pléiotropique du génotype *we we*. On ne peut affirmer si l'absence de revêtement pigmentaire par elle-même suffit à rendre compte d'une réduction aussi sensible de l'épaisseur de la coquille; cela ne paraît pas exclu, mais nous n'avons pas connaissance dans la littérature de données relatives à la proportion de la couche pigmentaire relativement à la partie calcaire de la coquille chez la caille. Il ne paraît pas exclu non plus que la moindre solidité des coquilles blanches, reflétée par un pourcentage plus élevé d'œufs cassés ou fêlés en batterie de ponte, quel que soit le type de croisement et l'année, ait la même cause. Chez la poule, un rôle de la cuticule dans la résistance mécanique de la coquille a été suggéré à plusieurs reprises (par exemple par Simons, 1974; Belyavin & Boorman, 1980). L'effectif limité des filles de génotype homozygote récessif ne permet pas de considérer comme significatif le fait que l'écart entre génotypes pour le poids des coquilles soit plus marqué la seconde année.

Quant au pourcentage d'œufs sans coquille («mous»), significativement supérieur chez les filles à coquille blanche, sa relation avec la pigmentation et l'épaisseur des coquilles n'apparaît pas d'emblée. Les œufs sans coquille étant généralement des œufs expulsés prématurément, on pourrait se demander si, en moyenne, les œufs à coquille blanche séjourneraient moins longtemps dans l'oviducte. L'égalité du taux de ponte avec celui des cailles de type sauvage n'est pas à première vue en faveur de cette hypothèse. Cependant, une observation sur 2 jours (29 et 30 décembre 1986) relative à l'heure de ponte (avec 3 passages dans la journée pour la collecte des œufs pondus par les femelles *We⁺we* et *we we* âgées d'environ 3 mois) montre que les œufs à coquille blanche sont pondus plus tôt en moyenne, que les œufs à coquille colorée ($p < 0,001$): 80,2% pondus avant 9h30, soit 6h30 après l'allumage, pour les premiers contre 52,3% pour les seconds.

Concernant l'influence de la mutation «coquille blanche» sur la perte de poids des œufs non fécondés à 37 °5, seule la seconde série expérimentale suggère que l'absence de pigment des coquilles augmente la perméabilité de celles-ci au passage de la vapeur d'eau, alors que la première ne fait apparaître aucune différence à cet égard (Tableau IV); on observe seulement la seconde année, dans les mêmes conditions contrôlées, que la perte moyenne de poids des œufs est moindre que

Tableau VI. Heure de ponte des œufs à coquille blanche ou pigmentée (sur 2 jours).

<i>Génotype de la pondeuse</i>	<i>Nombre d'œufs</i>				<i>Total</i>
	<i>Avant 9h30</i>	<i>9h30 à 13h</i>	<i>13h à 16h</i>	<i>16h à 17h</i>	
<i>We⁺we</i>	58	20	26	5	109
<i>we we</i>	89	11	7	4	111
Total	147	31	33	9	220

Pour la proportion d'œufs pondus avant 9h30: $\chi^2 = 16,77^{***}$

la première année, mais le ou les facteurs éventuels ayant pu modifier la réponse comparée des génotypes ne sont pas identifiés. Chez la poule, en souches broiler, le rôle de la cuticule de l'œuf dans la conductance vis-à-vis de la vapeur d'eau a été signalé (Pebbles & Brake, 1986), mais semble dépendre de l'âge et d'autres facteurs. Par ailleurs, la différence entre années pour le poids moyen des œufs est peu importante.

Pour les autres critères mesurés, l'âge au premier œuf a été trouvé différent entre génotypes la seconde année seule; les effectifs des femelles *wewe* y étant faibles, ceci, joint à l'absence de différence la première année, suggère un effet d'échantillonnage; le poids corporel à 33 jours et à 9 mois 1/2 apparaît légèrement abaissé (de 3p. 100 à 9 mois 1/2) pour les cailles à œufs blancs. Cet effet n'est pas interprété; il n'entraîne pas de différence significative pour le poids moyen des œufs. D'autre part, l'absence de différence entre génotypes pour le nombre d'œufs pondus peut concorder avec l'observation similaire de Chikamune & Yamazaki (1983). Nos résultats paraissent d'autre part s'accorder avec ceux de Briggs & Williams (1975) qui suggèrent une plus grande fragilité des coquilles et une moins bonne éclosion pour les œufs à coquille blanche, mais par contre nous ne retrouvons pas la ponte inférieure indiquée par eux.

Effets associés au type de croisement

La comparaison entre les croisements réciproques montre que le taux d'éclosion est inférieur lorsque la mère est homozygote récessive *wewe*. Une différence de même sens est suggérée pour la fertilité; mais il resterait à déterminer quelle proportion de mortalité embryonnaire précoce peut contenir le pourcentage d'œufs «clairs» obtenu par mirage. Après l'éclosion, les filles des mères pondant des œufs à coquille blanche ont une mortalité juvénile plus élevée que celles issues du croisement réciproque. Cet effet ne se prolonge pas au-delà de l'entrée en ponte. Les descendantes des mères à coquille non pigmentée montrent, en outre, un retard de croissance (- 4% environ à 33 jours sur l'ensemble des deux années), effet qui se prolonge sur le poids à l'âge de 9 mois 1/2. Par ailleurs, une légère supériorité du poids moyen des œufs pour les descendantes des mères *We⁺we* n'existe qu'en 1988, et l'âge au premier œuf présente une différence en sens contraire les deux années. Par contre, on remarque une influence significativement favorable des mères à coquille

blanche sur le nombre d'œufs et l'épaisseur de coquilles des œufs de leurs filles. Il est prématuré d'identifier les causes de l'effet négatif de la reproductrice *wewe* sur le taux d'éclosion ou sur la croissance et la survie initiale de ses descendantes. On peut cependant noter que d'après Sparks (1987) la cuticule des coquilles, pour les œufs teintés chez la poule, peut être une barrière protectrice contre l'infection. Par contre, on ne voit pas actuellement comment expliquer l'épaisseur des coquilles plus importante et le nombre d'œufs plus élevé en moyenne des croisements où la mère est à coquille blanche.

Il n'apparaît nulle part d'interaction significative entre génotype des filles et type de croisement. D'autre part, nous ne commenterons pas les effets «année» ni les interactions dans lesquelles ce facteur est impliqué pour l'âge au 1^{er} œuf et le poids des coquilles, interactions dont nous n'avons pas d'interprétation.

CONCLUSION

Nos résultats suggèrent que la mutation «œuf blanc» pourrait servir de modèle dans des recherches sur le rôle du revêtement pigmenté de la coquille chez la caille, tant pour la solidité de cette coquille que pour le taux d'éclosion, le début de la croissance et les performances ultérieures du jeune.

Concernant les effets directs, le génotype «coquille blanche» s'accompagne d'une réduction de l'ordre de 10% de l'épaisseur des coquilles (membrane et cuticule comprises) par rapport à celles des œufs de type sauvage d'une augmentation de la proportion d'œufs cassés ou sans coquille, d'une perte d'eau peut être plus élevée des œufs non fécondés incubés, d'une oviposition moins tardive dans la journée, suggérant une réduction de la durée de formation de l'œuf. Le poids corporel des femelles à coquille blanche est légèrement inférieur à celui des femelles «sauvages».

Quel que soit le génotype des filles, le génotype «coquille blanche» *wewe* chez la mère s'accompagne d'une survie embryonnaire et juvénile inférieure et d'un retard modéré de la croissance pondérale des descendants, mais par contre d'une meilleure ponte des filles; il est suggéré que tout ou partie des effets décrits peut être de nature pléiotropique par modification de l'épaisseur, de la solidité et de la perméabilité des coquilles à la vapeur d'eau et à la pénétration d'agents pathogènes; des expériences ultérieures seraient nécessaires à cet égard.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Belyavin, C.G. & Boorman, K.N. (1980) The influence of the cuticle on egg shell strength. *Brit. Poult. Sci.* 21, 295-298
- Briggs, D.M. & Williams, C.M. (1975) Shell strength, hatchability, egg production and egg shell pigmentation in the Japanese quail. *Poult. Sci.* 64, 1738 (abstr.)
- Chikamune, T. & Yamazaki, J. (1983) The influence of plumage color and egg shell color on various quantitative traits in Japanese quail. *Jpn. Poult. Sci.* 20, 307-311
- Pebbles, E.D. & Brake, J. (1986) The role of the cuticle in water vapor conductance by the eggshell of broiler breeders. *Poult. Sci.* 65, 1034-1039
- Poole, H.K. (1964) Egg shell pigmentation in Japanese quail. *J. Hered.* 55, 136-138

- Simons, P.C.M. (1974) Shell structure and the influence of various structural factors on its strength. *C.R. 15^e Congrès Mondial d'Aviculture*, New Orleans, 11-16 août 1974, U.S. Branch World's Poultry Science Association, Washington, U.S.A., 203-205
- Snedecor, G.W. & Cochran, W.G. (1969) *Statistical methods*, 6th ed. IOWA State University Press. Ames
- Somes, R.G. (Jr) (1988) International registry of poultry genetic stocks. *Storrs Agric. Exp. Stat. Bull.* 476
- Sparks, N.H.C. (1987) The hen's eggshell; a resistance network. *Index of theses* 36, 294