

## Évolution des recherches sur le muscle des bovins et la qualité sensorielle de leur viande

### I. Vers une meilleure connaissance de la biologie musculaire

Jean-François Hocquette  
Isabelle Cassar-Malek  
Anne Listrat  
Catherine Jurie  
Roland Jailler  
Brigitte Picard

Institut national de la recherche agronomique (Inra),  
Centre de Clermont-Fd/Theix,  
Unité de recherches sur les herbivores (URH),  
Équipe croissance et métabolisme du muscle (C2M),  
Theix,  
63122 Saint-Genès Champanelle,  
France  
<hocquet@clermont.inra.fr>  
<cassar@clermont.inra.fr>  
<listrat@clermont.inra.fr>  
<jurie@clermont.inra.fr>  
<jailler@clermont.inra.fr>  
<picard@clermont.inra.fr>

#### Résumé

La recherche d'indicateurs biologiques de la qualité sensorielle de la viande bovine, en particulier de sa tendreté et de son goût (flaveur), fait l'objet de nombreuses études dans le monde. Les caractéristiques des fibres musculaires (taille, type contractile et métabolique), du collagène (teneur et solubilité), et des lipides intramusculaires ainsi que l'activité des différents systèmes protéolytiques impliqués dans la maturation *post mortem* de la viande sont les principales caractéristiques déterminantes pour la tendreté. Toutefois, les caractéristiques du muscle à l'abattage n'expliquent au plus que 36 % de la variabilité de tendreté de la viande maturée estimée par un jury de dégustation. La flaveur de la viande dépend essentiellement de la teneur en lipides intramusculaires et des caractéristiques de ces lipides. L'objectif des études de génomique fonctionnelle est d'identifier de nouveaux indicateurs de la tendreté et de la flaveur de la viande. La différenciation du muscle au cours de la vie foetale est importante pour le déterminisme de ses caractéristiques et de la qualité de la viande qui en résulte. Les deux premiers tiers de la vie foetale sont marqués par une intense prolifération des différentes générations de myoblastes, facteur déterminant le nombre de fibres musculaires. Le dernier tiers de la vie foetale est caractérisé par la différenciation des fibres musculaires et de la trame conjonctive riche en collagène, expliquant ainsi pourquoi le bovin est une espèce mature à la naissance. Une période de sous-nutrition foetale pourrait affecter la prolifération des myoblastes au cours des deux premiers tiers de la gestation et affecter également leur différenciation au cours du dernier tiers dans un sens défavorable pour la croissance. En conclusion, les caractéristiques musculaires impliquées dans le déterminisme de la tendreté et de la flaveur de la viande (fibres, collagène, lipides) dépendent pour une grande part de la croissance foetale. Ainsi, le potentiel d'un bovin à produire une viande de qualité est fortement dépendant de sa croissance avant la naissance.

**Mots clés :** Productions animales ; Méthodes et outils ; Physiologie.

#### Abstract

##### Recent advances in research on bovine muscle and meat sensory quality. I. Towards a better knowledge of muscle biology

In the past, the major objective of research on meat-producing ruminants was to increase meat production with low costs of production. Nowadays, the meat safety crisis and the unreliability of meat eating quality have increased the concern of consumers for natural feeding of the animals, human health and high quality beef. Quality is thus one of the most important social and economic challenges for beef producers and retailers. Beef quality traits (tenderness and flavour) depend on various muscle characteristics which are regulated by genetic and breeding factors. However, the muscle traits studied so far (fibre number and characteristics, collagen characteristics, intramuscular fat content) explain only a moderate part of the variability in tenderness and flavour. Furthermore, predictive equations of tenderness and flavour from muscle characteristics depend on muscle types and animal genotypes. The development of new molecular techniques (functional genomics) has opened the way to an almost exhaustive analysis of gene expression in various nutritional and physiological conditions. This allows scientists to discover new biological predictors (*i.e.* new highly regulated genes) that control meat quality traits.

Tirés à part : J.-F. Hocquette

Growth *in utero* plays a major role in the determination of muscle fibre number and characteristics, thereby regulating muscle growth and meat quality traits in postnatal life. Thus, the chronology of myogenesis is the subject of active investigation. Muscle contents in type I and III collagens are the highest at 180 days post-conception and decrease thereafter. Three generations of myoblasts have been described in bovine muscle during foetal life. On the basis of its muscle characteristics, the bovine is a mature species at birth compared to other mammals. Foetal muscle differentiation depends on genetic and nutritional factors. For instance, undernutrition during foetal life impedes muscle differentiation and changes metabolism in a way that may be detrimental for postnatal growth. In conclusion, growth *in utero* highly regulates some muscle characteristics (fibre, collagen, fat) which are important for beef quality. Therefore, the foetal growth is likely to play a major role in the ability of cattle to produce beef of high and consistent quality.

**Key words:** Livestock farming; Tools and methods; Physiology.

Dans les années 1960-1970, la production de viande bovine était déficitaire en France et en Europe. C'est pourquoi, les objectifs des recherches conduites par l'Institut national de la recherche agronomique (Inra) étaient alors d'accroître la production de viande [1] et d'améliorer les performances des bovins en croissance, en particulier des jeunes bovins mâles (taurillons). La nécessité de produire des carcasses satisfaisant les exigences du marché (fort rendement en muscles et peu de dépôts adipeux) a conduit l'Inra à développer des recherches visant à mieux connaître l'influence des facteurs d'élevage et de la croissance des animaux sur leur composition corporelle.

À partir du milieu des années 1980, les recherches sur les bovins producteurs de viande ont progressivement évolué vers la maîtrise des caractéristiques qualitatives des muscles (type métabolique et contractile des fibres musculaires, caractéristiques du collagène et des lipides intramusculaires) qui déterminent les qualités organoleptiques des viandes (tendreté, flaveur...) [1]. Les connaissances sur la biologie du tissu musculaire acquises depuis 20 ans ont permis de comprendre la régulation des différentes fonctions biologiques du muscle (contractions permettant les mouvements et l'activité physique, production de chaleur pour lutter contre le froid, réserves de protéines et de sources énergétiques) [2]. Les interactions entre ces différentes fonctions et leurs conséquences sur la qualité de la viande qui en résulte ont également été étudiées [3].

L'objectif de cette synthèse est de montrer en quoi les progrès récents en physiologie musculaire permettent de mieux comprendre les mécanismes biologiques qui

déterminent la qualité sensorielle des viandes bovines (tendreté et flaveur essentiellement). Dans une première partie, cet article précisera les relations entre les caractéristiques musculaires et les critères de qualité sensorielle de la viande. La seconde partie concernera plus spécifiquement la mise en place des caractéristiques musculaires, notamment au cours de la vie fœtale car le bovin est une espèce très mature à la naissance. Dans un second article complémentaire<sup>1</sup>, nous précisons l'influence des facteurs d'élevage et du type génétique des animaux après la naissance sur les caractéristiques musculaires décrites dans cet article et la qualité de la viande qui en résulte.

## Relations entre les caractéristiques musculaires et la qualité sensorielle de la viande bovine

La variabilité non maîtrisée de la qualité sensorielle de la viande bovine (flaveur, et surtout tendreté) reste une préoccupation majeure de la filière et fait l'objet de nombreuses recherches [3, 4]. Il est généralement admis que les facteurs d'élevage expliquent environ 20 % de la variabilité de la qualité de la viande, 80 % de cette variabilité étant expliqués par les phases d'abattage et de transformation du mus-

cle en viande [4]. C'est pourquoi, certains indicateurs *post mortem* de la maturation de la viande tels que l'indice de fragmentation myofibrillaire [5] ou les paramètres rhéologiques de la viande cuite maturée [6] sont de bons prédicteurs de la tendreté. Cependant, lorsque les phases d'abattage et de maturation sont parfaitement bien maîtrisées, l'importance relative des facteurs d'élevage devient prépondérante. Les éleveurs savent en effet depuis longtemps, mais de façon empirique, que les facteurs d'élevage sont importants dans le déterminisme de la qualité de la viande. Il appartient donc aux chercheurs d'en comprendre les mécanismes biologiques. Les indicateurs biologiques des critères de qualité (tendreté, flaveur) ainsi déterminés peuvent aider à la qualification des viandes [7] au même titre que les facteurs technologiques comme cela a été fait en Australie [8]. De plus, il demeure important de pouvoir répondre aux attentes du consommateur (accentuées à la suite des crises médiatiques de la « vache folle ») en précisant l'influence des facteurs *ante mortem* liés à l'élevage (conduites alimentaires, choix du type d'animaux, systèmes de production) sur la qualité de la viande. Enfin, sur le plan génétique, il est important de pouvoir prédire les conséquences potentielles, sur la qualité de la viande, d'une sélection de bovins sur des critères de croissance ou de composition corporelle, par exemple. Il est également important de pouvoir sélectionner les animaux directement sur des critères de qualité pour répondre aux nouvelles attentes des consommateurs, notamment en terme de qualité sensorielle.

Le premier objectif des recherches actuelles est donc de définir quelles sont les

<sup>1</sup> À paraître dans le prochain numéro de *Cahiers Agricultures*.

caractéristiques des muscles de l'animal qui expliquent la variabilité de la qualité sensorielle de la viande bovine. Les progrès accomplis depuis plus de 10 ans ont clairement montré que la tendreté dépend, entre autres : i) des caractéristiques de la trame conjonctive (collagène surtout) responsables de la dureté de base de la viande ; ii) des propriétés contractiles des fibres musculaires, des activités des protéases et de leurs inhibiteurs qui conditionnent ensemble la maturation de la viande ; et enfin iii) des teneurs en lipides intramusculaires qui diluent les structures les plus dures du tissu musculaire. La flaveur est très liée à la fraction lipidique du muscle (teneur, arômes fixés...) et aux changements qualitatifs de ces lipides (lipolyse, oxydation...) au cours de la maturation de la viande [3] (figure 1).

Cependant, ces observations générales souffrent de nombreuses exceptions et sont plus complexes qu'il n'y paraît en raison probablement des limites de nos connaissances en matière de biologie musculaire. Ainsi, par exemple, les muscles riches en collagène donnent généralement des viandes dures, mais, dans bon nombre d'études, la relation entre la tendreté de la viande et la teneur en collagène est très faible. La solubilité du collagène, facteur favorable à la tendreté, dépend de plusieurs caractéristiques biochimiques de la trame conjonctive, parmi lesquelles la réticulation des fibres de collagène [9], l'importance des liaisons moléculaires intra- et interfibrilles [9] et les

teneurs en collagène de type I et III [10]. Mais là encore, l'importance de l'influence de l'expression des différentes isoformes de collagène sur la tendreté de la viande est sujette à controverse [10]. Plus récemment, il a été suggéré que d'autres éléments de la trame conjonctive tels que les protéoglycanes pourraient jouer un rôle important dans la régulation de la solubilité du collagène [11].

Malgré toutes ces réserves et les nombreuses données ambiguës, nous avons tenté d'évaluer la contribution respective des différentes caractéristiques de trois muscles de valeur bouchère différente (*Longissimus thoracis* ou entrecôte, *Semitenidosus* ou rond de gîte, *Triceps brachii* ou boule de macreuse) à la tendreté finale. Ces muscles étaient issus de taurillons ou de vaches de réforme abattus dans des conditions comparables, issus de quatre races françaises et dont la tendreté de la viande a été appréciée par un jury de dégustation. Les caractéristiques les plus explicatives de la tendreté après 14 jours de maturation sont la surface moyenne des fibres musculaires et leurs propriétés contractiles et métaboliques, les caractéristiques du collagène et les teneurs en lipides intramusculaires [12]. Cependant, l'ensemble de ces variables ne permet d'expliquer qu'une faible part de la variabilité de la tendreté (environ 10 % chez les mâles et 20 % chez les femelles). De plus, les variables explicatives de la tendreté diffèrent selon le muscle et le type de production [12].

Ces résultats confirment d'autres données précédemment obtenues uniquement sur le muscle *Longissimus thoracis* (entrecôte) issu seulement de jeunes mâles de différentes races à viande françaises. En effet, au maximum, environ un tiers à un quart de la variabilité de la tendreté ou de la flaveur de ce muscle peut être expliqué par la variabilité des caractéristiques musculaires étudiées [13]. Comme précédemment, les équations prédictives de la tendreté diffèrent entre jeunes bovins Charolais (15-19 mois), Salers (19 mois), Gascons (16 mois) et Aubrac (24 mois) [6]. D'autres travaux sur taurillons Limousins ont permis de montrer que le type contractile des fibres musculaires influence davantage la vitesse de maturation de la viande tandis que le type métabolique des muscles influence surtout les propriétés rhéologiques de la viande cuite après 15 jours de maturation [14]. La généralisation de ces résultats à d'autres muscles reste cependant à confirmer.

Le faible niveau de prédiction de la qualité sensorielle à partir de la variabilité des caractéristiques musculaires peut s'expliquer, d'une part par l'imprécision des différentes mesures réalisées (notamment de la tendreté par le jury d'analyse sensorielle), d'autre part par la forte variabilité des caractéristiques musculaires et surtout de la tendreté au sein d'un même muscle [15], ou encore par nos lacunes dans la connaissance des processus biologiques qui déterminent la qualité finale de la viande. Le muscle est en effet un tissu composite et les interactions entre ses différents composants (fibres, tissu conjonctif, adipocytes) ne sont jamais prises en compte car peu connues à ce jour. Il est également probable que les différences entre les races françaises étudiées soient trop faibles pour être expliquées facilement. En effet, la comparaison de races plus extrêmes de différents pays (Aberdeen Angus, Limousine, Blanc Bleu Belge) permet d'induire une variabilité beaucoup plus élevée des caractéristiques musculaires [16] en rapport avec les différences de qualité finale de la viande.

L'ensemble de ces considérations sous-entend un second objectif de recherches qui est d'identifier un nombre limité de caractéristiques musculaires qui auraient une forte influence sur la qualité de la viande et qui pourraient être mesurées en routine sur l'animal avant abattage aussi bien par le sélectionneur que par l'éleveur. Une attention toute particulière a été portée au type de fibres musculaires, et en particulier à leurs propriétés

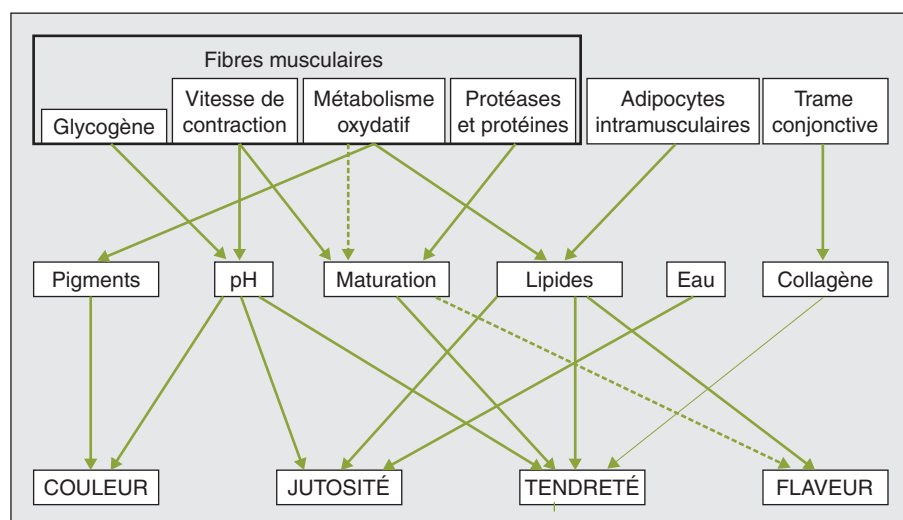


Figure 1. Contribution des caractéristiques musculaires à la qualité sensorielle de la viande (couleur, jutosité, tendreté et flaveur) (adapté de [3]).

Figure 1. Relationships between muscle characteristics and meat quality traits (colour, juiciness, tenderness, and flavour) (adapted from [3]).

contractiles qui déterminent la vitesse de maturation de la viande. De nombreuses études ont été conduites pour comparer et améliorer les méthodes de classification des fibres musculaires [17]. Toutefois, les méthodes actuelles ne peuvent pas encore être utilisées pour répondre aux attentes de la filière.

Néanmoins, de nouvelles perspectives encourageantes s'offrent aux chercheurs en sciences animales qui développent des techniques de biologie moléculaire et cellulaire. En effet, le développement rapide de nouvelles techniques performantes d'analyse de l'ADN (RFLP - *Restriction Fragment Length Polymorphism*, ou PCR - *Polymerase Chain Reaction*, par exemple) a d'ores et déjà débouché sur des tests très utiles pour les filières animales, dont la filière bovine : en effet, il est maintenant possible, à l'aide de marqueurs ADN, de discriminer différentes races bovines ou d'assurer la traçabilité individuelle des viandes en suivant l'identification des animaux et des pièces de viande des élevages aux lieux de vente [18].

Pour mieux prédire la qualité sensorielle de la viande, nous envisageons de mettre à profit l'analyse de plus en plus complète des génomes des animaux domestiques et le développement de techniques performantes (puces à ADN, par exemple). En effet, ces progrès autorisent aujourd'hui l'analyse de plus en plus exhaustive du polymorphisme et de l'expression des gènes dans le muscle des animaux avant abattage, que ce soit au

niveau ARNm (étude du transcriptome) ou protéine (étude du protéome) [19]. Deux stratégies nouvelles s'offrent maintenant aux chercheurs : i) l'analyse simultanée de la régulation par les facteurs d'élevage de l'ensemble des gènes contrôlant toutes les caractéristiques musculaires connues (fibres, collagène, lipides) qui déterminent la tendreté et la flaveur de la viande ; ii) la découverte de nouveaux gènes (et donc de nouvelles caractéristiques musculaires) dont le polymorphisme ou la variabilité de l'expression expliqueraient une part importante de la variabilité de la qualité de la viande bovine. Ces nouvelles approches s'inscrivent dans une démarche de « génomique » dont l'objectif général est d'élucider les fonctions biologiques des gènes exprimés dans les tissus et notamment dans le muscle. Pour atteindre cet objectif, il est indispensable de développer une démarche de « biologie intégrative » dont le principe est d'associer les recherches au niveau des gènes aux approches plus classiques (biochimie des tissus, zootechnie...) (figure 2). Cette démarche est en cours de développement notamment dans les laboratoires de l'Inra et sa faisabilité au niveau du tissu musculaire a été démontrée [19].

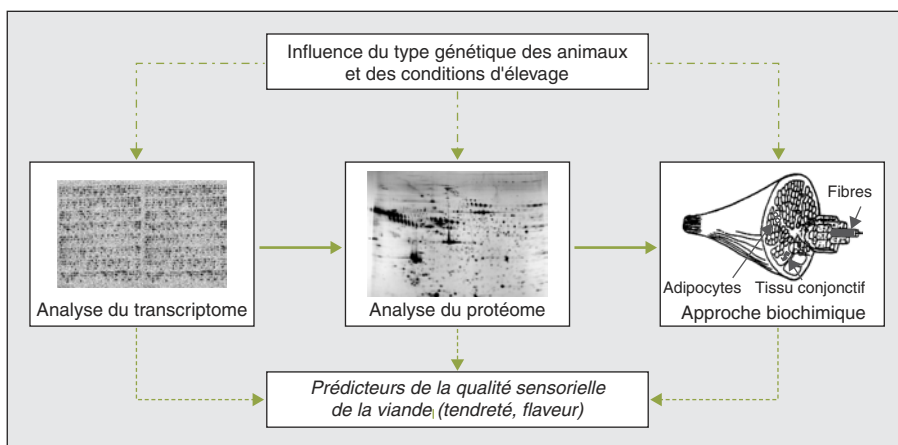
Les retombées des études de génomique concernent à la fois les sélectionneurs et les producteurs. Dans le premier cas, des tests ADN seront développés pour détecter des polymorphismes de gènes associés à la variabilité de la qualité de la viande. Ils pourront alors être utilisés

pour sélectionner des bovins produisant une viande de qualité. De tels tests proposés par des pays étrangers sont déjà disponibles sur le marché et concernent par exemple les gènes de la calpaïne et de la calpastatine impliqués dans le déterminisme de la tendreté de la viande [19]. Dans le second cas, c'est-à-dire pour les producteurs, de nouveaux indicateurs des caractéristiques musculaires affectés par le potentiel de croissance des animaux (tropomyosine, troponine, protéine de liaison des acides gras) [20, 21] ou par le mode de production (la sélénoprotéine) [22] commencent à être mis en évidence. Selon leur pertinence, ils seront utilisés pour mieux prédire l'influence des facteurs d'élevage sur la qualité finale de la viande.

## Ontogenèse des caractéristiques musculaires durant la vie fœtale

Sur le plan quantitatif, le potentiel de croissance musculaire dépend du nombre total de fibres musculaires. Sur le plan qualitatif, les caractéristiques du tissu musculaire influencent la qualité finale de la viande comme décrit plus haut. La croissance *in utero* détermine à la fois le nombre de fibres musculaires et leurs caractéristiques en fonction du type génétique des animaux et de la quantité et de la nature des nutriments apportés au fœtus par l'intermédiaire de la nutrition maternelle. Toutefois, une connaissance fine des différentes étapes de la mise en place du tissu musculaire est un préalable nécessaire avant d'envisager tout contrôle nutritionnel ou génétique (figure 3a).

La mise en place du collagène a tout d'abord fait l'objet de plusieurs études notamment dans notre groupe [12]. Sept types de collagène différents (types I, III, IV, V, VII, XII et XIV) ont été mis en évidence dans le muscle squelettique de bovin adulte ou de fœtus [23]. Les teneurs en collagènes de types I et III augmentent régulièrement tout au long de la vie fœtale pour atteindre un maximum vers 180 à 230 jours après la conception, puis sont plus faibles à 260 jours [23] (figure 3b). Aussi bien chez l'adulte que chez le fœtus, le périnysium (qui correspond au réseau de trame conjonctive

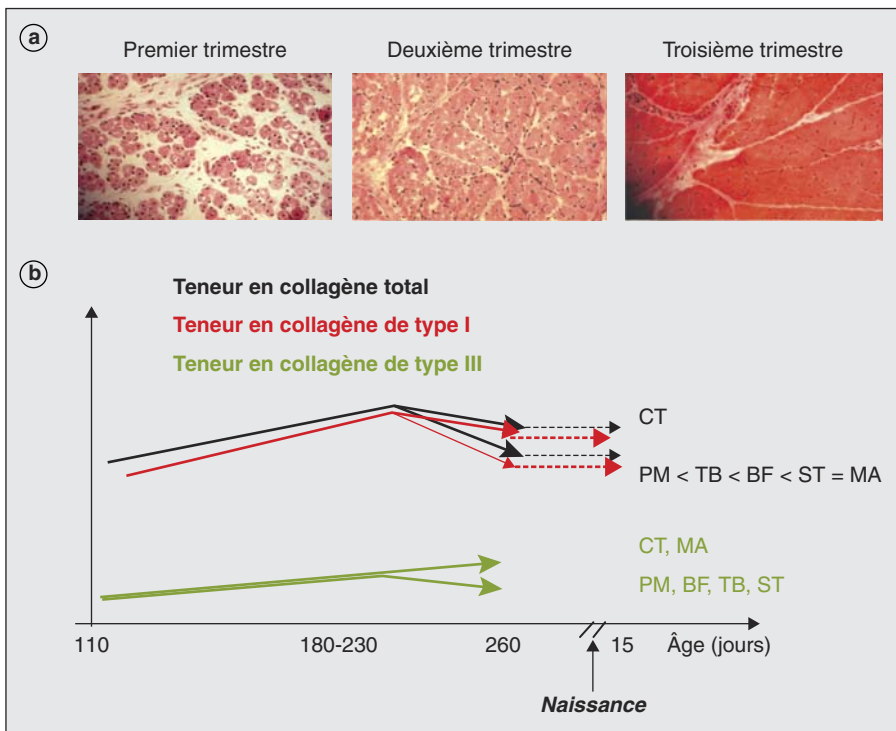


**Figure 2.** Démarches de « génomique fonctionnelle » et de « biologie intégrative » pour la compréhension des mécanismes biologiques du muscle qui contrôlent la qualité sensorielle de la viande.

**Figure 2.** Strategies of functional genomics and integrative biology for a better understanding of muscular biological mechanisms which control sensory meat quality traits.

L'objectif de nos recherches est de mettre en évidence des prédicteurs moléculaires ou biochimiques de la tendreté et de la flaveur de la viande bovine qui seraient influencés par les facteurs de production (type génétique et conditions d'élevage des animaux).





**Figure 3.** Évolution du tissu musculaire et du collagène au cours de la vie fœtale. a) tissu musculaire de fœtus bovin : coloration à l'azorubine de coupes transversales de muscles. b) teneurs en collagène total et en types I et III chez le fœtus bovin dans différents muscles : CT : *Cutaneus trunci* ; ST : *Semitendinosus* ; BF : *Biceps femoris* ; MA : *Masseter* ; PM : *Psoas major* ; TB : *Triceps brachii*.

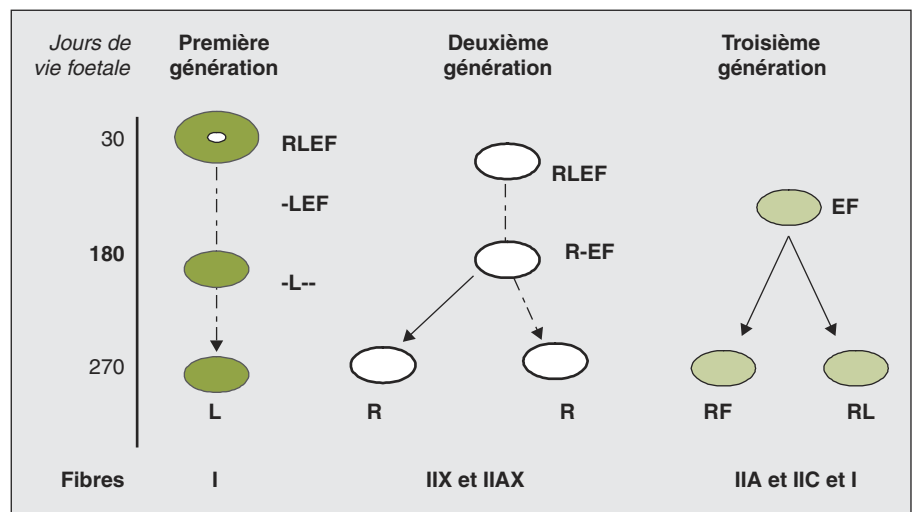
**Figure 3.** Ontogenesis of muscle tissue and collagen during foetal life. a) muscle tissue of bovine foetus: azorubin staining of muscle transversal sections. b) contents in total collagen and type I and III collagen in the bovine foetus in different muscles: CT: *Cutaneus trunci*; ST: *Semitendinosus*; BF: *Biceps femoris*; MA: *Masseter*; PM: *Psoas major*; TB: *Triceps brachii*.

qui sont détectées par des anticorps spécifiques (figure 4). Les myoblastes des différentes générations prolifèrent au cours des deux premiers tiers de la vie fœtale, c'est-à-dire jusqu'à 180 jours en moyenne. Le nombre total de fibres musculaires est alors fixé. La première génération de myoblastes est complètement différenciée à partir de la fin du deuxième tiers de la vie fœtale, et est à l'origine des fibres lentes oxydatives (c'est-à-dire de type I) après la naissance, sauf dans les muscles totalement rapides [17] où l'isoforme rapide de la chaîne lourde de myosine remplace l'isoforme lente. La deuxième génération donne naissance principalement à des fibres rapides glycolytiques (c'est-à-dire de type IIX), mais aussi à des fibres oxydatives de type IIA, alors que la troisième génération est principalement à l'origine des fibres rapides oxydo-glycolytiques (c'est-à-dire de type IIA). Ces résultats associés à ceux de la mise en place du collagène suggèrent des relations temporales entre la différenciation de la trame conjonctive et celle des fibres musculaires.

La différenciation des fibres musculaires a donc lieu principalement durant le dernier tiers de la vie fœtale. Au cours de cette période, l'expression d'un grand nombre de gènes est modifiée, comme cela a été mis en évidence par l'analyse du transcriptome du muscle [24]. Par ailleurs, les activités des différentes enzy-

entre les faisceaux de fibres musculaires) contient surtout du collagène de type I mais aussi du collagène de type III. L'endomysium (qui correspond au réseau de trame conjonctive entourant les fibres musculaires) contient surtout du collagène de type IV avec des traces de types I et III. Les collagènes de types V et VI sont détectés à la fois dans le péri-mysium et l'endomysium tandis que les collagènes de types XII et XIV sont exclusivement localisés dans le péri-mysium. Aussi, le muscle squelettique de bovin a déjà acquis la structure de sa trame conjonctive dès la fin de la vie fœtale [23].

La chronologie de la mise en place des propriétés contractiles et métaboliques des fibres musculaires a également fait l'objet de nombreuses études dans notre laboratoire [17]. Comme chez d'autres espèces, la myogenèse chez le bovin implique au moins trois générations de myoblastes que l'on peut distinguer sur la base de leur taille et de l'expression des différentes chaînes lourdes de myosine



**Figure 4.** Mise en place des différents types de fibres musculaires chez le fœtus bovin (adapté d'après [17]).

**Figure 4.** Ontogenesis of muscle fibres during foetal development in cattle (adapted from [17]).

La myogenèse chez le bovin implique trois générations de myoblastes qui ont été caractérisées à l'aide d'anticorps dirigés contre les chaînes lourdes de myosine de type lent (L), rapide (R), embryonnaire (E) ou fœtale (F). Ces différentes générations conduisent à des fibres musculaires lentes (type I) ou rapides (type II) à métabolisme glycolytique (type IIX), oxydatif (types I ou IIA) ou encore mixte (type IIC).

mes du métabolisme musculaire augmentent au cours de la même période. Dans le cœur et aussi dans le muscle squelettique, la différenciation métabolique se fait en plusieurs étapes successives correspondant à l'induction séquentielle de l'activité des différentes enzymes de la glycolyse ou des mitochondries. Ce processus de différenciation métabolique prépare la substitution du glucose par les acides gras comme source énergétique préférentielle des muscles, évolution qui se produit surtout au moment de la naissance avec la mise en place de l'alimentation lactée. Comparativement aux autres mammifères, le bovin est donc une espèce mature à la fin de la vie fœtale sur la base des propriétés contractiles et métaboliques de ses muscles [17].

Des études récentes ont montré que la différenciation des fibres musculaires est sous le contrôle de facteurs génétiques et nutritionnels. Ainsi, par exemple, chez le porc, les fibres de première génération dépendent surtout du type génétique des animaux [25] et, chez le bovin, le muscle *Semitendinosus* de fœtus Blanc Bleu Belge « culard » contient deux fois moins de fibres primaires (mais plus de fibres secondaires) que le même muscle de fœtus Holstein au même stade de développement [26]. Au contraire, les fibres de deuxième génération sont sensibles aux manipulations nutritionnelles au cours de la vie fœtale au moins chez le porc. En effet, des truies gestantes sous-nutries (à 60 % du niveau alimentaire à volonté) mettent bas des porcelets avec des muscles qui contiennent moins de fibres secondaires mais autant de fibres primaires [25].

Ainsi, il est hautement probable que la première moitié de la gestation soit une période critique pour le contrôle nutritionnel du nombre de fibres. Un niveau alimentaire élevé pourrait augmenter ou prolonger la prolifération des myoblastes. Le nombre de fibres musculaires serait alors plus important, y compris au niveau de la population des cellules satellites, favorisant ainsi l'hypertrophie musculaire après la naissance [27].

D'autres études chez l'homme et l'animal ont montré qu'une période de sous-nutrition marquée au cours de la vie fœtale peut avoir d'importantes répercussions à long terme sur la croissance, la composition corporelle et le métabolisme des mammifères après la naissance. Des modifications du statut hormonal sont probablement des médiateurs de cette adaptation nutritionnelle du fœtus. Ce

concept de « programmation nutritionnelle » de la croissance et du métabolisme est de plus en plus accepté mais reste à vérifier chez le bovin. Nos recherches visent donc à identifier les périodes critiques de la mise en place des caractéristiques des tissus au cours de la vie fœtale [17], l'objectif étant d'induire des effets importants et rémanents favorables à la qualité de la viande par un meilleur contrôle de l'alimentation maternelle.

En conclusion, les caractéristiques musculaires impliquées dans le déterminisme de la tendreté et de la flaveur de la viande (fibres, collagène, lipides) sont mises en place, pour une grande part, au cours de la croissance fœtale, en particulier chez le bovin qui est une espèce mature à la naissance. Les stratégies nutritionnelles pour mieux maîtriser ces phénomènes restent à être déterminées.

## Conclusion

Le défi actuel auquel doit répondre la filière bovine est la production d'une viande de bonne qualité, notamment sensorielle et sans risque pour la santé humaine.

Les progrès acquis au cours des dernières décennies ont montré que les caractéristiques des fibres musculaires (taille, type contractile et métabolique), du collagène (teneur et solubilité), et des lipides intramusculaires ainsi que l'activité des enzymes impliquées dans la maturation *post mortem* de la viande sont les principales caractéristiques déterminantes pour la tendreté. Par ailleurs, la flaveur dépend pour une grande part de la teneur en lipides intramusculaires et des caractéristiques de ces lipides. Ces acquis scientifiques offrent aux chercheurs et à la profession de nouvelles pistes d'amélioration de la qualité sensorielle de la viande bovine.

Ainsi, la différenciation du muscle au cours de la vie fœtale s'avère très importante pour le déterminisme de ces caractéristiques musculaires et de la qualité de la viande qui en résulte. La multiplication des myoblastes au cours des deux premiers tiers de la vie fœtale détermine le nombre de fibres musculaires et, de ce fait, la masse musculaire. La période de différenciation au cours du dernier tiers de la vie fœtale détermine les caractéristiques qualitatives des muscles. Comme dans d'autres espèces, une période de

sous-nutrition fœtale pourrait affecter de façon importante la prolifération ou la différenciation des myoblastes dans un sens défavorable pour la croissance musculaire en raison d'un nombre plus faible de fibres. Ces résultats soulignent la nécessité de prendre en compte tout le vécu de l'animal, de sa conception à l'abattage, pour mieux considérer les mécanismes biologiques qui contribuent à la construction du tissu musculaire et à ses conséquences sur la qualité finale de la viande.

Toutefois, les différents critères de la qualité sensorielle (tendreté, flaveur...) résultent des conséquences cumulées d'un ensemble de variations faibles de plusieurs caractéristiques musculaires (collagène, fibre, pH, protéases dans le cas de la tendreté). Ces faibles variations nécessitent le développement de nombreuses méthodes à faible coût pour estimer à la fois la qualité finale du produit [28] et les caractéristiques musculaires de l'animal vivant qui déterminent cette qualité. De plus, il semble également que plusieurs études soient ambiguës ou apparemment contradictoires, indiquant ainsi que notre connaissance de la biologie musculaire reste à améliorer.

Les nouvelles méthodes à haut débit d'étude des gènes et des protéines (génomique) vont probablement rendre la recherche plus performante pour découvrir plus rapidement de nouveaux concepts en agriculture, y compris dans les pays en développement [29]. Cette démarche est entreprise notamment à l'Inra avec l'objectif, non pas de procéder à des manipulations génétiques ultérieures, mais d'étudier le rôle des polymorphismes et de l'expression des gènes dans le muscle sur la qualité finale de la viande. Les attendus sont des tests ADN pour l'amélioration de la sélection génétique et la mise en évidence de nouveaux indicateurs biologiques des qualités des viandes [19]. ■

## Références

1. Bonneau M, Touraille C, Pardon P, Lebas F, Fauconneau B, Rémygnon H. Amélioration de la qualité des carcasses et des viandes. *INRA Prod Anim* 1996 ; HS : 95-100.

2. Hocquette JF, Ortigues-Marty I, Damon M, Herpin P, Geay Y. Régulation nutritionnelle et hormonale du métabolisme énergétique des muscles squelettiques des animaux producteurs de viande. *INRA Prod Anim* 2000 ; 13 : 185-200.

3. Geay Y, Bauchart D, Hocquette JF, Culioli J. Valeur diététique et qualités sensorielles des viandes de ruminants. Incidence de l'alimentation des animaux. *INRA Prod Anim* 2002 ; 15 : 37-52.
4. Culioli J. La qualité de la viande bovine : aspects biologiques et technologiques de la gestion de la tendreté. *Bull Acad Vet Fr* 1999 ; 72 : 25-46.
5. Vestergaard M, Therkildsen M, Henckel P, Jensen LR, Andersen HR, Sejrsen K. Influence of feeding intensity, grazing and finishing feeding on meat and eating quality of young bulls and the relationship between muscle fibre characteristics, fibre fragmentation and meat tenderness. *Meat Sci* 2000 ; 54 : 187-95.
6. Brouard S, Renand G, Turin F. Relations entre caractéristiques musculaires et tendreté dans le cas du muscle *longissimus lumborum* de jeunes bovins de races rustiques. *Renc Rech Ruminants* 2001 ; 8 : 49-52.
7. Casabianca F, Trift N, Sylvander B. Qualification of the origin of beef meat in Europe. Analysis of socio-technical determinants based on French practices. In : Hocquette JF, Gigli S, eds. *Indicators of milk and beef quality EAAP Publication*. Wageningen (Pays-Bas) : Academic Publishers, 2005 ; 112 : 277-97.
8. Pethick DW, Fergusson DM, Gardner GE, Hocquette JF, Thompson JM, Warner R. Muscle metabolism in relation to genotypic and environmental influences on consumer defined quality of red meat. In : Hocquette JF, Gigli S, eds. *Indicators of milk and beef quality EAAP Publication*. Wageningen (Pays-Bas) : Academic Publishers, 2005 ; 112 : 95-110.
9. McCormick RJ. Extracellular modifications to muscle collagen: Implications for Meat Quality. *Poult Sci* 1999 ; 78 : 785-91.
10. Bailey AJ, Light ND. *Connective tissue in meat and meat products*. London ; New York : Elsevier Applied Science, 1989 ; 355 p.
11. Pedersen ME, Kulseth MA, Kolset SO, Velleman S, Eggen KH. Decorin and fibromodulin expression in two bovine muscles (*M. Semitendinosus* and *M. Psoas major*) differing in texture. *J Muscle Foods* 2001 ; 12 : 1-17.
12. Hocquette JF, Ortigues-Marty I, Picard B, Doreau M, Bauchart D, Micol D. La viande des ruminants. De nouvelles approches pour maîtriser et améliorer la qualité. *Viande Prod Carnés* 2005 ; 24 : 7-18.
13. Renand G, Picard B, Touraille C, Berge P, Lepetit P. Joint variability of meat quality traits and muscle characteristics of young Charolais beef cattle. *Meat Sci* 2001 ; 59 : 49-60.
14. Hocquette JF, Picard B, Trillat G, Normand J, Boissy A, Culioli J. Relations entre caractéristiques des fibres musculaires et indicateurs de qualité de la viande dans le cas du muscle *longissimus thoracis* de taurillon limousin. *Renc Rech Ruminants* 2001 ; 8 : 53-6.
15. Rhee MS, Wheeler TL, Shackelford SD, Koohmaraie M. Variation in palatability and biochemical traits within and among eleven beef muscles. *J Anim Sci* 2004 ; 82 : 534-50.
16. Barnola I, Hocquette JF, Cassar-Malek I, et al. Adipocyte fatty acid-binding protein expression and mitochondrial activity as indicators of intramuscular fat content in young bulls. In : Hocquette JF, Gigli S, eds. *Indicators of milk and beef quality. EAAP Publication*. Wageningen (Pays-Bas) : Academic Publishers, 2005 ; 112 : 419-24.
17. Picard B, Lefaucheur L, Berri C, Duclos M. Muscle fibre ontogenesis in farm animal species. *Reprod Nutr Dev* 2002 ; 42 : 415-31.
18. Sancristobal-Gaudy M, Renand G, Amigues Y, Boscher MY, Levéziel H, Bibé B. Traçabilité individuelle des viandes bovines à l'aide de marqueurs génétiques. *INRA Prod Anim* 2000 ; 13 : 269-76.
19. Hocquette JF, Cassar-Malek I, Listrat A, Picard B. Current genomics in cattle and application to beef quality. In : Hocquette JF, Gigli S, eds. *Indicators of milk and beef quality EAAP Publication*. Wageningen (Pays-Bas) : Academic Publishers, 2005 ; 112 : 65-79.
20. Cassar-Malek I, Ueda Y, Bernard C, et al. Molecular and biochemical muscle characteristics of Charolais bulls divergently selected for muscle growth. In : Hocquette JF, Gigli S, eds. *Indicators of milk and beef quality EAAP Publication*. Wageningen (Pays-Bas) : Academic Publishers, 2005 ; 112 : 371-7.
21. Bouley J, Meunier B, Chambon C, De Smet S, Hocquette JF, Picard B. Proteomic analysis of bovine skeletal muscle hypertrophy. *Proteomics* 2005 ; 5 : 490-500.
22. Cassar-Malek I, Bernard C, Jurie C, et al. Pasture-based beef production systems may influence muscle characteristics and gene expression. In : Hocquette JF, Gigli S, eds. *Indicators of milk and beef quality EAAP Publication*. Wageningen (Pays-Bas) : Academic Publishers, 2005 ; 112 : 385-90.
23. Listrat A, Lethias C, Hocquette JF, et al. Age-related changes and location of type I, III, XII and XIV collagen during development of four skeletal bovine muscles from genetically different animals. *Histochem J* 2000 ; 32 : 349-56.
24. Sudre K, Leroux C, Piétu G, et al. Transcriptome analysis of two bovine muscles during ontogenesis. *J Biochem* 2003 ; 133 : 745-56.
25. Dwyer CM, Stickland NC. Sources of variation in myofibre number within and between litters of pigs. *Anim Prod* 1991 ; 52 : 527-33.
26. Deveaux V, Cassar-Malek I, Picard B. Comparison of contractile characteristics of muscle from Holstein and double-muscling Belgian Blue fetuses. *Comp Biochem Physiol* 2001 ; 131 : 21-9.
27. Stickland NC, Demirtas B, Clelland AK, Ashton C. Genetic and nutritional influence on muscle growth in farm animals. *Comp Biochem Physiol* 2000 ; 126A (suppl. 1) : 141.
28. Dufour E, Frenchia JP. Les spectres de fluorescence frontale. Une empreinte digitale de la viande. *Viandes Prod Carnés* 2001 ; 22 : 9-14.
29. Machuka J. Agricultural genomics and sustainable development : perspectives and prospects for Africa. *Afr J Biotechnol* 2004 ; 3 : 127-35.