

Adiposité et génétique chez le porc: état des lieux et nouveaux enjeux pour la qualité des produits

Sandrine Schwob, Bénédicte Lebret, Isabelle Louveau

▶ To cite this version:

Sandrine Schwob, Bénédicte Lebret, Isabelle Louveau. Adiposité et génétique chez le porc: état des lieux et nouveaux enjeux pour la qualité des produits. INRAE Productions Animales, 2020, 33 (1), pp.17-29. 10.20870/productions-animales.2020.33.1.3112. hal-02627655

HAL Id: hal-02627655

https://hal.inrae.fr/hal-02627655

Submitted on 26 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.





Adiposité et génétique chez le porc : état des lieux et nouveaux enjeux pour la qualité des produits

Sandrine SCHWOB (1), Bénédicte LEBRET (2), Isabelle LOUVEAU (2) (1) IFIP – Institut du Porc, BP 35104, 35651 Le Rheu Cedex, France (2) PEGASE, INRA, Agrocampus Ouest, 35590 Saint Gilles, France

Courriel: sand rine. schwob@ifip. asso. fr

Résumé

> L'adiposité des carcasses des porcs abattus en France s'est réduite en moyenne de 45% entre 1977 et 2016. La production d'animaux de plus en plus maigres a été initiée dans les années 1950-1960 avec la mise en place des grilles de classement commercial des carcasses et de paiement différencié en fonction de leur teneur en tissus maigres, au détriment des tissus gras. Cette évolution a conduit à une standardisation de la production, entraînant des difficultés pour répondre à la demande qualitative de certains segments de marché. Toutefois, le gras connait actuellement un regain d'intérêt au sein de la filière porcine française. Les tissus gras présentent en effet de nombreux atouts, tant pour l'aptitude à la transformation en produits de charcuterie et salaison que pour les qualités sensorielles et nutritionnelles des produits. Cette synthèse fait le point sur les évolutions de l'amélioration génétique du porc en France en lien avec l'adiposité et la qualité des produits. Après un rappel des caractéristiques des tissus gras et leur intérêt pour les qualités des viandes et produits du porc, les facteurs de variation de l'adiposité et les caractères de quantité de gras pris en compte dans les programmes d'amélioration génétique sont présentés. Un état des lieux de la variabilité génétique de l'adiposité qui demeure au sein des populations porcines françaises (races sélectionnées et races locales) est dressé. Ce bilan permettra de définir les futures stratégies de sélection, afin de mieux répondre aux diverses attentes des industriels et des consommateurs.

Abstract

Genetics and adiposity in pigs: state of the art and new challenges for meat product quality

Carcass adiposity of pigs slaughtered in France has decreased by 45% on average between 1977 and 2016. The production of increasingly lean animals has been initiated in the 1950-1960's by setting up commercial grading scales for carcasses and differentiated payment according to their lean content, to the detriment of fatty tissues. This evolution led to a standardization of production, leading to difficulties in meeting the quality demand of certain market segments. However, a renewed interest for fat has occurred recently within the French pork industry. Indeed, fatty tissues have many advantages, both for ability for processing into cured products and delicatessen, as for sensory and nutritional qualities of products. This review provides an update on pig genetics' improvement in France in relation to adiposity and product quality. After a reminder of the characteristics of fat tissues and their importance for the quality of meat



and pork products, the factors influencing adiposity and the traits related to fat quantity taken into account in breeding programs are presented. An inventory of the genetic variability of fatness that remains within French pig populations (selected and local breeds) is drawn up. This will allow defining future selection strategies, to better meet the various expectations of pork industry and consumers.

Chapeau

Les tissus adipeux du porc présentent de nombreux atouts, tant pour la transformation en charcuteries et salaisons que pour les qualités sensorielles et nutritionnelles des viandes et produits. Un état des lieux de la variabilité génétique de l'adiposité chez le porc en France en lien avec la qualité des produits est nécessaire pour définir les futures stratégies de sélection et ainsi mieux répondre aux diverses attentes des industriels et des consommateurs. \(^1\)

Introduction

Le porc constitue la seconde viande la plus consommée à l'échelle mondiale juste derrière la volaille, et la viande la plus consommée en Asie et en Europe, ainsi qu'en France avec 33,3 kg équivalent carcasse/habitant en 2018, soit 38,3% de la consommation de viande (IFIP, 2019). En France, le porc est utilisé majoritairement sous forme de produits transformés, la viande fraîche représentant un quart de la consommation (IFIP, 2019). Les principales catégories de produits sont : les saucisses et saucissons (32%, dont 1/3 de saucisson sec), le jambon et les viandes cuites (28%), les viandes salées, saumurées, séchées et fumées (15%), les pâtés et rillettes (10%) et les produits traiteur (16%) (IFIP, 2019). Ces produits sont associés à une diversité de recettes, marques ou « signatures » collectives ou privées, et de productions sous signes officiels de qualité et d'origine (Label Rouge, AOP/AOC, IGP, production biologique) (Dourmad *et al.*, 2018).

Même si le volume total reste stable compte tenu de l'évolution de la population, le niveau de consommation individuelle de viande, dont la viande de porc, diminue en France depuis 2000. La diminution de consommation de porc touche davantage la viande fraîche que les produits de charcuterie (FranceAgriMer, 2018). Toutefois, il est important de noter que les productions de porc et produits sous signes officiels de qualité augmentent, même si elles ne représentent qu'une faible part de la production nationale (Label Rouge : 4,1%, porcs biologiques : 0,7%; IFIP, 2019). Pour ces différents produits, les attentes qualitatives varient selon les acteurs de la filière : producteurs, abatteurs, transformateurs, distributeurs, consommateurs.

La sélection porcine est soucieuse de répondre à ces multiples attentes. Ainsi, depuis le début des années 1980, des paramètres de qualité technologique de la viande (pH, couleur, rétention d'eau) sont pris en compte dans les objectifs de sélection des populations porcines françaises pour éviter la dégradation de la qualité de viande liée à la réduction d'adiposité des animaux (Bidanel *et al.*, 2018). De plus, deux gènes identifiés comme responsables de défauts majeurs de la qualité technologique de la viande (gènes Halothane et RN), qui affectent aussi la qualité sensorielle, sont pris en compte dans les schémas de sélection.

Dans cette synthèse, nous avons choisi de mettre l'accent sur les atouts des tissus gras et de faire le point sur les évolutions de l'amélioration génétique du porc en France en lien avec l'adiposité et la qualité des produits. Après un rappel des caractéristiques des tissus gras et leur intérêt pour les qualités des viandes et produits transformés de porc, les facteurs de variation de l'adiposité et les caractères de quantité de gras pris en compte dans les programmes

¹ Cet article a fait l'objet d'une présentation aux 51 èmes Journées de la Recherche Porcine (Schwob et al., 2019).



d'amélioration génétique (méthodes de mesure, paramètres génétiques) sont présentés. Un état des lieux de la variabilité génétique qui demeure au sein des populations porcines françaises (races sélectionnées et races locales) en termes de quantité, de répartition et de composition des tissus adipeux est dressé. Ce bilan est nécessaire pour définir les futures stratégies de sélection, afin de mieux répondre aux évolutions des attentes des acteurs de la filière et des consommateurs.

1. Localisation, caractéristiques, rôles et développement des tissus adipeux chez le porc

1.1. Localisation anatomique et caractéristiques cellulaires et moléculaires

Au sein de l'organisme, il existe plusieurs sites de dépôts adipeux de tailles très variables. Chez le porc, les dépôts les plus importants quantitativement sont sous-cutanés, avec la bardière comme principal dépôt, et intermusculaires, les autres dépôts adipeux (périrénal ou panne, intramusculaire) ne représentant qu'une fraction faible de la masse grasse corporelle (Henry, 1977). Chez un animal de 115 kg de poids vif (stade commercial d'abattage), les dépôts adipeux sous-cutanés et intermusculaires représentent respectivement 74% et 26% du tissu adipeux total de la carcasse (Monziols *et al.*, 2005).

Du point de vue structural, le tissu adipeux est essentiellement constitué d'adipocytes, cellules spécialisées dans le stockage des lipides (Louveau *et al.*, 2016). Ces cellules sphériques, dont le diamètre peut atteindre plus de 100 µm, se caractérisent par la présence d'une unique vacuole lipidique occupant jusqu'à 95% du volume total de la cellule. Elles sont enfermées dans un treillis de fibres conjonctives qui supportent également les vaisseaux sanguins et lymphatiques et les terminaisons nerveuses. En plus des adipocytes, le tissu adipeux contient des cellules souches adultes, des préadipocytes, des cellules endothéliales, des fibroblastes et des cellules immunitaires. Contrairement à de nombreux mammifères où coexistent ou se succèdent au cours de la croissance deux types d'adipocytes : blancs et bruns, le porc se caractérise par la présence exclusive d'adipocytes blancs dans ses tissus adipeux (Trayhurn *et al.*, 1989).

Du point de vue chimique, les tissus adipeux sous-cutanés du porc contiennent en moyenne 69 à 77% de lipides et 14 à 22% d'eau, les tissus adipeux internes (panne) étant plus riches en lipides (Wood *et al.*, 2003 ; Gondret *et al.*, 2014). Les lipides du muscle sont essentiellement des triglycérides qui constituent les lipides de réserve (0,5 à 5%), des phospholipides qui sont des lipides de structure présents dans les membranes cellulaires (0,5 à 1%) et du cholestérol (0,05 à 0,1%) (Lebret et Picard, 2015). Les triglycérides sont stockés pour l'essentiel dans la vacuole lipidique des adipocytes qui se développent le long des faisceaux de fibres et, pour une part mineure (5-20%), dans le cytoplasme des fibres musculaires sous forme de gouttelettes lipidiques. La teneur en phospholipides varie assez peu alors que la teneur en triglycérides est très variable et dépend fortement de la taille et du nombre d'adipocytes intramusculaires (Listrat *et al.*, 2015).

Les lipides tissulaires sont constitués d'acides gras (AG) répartis en trois classes : saturés (AGS) représentant en moyenne 38% (muscle) à 40% (bardière) des AG et dont les principaux sont le C16:0 (palmitique) et le C18:0 (stéarique) ; mono-insaturés (AGMI) qui représentent environ 45% des AG (muscle et bardière) et comprennent essentiellement le C18:1 (oléique) et polyinsaturés (AGPI) qui représentent 15 à 20% des AG (Mourot, 2010). Au sein des AGPI, on distingue les AGPI n-6 ou oméga 6, majoritaires, incluant essentiellement le C18:2 (linoléique ou LA) et les AGPI n-3 ou oméga 3, qui incluent le C18:3 (linolénique ou ALA), le C20:5 (eicosapentaénoïque ou EPA) et le C22:6 (docosohexaénoïque ou DHA). Parmi ces AG, les



133 C18:2 et C18:3 sont indispensables car non synthétisés par l'animal. Leurs teneurs ainsi que celles de leurs dérivés EPA et DHA dépendent donc directement des apports alimentaires.

1.2. Rôles du tissu adipeux dans l'organisme

Les premiers rôles attribués au tissu adipeux étaient ceux de soutien des organes et d'isolateur thermique. Le tissu adipeux est aussi reconnu pour son rôle essentiel dans le stockage de l'énergie. Il est en effet capable de stocker de grandes quantités d'AG sous forme de triglycérides dans les adipocytes, permettant ainsi d'assurer le maintien de l'homéostasie énergétique. Cette capacité de stockage est le résultat d'un équilibre entre le prélèvement des AG exogènes, la synthèse de novo des AG ou lipogenèse, leur estérification en triglycérides, l'hydrolyse des triglycérides et la ré-estérification des produits de la lipolyse. Chez le porc, le tissu adipeux constitue le site majeur de la lipogenèse (Henry, 1977).

En plus de ses différents rôles, le tissu adipeux exerce une fonction sécrétoire. Depuis la découverte de la leptine en 1994, de nombreux produits sécrétés par les cellules du tissu adipeux ont été identifiés (Komolka *et al.*, 2014). Les produits de nature peptidiques sont regroupés sous le terme d'adipokines. Ces produits, dont la liste continue à être enrichie, sont impliqués dans différentes fonctions biologiques comme la prise alimentaire, la croissance, l'inflammation ou l'immunité. Par cette capacité sécrétoire, le tissu adipeux peut interagir avec son environnement proche mais aussi avec l'ensemble de l'organisme.

1.3. Mise en place et développement des tissus adipeux lors des différentes phases de croissance du porc

La chronologie d'apparition des dépôts adipeux varie selon leur localisation anatomique. Les premiers groupes d'adipocytes apparaissent chez le porc durant la période fœtale. Ils sont observés au niveau sous-cutané entre 50 et 75 jours de gestation (qui dure environ 115 jours) et se développent dans les régions péricardique, épididymaire et périrénale à environ 70 jours de gestation, alors que les premiers adipocytes intramusculaires ne se développent qu'au cours du premier mois de vie post-natale (Bonnet *et al.*, 2015). Le développement des tissus adipeux au cours de l'embryogénèse résulte de l'engagement de cellules souches embryonnaires vers des voies de différenciation adipocytaire, puis d'une augmentation du nombre (hyperplasie) et du volume (hypertrophie) des cellules constitutives de ces tissus lors des phases de croissance post-embryonnaires (Bonnet *et al.*, 2015).

L'accrétion de la masse grasse se produit quasiment exclusivement après la naissance chez le porc et peut se poursuivre tout au long de la vie. Elle passe ainsi de 1-2% à la naissance (Canario *et al.*, 2007) à environ 15% à 20 kg et 25% à 90 kg de poids vif chez des porcs mâles de race Large White (Karège, 1991). La croissance du tissu adipeux résulte essentiellement de l'hypertrophie des adipocytes, l'hyperplasie étant considérée comme limitée dans l'accrétion adipeuse (Gardan *et al.*, 2006 ; Bonnet *et al.*, 2015).

2. Adiposité et intérêt pour les qualités des produits

La notion de qualité de viande (maigre et gras) de porc est complexe. Outre les dimensions intrinsèques au produit viande (qualités sanitaire, sensorielle, nutritionnelle, technologique), elle inclut des dimensions extrinsèques relatives aux conditions de production des animaux et leur perception par les citoyens (Lebret et Picard, 2015; Lebret *et al.*, 2015), qui ne seront pas traitées dans cette synthèse. Nous nous limiterons ici aux composantes de qualité des viandes directement influencées par l'adiposité des animaux : sensorielle, nutritionnelle et technologique.



199

200 201

202

203 204

205

206

207 208

209

210 211

212

213 214

215

216

217

218

219 220

221

222 223

224

225

226

227

2.1. Les différentes utilisations des tissus adipeux dans les produits de porc

Chez le porc, la grande majorité des tissus adipeux constitutifs de la carcasse est utilisée comme 182 matière première pour les technologies charcutières et le surplus sert à la production de 183 saindoux (IFIP, 2016). Ils apportent aux viandes et aux charcuteries leur goût et leur texture et 184 participent pleinement à l'élaboration des produits. Toutefois, selon leur origine anatomique, 185 les différents tissus adipeux n'ont pas tous le même intérêt en termes de qualité des produits. 186 Les tissus sous-cutanés, les plus importants en masse, sont visibles sur la carcasse ou les pièces 187 de découpe. Ils peuvent donc être facilement isolés et retirés, totalement ou partiellement, avant 188 distribution ou transformation. Ils sont utilisés pour la production de lard, barde pour rôti ou 189 galantine, charcuteries sèches ou cuites (saucissons, saucisses, pâtés, rillettes...). En revanche, 190 hormis le jambon cuit élaboré le plus souvent à partir de pièces ou muscles de jambon 191 dégraissés, les tissus adipeux intermusculaires restent dans les morceaux commercialisés et font 192 partie intégrante des produits proposés aux consommateurs (jambon sec, poitrine...), comme le 193 gras intramusculaire. Ils jouent donc un rôle majeur dans l'acceptabilité visuelle des produits 194 195 (rôtis, côtelettes, jambons secs, poitrine fumée, coppa...) et leurs caractéristiques nutritionnelles. Le gras périrénal est, quant à lui, très majoritairement utilisé pour la production 196 de saindoux, commercialisé tel quel ou utilisé comme ingrédient de produits de charcuteries-197 198 salaisons (IFIP, 2016).

2.2. La qualité sensorielle : le défi d'un gras invisible

Les propriétés sensorielles d'un aliment sont les caractéristiques que le consommateur perçoit par ses sens. Pour la viande, il s'agit de l'aspect (couleur, présence d'exsudat, quantité de gras externe, intermusculaire et intramusculaire ou persillé), de la texture (tendreté, jutosité) et de la flaveur (odeur, goût). Il est bien établi que ces paramètres déterminent l'appréciation de la viande de porc et influencent l'acte d'achat ou de ré-achat par les consommateurs, même si les facteurs marketing (emballage, prix, disponibilité) ou psychologiques (valeurs, aspects socioculturels) interviennent aussi dans les comportements d'achat (Dransfield et al., 2005 ; Font-i-Furnols et Guerrero, 2014).

Les qualités sensorielles de la viande dépendent d'interactions complexes entre i) les caractéristiques tissulaires à l'abattage : diamètre et typologie des fibres musculaires, teneur en glycogène, teneur et nature des lipides intramusculaires (LIM), importance et répartition de la matrice extracellulaire, ii) le métabolisme musculaire peri et post-mortem : vitesse et amplitude de chute du pH, température, durée et conditions de maturation de la viande (protéolyse et lipolyse, oxydation des lipides), et iii) les conditions de préparation et de cuisson des viandes ou les procédés de transformation et d'élaboration des produits carnés (Ngapo et Gariépy, 2008; Lebret et al., 2015; Listrat et al., 2015; Warner et Dunshea, 2018).

Les caractéristiques sensorielles des viandes peuvent être appréciées par des jurys entraînés qui évaluent, dans des conditions définies, l'intensité de différents caractères descriptifs d'aspect, de texture et de flaveur, ou des consommateurs lors de tests hédoniques visant à mesurer le plaisir éprouvé lors de la dégustation d'un produit (aspect, texture, goût). L'analyse d'une vingtaine de publications basées sur un jury entraîné montre que l'association entre teneur en LIM et qualité sensorielle du porc (longe) est positive dans la majorité des études (Lebret, 2009) mais varie selon la teneur en LIM considérée (une teneur minimale de 2,5% étant considérée favorable pour la qualité sensorielle), le niveau des autres indicateurs majeurs de qualité de viande (pH), le mode et la température de cuisson de la viande, etc... (Listrat et al., 2015;

Warner et Dunshea, 2018).



Mais qu'en est-il de l'influence de la teneur en LIM sur l'appréciation des viandes par les consommateurs? Avant consommation, les préférences des consommateurs (appréciation globale, intention de consommation ou d'achat) se portent majoritairement vers les viandes (longes) contenant le moins de LIM, alors que les préférences s'inversent souvent après consommation, les viandes les plus persillées étant jugées plus juteuses, tendres et goûteuses (Fernandez et al., 1999; Font-i-Furnols et Guerrero, 2014). Ces études confirment l'optimum de 2,5% à 3,5% de LIM pour favoriser l'acceptabilité globale des viandes par les consommateurs. Toutefois, cette association est à nuancer en fonction de leurs habitudes et cultures alimentaires (Dransfield et al., 2005) mais également de leur âge. Ainsi, l'augmentation de la teneur en LIM améliore l'acceptabilité globale du jambon sec chez les consommateurs de plus de 25 ans, mais a l'effet inverse chez les plus jeunes (Ventanas et al., 2007). L'influence des LIM sur la qualité percue dépend aussi du produit considéré : si l'appréciation hédonique du jambon sec s'accroît avec la teneur en LIM (Ventanas et al., 2007), l'inverse est observé pour le jambon cuit (Fernandez et al., 2000). Enfin, contrairement aux LIM, l'importance du gras de couverture a presque systématiquement un effet négatif sur l'appréciation des viandes ou jambons secs (Dransfield et al., 2005; Ventanas et al., 2007).

2.3. La qualité nutritionnelle : la recherche d'un gras sain

La qualité nutritionnelle de la viande correspond à sa capacité à satisfaire les besoins nutritionnels de l'homme : apports en protéines (dont acides aminés indispensables), lipides, vitamines (dont A, E, B1) et minéraux (fer, zinc, sélénium) (Lebret et Picard, 2015). Il est désormais recommandé d'augmenter les apports énergétiques sous forme de lipides qui doivent constituer idéalement 35 à 40% de l'énergie ingérée (ANSES 2016) ainsi que les apports en acides gras oméga 3 (AGPI n-3) avec les recommandations de 1% des apports énergétiques sous forme ALA (C18:3), 250 mg/jour de EPA (C20:5) et de DHA (C22:6), et un rapport LA (C18:2)/ALA inférieur à 5 (ANSES, 2011).

Concernant la teneur totale en lipides, la viande de porc s'avère maigre lorsque le gras visible est écarté : 3 à 4% de lipides dans le rôti cuit, environ 15% pour une côte grillée. En revanche, la teneur en gras des produits transformés est très variable : moins de 4% dans le jambon cuit supérieur, 12% dans le jambon sec, 20% dans les chipolatas crues, environ 30% pour le saucisson sec et 35 à 40% pour les rillettes pur porc (Ciqual, 2017).

En termes de composition en AG, l'acide oléique (C18:1) est majoritaire dans les muscles et tissus adipeux du porc (35 à 40%). La proportion d'AGPI n-3 est généralement faible relativement aux n-6 (0,8 à 1,5% contre 12 à 18% des AG totaux), conduisant à un rapport n-6/n-3 d'environ 15 (Mourot, 2010).

Un autre phénomène important influençant ces qualités est la peroxydation lipidique, auxquels sont particulièrement sensibles les AGPI. Il s'agit de réactions radicalaires conduisant à la formation de plusieurs produits terminaux dont des composés volatils. Lorsque la peroxydation est faible, les composés formés ont un effet bénéfique sur la flaveur de la viande et des produits transformés. Toutefois, une peroxydation élevée conduit à la production de composés toxiques qui altèrent la qualité nutritionnelle, mais aussi la couleur et parfois la flaveur (Gandemer, 1999; IFIP, 2018). Il est donc primordial de maîtriser les phénomènes d'oxydation dans les viandes pour contrôler les qualités sensorielles et nutritionnelles. La nature et les proportions des composés formés dépendent de plusieurs facteurs: nature des AG, teneur en fer, présence d'oxygène, pH, etc... Dans les produits transformés, les traitements mécaniques (hachage, broyage) ou thermiques, l'apport de sel, et la durée de conservation, favorisent la peroxydation (IFIP, 2018). La lipo-peroxydation des viandes et produits peut être limitée par la présence, dans les tissus gras et maigres, d'antioxydants apportés via l'alimentation des animaux:



vitamine E, extraits végétaux riches en polyphénols, sélénium, etc... dont certains agissent en synergie (Falowo *et al.*, 2014).

2.4. La qualité technologique : à chaque produit son gras

La qualité technologique des tissus adipeux correspond à leur aptitude à la transformation et à la conservation, c'est à dire leur consistance et leur cohésion (tissus adipeux anatomiquement séparables : sous-cutanés, internes et intermusculaires), et leur sensibilité à l'oxydation (concerne tous les tissus adipeux y compris intramusculaires).

La fermeté est fonction de la composition chimique : teneurs en lipides et en eau, importance de l'armature collagénique de soutien et composition en AG. Une faible teneur en lipides et corrélativement une teneur élevée en eau entraînent un manque de consistance du tissu adipeux, alors qu'une assise protéique importante assure une certaine fermeté à température ambiante (Lebret et Mourot, 1998). La nature des AG joue un grand rôle dans la consistance des tissus adipeux, le point de fusion des AG étant d'autant plus bas qu'ils sont insaturés (< 0°C pour les AGPI). Plusieurs études ont montré le rôle prépondérant de la proportion d'AGS (surtout C16:0 et C18:0) par rapport aux AGM ou AGPI sur la fermeté des tissus adipeux (Lebret et Mourot, 1998; Wood *et al.*, 2003; Hugo et Roodt, 2007). La durée de conservation des tissus adipeux est limitée par le développement des réactions de peroxydation lipidique, favorisées par des teneurs en eau et AGI élevées associées à l'absence d'agents antioxydants (cf ci-dessus), ces réactions pouvant aussi se produire à l'état congelé.

Les caractéristiques physiques (fermeté, couleur) et biochimiques (sensibilité à la peroxydation) des tissus adipeux sont essentielles pour la fabrication des produits transformés (Hugo et Roodt, 2007). Dans les jambons cuits (avec couenne) et secs, un tissu gras peu oxydable et de couleur blanche est recherché; pour le jambon sec, une épaisseur minimale de gras permet d'éviter un séchage trop rapide et trop important qui altèrerait la texture du produit (IFIP, 2014). Pour la fabrication de saucisson sec, un gras de couleur blanche et à point de fusion élevé, peu fondant et peu sensible au rancissement est recherché pour optimiser la transformation, ainsi que la flaveur et la texture du produit. De même, des gras fermes, donc riches en AGS, sont nécessaires pour la production de saucisses à pâte fine et de rillettes, des gras riches en AGPI à bas point de fusion altérant la liaison du gras au maigre et l'homogénéisation du mélange (IFIP, 2014). Ainsi, les qualités technologiques des tissus adipeux du porc impliquent une proportion d'AGS et une teneur en lipides élevées (faible teneur en eau). Des exigences relatives à l'alimentation (< 1,9% d'acide linoléique dans la ration pour les animaux de plus de 12 semaines) et la qualité des gras (« gras de bardière blanc et ferme ») figurent dans l'arrêté fixant les conditions de production en Label Rouge « porc » (Bulletin officiel n°31, 2017) ainsi que d'autres productions sous signes officiels de qualité. Ces propriétés sont aussi favorables aux qualités organoleptiques (limitation de l'oxydation) mais vont à l'encontre de la qualité nutritionnelle. Il semble donc que la gestion de ces antagonismes consisterait à orienter les tissus gras vers différentes utilisations : produits frais (barde de rôtis, côtelettes...) ou élaboration de charcuteries crues ou cuites incorporant des tissus gras sous forme entière ou hachée, selon leurs caractéristiques physiques et biochimiques.

3. Facteurs de variation des dépôts adipeux sous-cutanés et intramusculaires

Les caractéristiques quantitatives et qualitatives des dépôts adipeux sous-cutanés et intramusculaires ainsi que la nature des AG constitutifs des triglycérides sont influencés par le type génétique, le sexe, le poids à l'abattage, mais également par les conditions d'élevage avec



un effet majeur de l'alimentation (Lebret *et al.*, 2015). Ainsi, l'alimentation apportée aux animaux constitue un levier majeur pour augmenter les teneurs des viandes en AG jugés bons pour la santé humaine (Wood *et al.*, 2003 ; Mourot, 2010, Lebret *et al.*, 2015).

Dans ce paragraphe, l'accent sera mis sur la variation des dépôts adipeux selon le type génétique, le type sexuel et la localisation anatomique. Deux caractères quantitatifs des dépôts adipeux sont retenus principalement, l'épaisseur de lard dorsal (ELD), un indicateur de la quantité de gras sous-cutané qui joue un rôle important pour la transformation, et la teneur en LIM du muscle *Longissimus* qui joue un rôle majeur pour la qualité sensorielle des produits.

3.1. Variation selon le type génétique

La sélection réalisée depuis le début des années 1970 dans les populations porcines françaises, orientée vers la production d'animaux de plus en plus maigres, a conduit à la réduction de l'ELD de près de 3 écart-types phénotypiques (ETP), soit -6,3% d'ETP par an en moyenne dans les populations de races pures (Bidanel *et al.*, 2018). Ce constat s'observe également à l'étage de la production sur les porcs charcutiers, comme en témoignent les résultats des tests des terminaux : -10 mm d'épaisseur de lard entre 1977 et 1997, soit -40% en 20 ans (Monin *et al.*, 1998).

Depuis la fin des années 1990, la diminution de l'ELD s'est ralentie dans toutes les populations porcines françaises sélectionnées, par comparaison aux deux décades précédentes, en raison d'une moindre pression de sélection sur ce caractère ayant déjà atteint des niveaux très bas. Sans surprise, la lignée Piétrain (Pi) présente le moins de gras de couverture : entre 7 et 7,5 mm d'ELD ajustée à 100 kg selon le sexe en 2017 (Figure 1). Le Duroc (Du) s'apparente plutôt à une lignée femelle, telles que le Large White (LWF) et le Landrace Français (LR), avec une ELD moyenne ajustée à 100 kg comprise entre 10,5 et 11,5 mm. La lignée Large White mâle (LWM) présente une ELD intermédiaire comprise entre 9,5 et 10,5 mm selon le sexe. Même si les animaux de race pure ont atteint des niveaux d'ELD très bas sous l'effet de la sélection, il existe toujours une variabilité élevée entre types génétiques sur ce caractère.

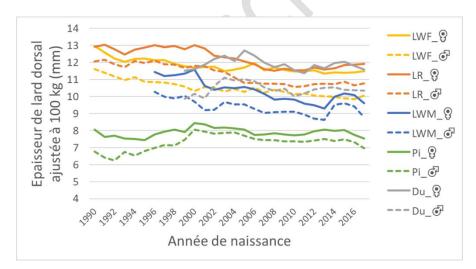


Figure 1. Evolution de l'épaisseur de lard dorsal ajustée à 100 kg, mesurée par ultrasons sur les candidats à la sélection femelles ($\stackrel{\circ}{+}$) et mâles entiers ($\stackrel{\circ}{-}$) contrôlés dans les élevages de sélection (base nationale génétique porcine, 2018).

LWF : Large White lignée femelle ; LR : Landrace Français ; LWM : Large White lignée mâle ; Pi : Piétrain ; Du : Duroc.



Le lien entre l'ELD et la teneur en LIM a fait l'objet de multiples études, aussi bien sur des animaux de races pures que sur des animaux issus de croisements, mais une présentation synthétique de leurs résultats n'est pas facile à établir, les conditions expérimentales n'étant pas toujours similaires (différences de conduite alimentaire, de sexe, d'âge et de poids à la mesure, de site et de méthode de mesure, etc...). Dix études présentant à la fois des valeurs moyennes d'ELD et de teneur en LIM du muscle *Longissimus* mesurées sur des animaux de différentes races pures contrastées en termes d'adiposité ont été retenues (Figure 2). Les quatre principales races utilisées en France (Large White, Landrace, Piétrain et Duroc) sont représentées, ainsi que la race Meishan, utilisée dans les croisements sino-européens, et deux races locales françaises : Gascon et Basque. Concernant les races sélectionnées, des références récentes ont été privilégiées afin de limiter le biais lié à l'évolution phénotypique des caractères sous l'effet de la sélection.

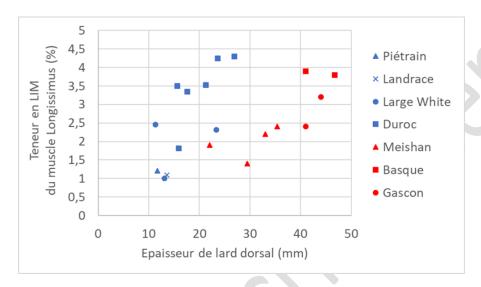


Figure 2. Valeurs moyennes de sept races pures pour l'épaisseur de lard et la teneur en LIM du muscle *Longissimus*.

Données issues de White et al. (1995) ; \check{C} and ek-Potokar et al. (1998) ; Labroue et al. (2000) ; Newcom et al. (2005) ; Plastow et al. (2005) ; Renaudeau et al. (2005) ; Lebret et al. (2014) ; Ros-Freixedes et al. (2014) ; Suzuki et al. (2009) ; Lebret et al. (2019).

Parmi les indicateurs d'adiposité, l'ELD semble être un meilleur indicateur que la teneur en LIM pour distinguer les races locales, qui ne font pas l'objet d'un programme de sélection, des races sélectionnées. Cette observation reflète le fait que les races conventionnelles européennes (Large White, Landrace et Piétrain) sont sélectionnées depuis de longues années sur le critère d'ELD, alors que l'intérêt de sélectionner sur la teneur en LIM est plus récent.

Les races conventionnelles européennes présentent une adiposité générale faible, aussi bien en termes de gras de couverture que de LIM. Alors que les porcs Duroc ont une ELD limitée et une teneur en LIM qui varie selon les études (c'est-à-dire selon les lignées considérées), les porcs Meishan ont une teneur en LIM modérée et une ELD élevée. Quant aux races locales françaises, elles se caractérisent par une adiposité globale élevée (ELD et teneur en LIM), même si l'on observe une variabilité de teneur en LIM entre races locales (Figure 2).

Ces études illustrent la grande variabilité de la teneur en LIM qui varie de 1% à plus de 4% selon les races. Cette teneur peut même atteindre 10% en moyenne pour le porc de race Ibérique (Pugliese et Sirtori, 2012). Ces résultats confirment la plus grande richesse en LIM de la race Duroc comparée aux autres races sélectionnées. Chez ces dernières, les teneurs en LIM sont adaptées pour répondre au marché de la viande fraîche et à la production de jambon cuit.



- Toutefois, le seuil de 2,5% de LIM considéré comme minimal pour produire des viandes de qualité sensorielle satisfaisante n'est pas atteint.
- 396 Chez les porcs « charcutiers », animaux croisés destinés à la production de viande, l'adiposité
- 397 dépend des lignées parentales. Dans les lignées sino-européennes, plus il y a de gènes Meishan
- dans le croisement, plus la teneur en LIM et l'ELD sont élevées (Jiang et al., 2012). Par ailleurs,
- 399 les comparaisons entre porcs croisés issus de pères Duroc ou de pères Large White ou Piétrain
- 400 indiquent que la teneur en LIM du muscle *Longissimus* est plus élevée de 0,55 à 0,64 point (%)
- 401 chez les animaux croisés Duroc (Alonso et al., 2009).

3.2. Variation selon le type sexuel

Dans les populations collectives françaises, on observe une variabilité intra type génétique, liée au sexe, sur le dépôt de gras sous-cutané (Figure 1) : quel que soit le type génétique, les femelles sont plus grasses que les mâles entiers. Cette différence, bien établie dans la littérature, est aussi associée à une différence de composition du tissu adipeux, qui contient plus d'eau et de protéines et moins de lipides chez les mâles entiers comparés aux femelles (Lebret et Mourot, 1998). A l'inverse, les tissus adipeux des mâles castrés contiennent plus de lipides et moins d'eau que ceux des mâles entiers et des femelles, en raison de l'augmentation de l'adiposité consécutive à la castration. Les porcs immunocastrés, solution alternative à la castration chirurgicale des porcelets mâles, présentent une adiposité intermédiaire entre celle des mâles entiers et castrés (Batorek *et al.*, 2012). Le type sexuel influence l'activité lipogénique des tissus adipeux, qui varie dans le même sens que l'adiposité des animaux : en conséquence, à poids vif équivalent, le degré d'insaturation des lipides est plus élevé chez les mâles entiers que chez les femelles et les mâles castrés (Lebret et Mourot, 1998).

Les différences de teneurs en LIM entre types sexuels sont parfois plus ténues que celles observées sur l'adiposité de la carcasse. Toutefois, plusieurs études ou méta-analyses montrent que les mâles castrés présentent une teneur en LIM supérieure à celle des mâles entiers, les femelles présentant une teneur intermédiaire (Trefan *et al.*, 2013 ; Font-i-Furnols *et al.*, 2018).

3.3. Variation selon la localisation anatomique

Les caractéristiques des différents dépôts adipeux, notamment leur teneur en lipides et leur composition en acides gras, varient selon leur localisation anatomique (bardière, panne). De façon générale, les AG insaturés sont localisés préférentiellement dans le tissu adipeux souscutané, et les AGS d'origine endogène dans les tissus adipeux internes (Lebret et Mourot, 1998). Des différences d'ELD sont observées le long de la carcasse, selon la zone anatomique : des profils d'ELD réalisés par tomographie RX montrent que l'ELD décroit de l'épaule au jambon, les zones de transitions anatomiques de l'épaule à la longe puis de la longe au jambon étant marquées par des diminutions nettes d'ELD (Mercat *et al.*, 2016).

Les muscles de la carcasse présentent également des différences de teneur en LIM : la longe est moins grasse que le jambon, dont les muscles présentent des niveaux de LIM différents (Maignel et al., 2013 ; Font-i-Furnols et al., 2018). Par ailleurs, la teneur en LIM peut varier au sein d'un même muscle selon la position anatomique, comme dans le cas du muscle Longissimus (Faucitano et al., 2004 ; Schwob et al., 2018). L'analyse par imagerie par résonance magnétique (IRM) de l'intégralité de la longe montre une modulation côte/inter-côte très nette de la teneur en LIM avec, dans les cas extrêmes, jusqu'à 1 point (%) d'écart suivant que la coupe est centrée sur la côte (valeur minimale) ou entre deux côtes (Figure 3). La teneur en LIM est toutefois assez stable le long du muscle Longissimus, excepté aux extrémités qui sont plus grasses (Faucitano et al., 2004 ; Schwob et al., 2018).

La corrélation entre la teneur moyenne en LIM du muscle *Longissimus* et celle prédite à chaque position (IRM) de la longe est élevée (R² entre 0,76 et 0,88), les corrélations les plus élevées se



situant au voisinage de la 13^{ème} côte. Un échantillon prélevé à ce niveau est donc représentatif de la teneur moyenne en LIM de la longe. Toutefois, cette étude montre qu'il est possible de choisir un site de prélèvement plus proche de l'extrémité crâniale du *Longissimus*, pour limiter la dépréciation de la longe tout en maintenant une bonne représentativité de la teneur moyenne en lipides (Schwob *et al.*, 2018).

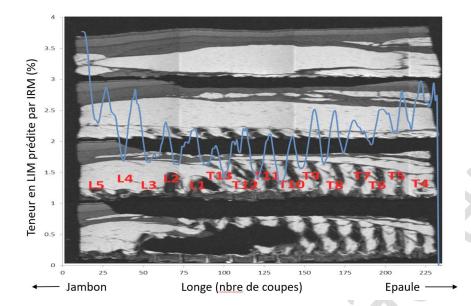


Figure 3. Evolution de la teneur en LIM le long de la longe mesurée par IRM (moyenne sur 5 coupes, épaisseur 12,5 mm) sur une longe non désossée (cf. images de fond).

T4 à T13 : vertèbres thoraciques (extrémité antérieure), L1 à L5 : vertèbres lombaires (extrémité postérieure).

4. Du phénotypage à la sélection des caractères d'adiposité chez le porc

Optimiser l'adiposité par la sélection suppose de pouvoir objectiver l'évaluation des caractères relatifs aux dépôts adipeux sur animal vivant ou sur carcasse à partir de mesures fiables, peu coûteuses, précoces, non invasives et réalisables à grande échelle. Pour cela, il est nécessaire de disposer de méthodes rapides, standardisées et automatisées d'indicateurs prédictifs ou de caractères d'adiposité (cf. encadré).

Encadré : présentation des principales technologies d'imagerie disponibles pour quantifier deux caractères de dépôts adipeux sur animal vivant ou sur carcasse : l'épaisseur de lard dorsal (ELD) et la teneur en lipides intramusculaires (LIM).

	In vivo	Carcasses			
	Ultrasons (US)	Imagerie par résonance magnétique (IRM)	Absorptiométrie biphotonique à rayons X (DXA)	Tomographie à rayons X (RX)	Appareils de classement
ELD	X	X	Х	X	X
LIM	X	X	-	-	-



Sources des photos: Nucléus, IRSTEA, Agroscope, IFIP, Uniporc Ouest, Frontmatec.

Ultrasons (US):

L'utilisation des US repose sur la propagation d'ondes sonores de haute fréquence (ultrasons), qui sont réfléchies par la matière et reviennent à leur point de départ en produisant un écho. L'image obtenue est une coupe sur laquelle les tissus sont identifiables en niveaux de gris. Les épaisseurs de lard dorsal et de muscle des candidats à la sélection sont mesurées par US sur trois ou six sites anatomiques (au niveau du rein, du dos et de l'épaule) à 4 cm de part et d'autre de la colonne vertébrale. Le niveau de gras intramusculaire de la longe est également mesuré par US entre les $10^{\text{ème}}$ et $11^{\text{ème}}$ côtes. Le choix de la sonde, qui émet et réceptionne les US, dépend du type de mesure (profondeur et degré de précision).

Imagerie par Résonance Magnétique (IRM) :

L'IRM est basée sur le phénomène physique de résonance magnétique des noyaux atomiques, qui nécessite un puissant champ magnétique produit par un aimant et des ondes radio pour exciter les atomes. L'IRM fournit des images 2D puis 3D de l'intérieur du corps (organes et tissus mous) d'une grande précision. Cette technologie peut être pratiquée *in vivo* ou *post-mortem*, sur l'ensemble de l'animal ou une région d'intérêt ciblée.

Absorptiométrie biphotonique à rayons X (DXA) :

La DXA (dual-energy X-ray absorptiometry) est basée sur le phénomène d'absorption des rayons X par la matière. Plus la densité d'un tissu est élevée, plus il absorbera les rayons X émis (deux niveaux d'énergie). Ainsi, la DXA fournit des images 2D de l'ensemble du corps ou d'une région d'intérêt ciblée, en fonction de la densité des tissus. La technologie DXA peut être utilisée *in vivo* ou *post-mortem* pour réaliser des analyses précises et complètes de la composition corporelle, notamment la densité osseuse et la répartition gras/maigre.

Tomographie à rayons X (RX):

Comme la DXA, la technologie RX est basée sur l'absorption différentielle des rayons X en fonction de la densité de matière. Le tomographe émet des rayons X sur 360° du corps de l'animal, ce qui permet de reconstituer des images 2D ou 3D des structures anatomiques de l'ensemble de l'animal ou d'une région d'intérêt ciblée. La technologie RX peut être utilisée *in vivo* ou *post-mortem*.

Appareils de classement :

Le classement des carcasses de porcs s'effectue à l'aide d'appareils qui utilisent, entre autres, des technologies d'imagerie : les ultrasons et la visionique. La technologie US est utilisée en France depuis les années 1990 pour prédire le taux de maigre des carcasses. Certains appareils semi-automatiques sont équipés d'une sonde US qui mesure les épaisseurs de gras et de muscle en un point précis de la carcasse, tels que l'Ultrafom 300 (société danoise Frontmatec) et l'Ultra-Meater (société allemande CSB). L'Autofom (société Frontmatec), premier appareil automatique de classement autorisé en France depuis 2007, s'appuie sur la technologie US pour recomposer la carcasse en 3D afin de prédire le poids, les épaisseurs de muscle et de gras et le Taux de Muscle des Pièces (TMP) à la cadence de la chaîne d'abattage. Par ailleurs, en 2013, Uniporc Ouest a choisi d'équiper les grands abattoirs de sa zone d'un appareil de vision, l'Image-Meater (société CSB). Il s'agit d'une caméra vidéo couplée à un analyseur d'image qui détermine les épaisseurs de gras et de muscle de la demi-carcasse à la fente (jonction reinjambon), et les convertit en estimation du TMP pour le classement des carcasses.

4.1. Les nouvelles technologies au service du phénotypage des dépôts adipeux

Les technologies d'imagerie désormais disponibles permettent d'étudier la composition corporelle et la distribution anatomique des tissus sur des porcs in vivo. Les avantages et



inconvénients des principales technologies non-invasives ont été comparés (Carabus *et al.*, 2016): ultrasons (US), absorptiométrie biphotonique à rayons X (DXA), tomographie à rayons X (RX) et IRM. Toutes ces méthodes sont utilisées pour analyser la composition interne de l'animal. Elles fournissent des images 2D (US, DXA) ou 3D (RX, IRM) prises sur différents sites anatomiques ou tissus (cf. encadré). Les technologies RX et IRM présentent la meilleure résolution d'image, suivis de la DXA et des US. Toutefois, la précision des images et les prédictions obtenues dépendent de plusieurs paramètres: calibration de l'appareil, données sources utilisées pour la prédiction (épaisseur, surface, volume, densité...), équations de prédiction (qui peuvent dépendre du type génétique, du sexe, du poids...), paramètre prédit (poids de carcasse ou des pièces, poids des tissus, volume des tissus, teneur en gras ou maigre, teneur en LIM...). La technologie RX est adaptée pour prédire l'évolution au cours de la croissance de la composition de la carcasse et des pièces (Carabus *et al.*, 2016), mais n'est pas applicable pour prédire la teneur en LIM *in vivo*, car la qualité d'image est trop faible et l'erreur de prédiction trop élevée (Font-i-Furnols *et al.*, 2018).

Les technologies d'imagerie sont également testées chez le porc pour prédire en phase *post-mortem* la teneur en LIM d'échantillons de muscle *Longissimus* à des cadences élevées. Ainsi, l'IRM offre l'opportunité de prédire la teneur en LIM d'environ 400 à 500 échantillons de longe par jour, avec une bonne précision (Davenel *et al.*, 2012). La spectroscopie proche infrarouge (SPIR) est également une méthode prometteuse pour la filière viande. Son utilisation pour prédire la teneur en LIM est maintenant bien établie et applicable en conditions industrielles (Andueza *et al.*, 2015). D'autres travaux ont aussi montré l'intérêt de mesures par SPIR sur la chaîne d'abattage pour prédire la teneur en acides gras, notamment en oméga-3, dans les tissus adipeux de porc (Andueza *et al.*, 2015 ; Kucha *et al.*, 2018).

4.2. Déterminisme génétique des caractères d'adiposité chez le porc

La variabilité génétique additive, c'est-à-dire la part de la variabilité phénotypique du caractère qui dépend des gènes, donc sur laquelle la sélection peut jouer, est forte pour les caractères d'adiposité. Ainsi, l'ELD présente une héritabilité élevée (≥ 0,44) lorsqu'elle est mesurée *in vivo* aux ultrasons (Tableau 1), ce qui explique que ce critère est relativement facile à faire évoluer par la sélection. Alors que les caractères de qualité de la viande sont modérément héritables (entre 0,10 et 0,30), la teneur en LIM est une exception avec une héritabilité proche de 0,50 en moyenne. Ainsi, ELD et LIM sont tous deux fortement héritables, ce qui en font des

caractères adaptés à des méthodes de sélection classiques.

Tableau 1. Héritabilités (h^2) et corrélations génétiques (r_g) estimées pour l'épaisseur de lard (ELD) et la teneur en lipides intramusculaires (LIM) dans différentes études.

Références	Type génétique	h² ELD	h² LIM	rg ELD-LIM
Hermesch <i>et al.</i> (2000a ; 2000b)	Large White et Landrace	0,62 ± 0,05	0,35 ± 0,06	0,27 ± 0,16
Newcom et al. (2005)	Duroc	0,44 ± 0,11	0,69 ± 0,12	0,27 ± 0,18
Suzuki <i>et al.</i> (2009)	Duroc	0.72 ± 0.03	$0,51 \pm 0,03$	$0,19 \pm 0,05$
Maignel et al. (2009)	Duroc	$0,49 \pm 0,04$	$0,69 \pm 0,07$	$0,13 \pm 0,11$
Ros-Freixedes et al. (2014)	Duroc	0,48	0,64	0,40
Miar <i>et al.</i> (2014)	Duroc x (Large White x Landrace)	0,45 ± 0,07	0,26 ± 0,06	0.34 ± 0.04

La corrélation génétique entre ELD et LIM, qui induit la réponse indirecte à la sélection, est modérée, puisqu'elle varie entre +0,13 et +0,40 (Tableau 1). En conséquence, la sélection pour augmenter la teneur en LIM, correspondant souvent à l'objectif recherché dans la longe, induira une légère augmentation de l'ELD. Ainsi, il existe un antagonisme modéré entre la qualité de



la carcasse (teneur en maigre) et les indicateurs de qualité de viande dont les LIM (Ciobanu *et al.*, 2011). Toutefois, d'un point de vue phénotypique, il est possible de diminuer la teneur en gras de la carcasse en limitant la diminution de la teneur en LIM par une sélection sous contrainte (Ros-Freixedes *et al.*, 2013).

Une partie de la variabilité génétique de l'ELD et de la teneur en LIM est expliquée par certains gènes qui ont des effets plus ou moins forts sur ces caractères. Ainsi, plusieurs gènes dont le polymorphisme est associé à une variation de l'adiposité sont connus pour leur effet sur l'ELD, tels que HAL, IGF2 et MC4R (Ciobanu et al., 2011; Mercat et al., 2012), ou sur la teneur en LIM, tel que H-FABP (Gerbens et al., 1999). Par ailleurs, depuis le début des années 2000, de nombreuses études ont permis d'identifier des locus à effets quantitatifs (QTL) qui expliquent une part limitée de la variabilité génétique des caractères. En effet, plus de 3 000 QTL liés à des critères d'adiposité (ELD (n=408), de teneur en gras de la carcasse ou des pièces, de teneur en LIM (n=652), persillé, etc...), et presque le double de QTL impactant la composition en AG (teneur en AGS (n=800), AGM (n=729), acide stéarique (n=796) ou acide oléique (n=762)) référencés dans la base de données PigQTLdb (Hu et al., https://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/SS/index). Des QTL liés aux critères d'adiposité avec un niveau de significativité élevé ont été identifiés sur l'ensemble des chromosomes porcins. Plusieurs exemples sont détaillés dans la littérature (Ciobanu et al., 2011).

4.3. Utilisation à des fins de sélection

Les axes d'amélioration génétique sont définis par les entreprises de sélection pour produire des animaux adaptés aux besoins des marchés, qui diffèrent selon les pays. En France, la grille de paiement des carcasses s'appuie sur le poids de la carcasse et le taux de muscle des pièces ; près de 75% (volume) de la viande de porc y est transformée par l'industrie de l'aval en une multitude de produits, parmi lesquels le jambon cuit et les viandes cuites représentent 27% des charcuteries de porc (d'après IFIP, 2019). Cette spécificité du marché français pousse les sélectionneurs à réduire au maximum l'adiposité des carcasses, aussi bien en termes de gras sous-cutané qu'intramusculaire, pour produire des porcs charcutiers avec un faible rapport gras/maigre et un niveau de persillé limité. Cependant, les attentes à l'échelle de la filière sont nombreuses et parfois contradictoires, y compris sur la quantité et la qualité du gras (par exemple, l'intérêt d'une teneur en LIM plus ou moins élevée selon que l'on considère la production de viande fraîche ou la fabrication de jambon cuit ou sec).

Les liens génétiques existant entre les différents caractères d'intérêt doivent être pris en considération pour définir les objectifs de sélection. Les schémas de sélection privilégient les caractères mesurables *in vivo* car ils peuvent être enregistrés sur l'ensemble des candidats à la sélection (et non seulement sur les collatéraux), par des méthodes non invasives. En outre, la collecte des données est simplifiée comparée aux mesures réalisées en abattoir qui nécessitent la traçabilité individuelle de chaque carcasse ou pièce.

Ainsi, dans les schémas de sélection porcins présents sur le marché français, l'amélioration génétique des tissus adipeux repose principalement sur la mesure de deux caractères clés (Tableau 2): l'ELD, mesurée exclusivement *in vivo* par ultrasons, et la teneur en LIM du muscle *Longissimus*, estimée par différentes méthodes soit sur animal vivant, soit sur carcasse, comme décrit précédemment. Même si certains indicateurs d'adiposité sont également enregistrés dans les lignées femelles pour l'estimation de la valeur génétique des reproducteurs, l'effort de sélection sur l'ELD et la teneur en LIM est plus important dans les lignées mâles.



Tableau 2. Synthèse des indicateurs d'adiposité mesurés en sélection dans les lignées mâles des différents schémas génétiques porcins présents sur le marché français.

Schéma génétique (type génétique)	Epaisseur de lard dorsal	Teneur en lipides intramusculaires	Autres indicateurs d'adiposité	
LGPC (Pi NN, nn)				
LGPC (Du)		Ultrasons*		
Hypor (Pi NN, Du)		Ultrasons*, SPIR, persillé (visuel NPPC), analyse chimique	Teneur en gras de la carcasse	
Topigs Norsvin (Du)	Ultrasons*	SPIR	Composition en acides gras (SPIR)	
DanBred (Du)			Teneur en gras de la carcasse	
PIC (Du)		Ultrasons*, persillé	Profil d'acides gras, tendreté	
Genesus (Du)		Ultrasons*, persillé (visuel NPPC), analyse chimique	Epaisseur de gras de la carcasse, couleur du gras de la longe	
Choice (Pi NN, Du)			Teneur en gras de la carcasse* (tomographe RX)	

*Mesures réalisées in vivo. Données issues des sites internet <u>www.axiom-genetics.com</u>, <u>www.nucleus-sa.com</u>, <u>www.hypor.com</u>, <u>www.danbred.com</u>, <u>www.topigsnorsvin.com</u>, <u>gb.pic.com</u>, <u>www.genesus.com</u>, <u>choice-genetics.com</u> et complétées par les responsables génétiques des schémas Axiom, Nucléus, Hypor, DanBred, PIC, Genesus et Choice.

Dès les années 1950, la sélection sur l'ELD a été grandement facilitée par la mise au point de méthodes par ultrasons, non invasives, permettant de mesurer avec précision l'ELD sur l'animal vivant (Monin *et al.*, 1998). Plus récemment, des outils reposant sur la même technologie ont été développés pour estimer la teneur en LIM sur le porc vivant (Newcom *et al.*, 2002; Maignel *et al.*, 2009). Ceci constitue une alternative intéressante au dosage des LIM dans la viande par une méthode chimique onéreuse, induisant une dépréciation de la carcasse et inenvisageable à grande échelle, ainsi qu'à la notation visuelle du persillé qui présente de multiples contraintes (note subjective, peu discriminante lorsque la teneur moyenne est inférieure à 2%, traçabilité à l'abattoir, etc...). D'autres technologies d'imagerie, décrites ci-dessus, permettent d'analyser la composition interne de l'animal (RX, DXA, IRM), mais présentent certaines contraintes à leur utilisation à des fins de sélection: mise à jeun des porcs et administration d'anesthésiants ou sédatifs avant la prise de mesures, appareils non portables et coûteux, acquisition des images par un opérateur expérimenté.

Par ailleurs, l'épaisseur de lard est mesurée à l'abattoir sur carcasses pour leur classement, au niveau dorsal avec le capteur gras-maigre ou, plus récemment, à la fente (jonction rein-jambon) avec l'Image-Meater (Daumas, 2008, cf. encadré). Des outils de traçabilité individuelle des carcasses en abattoir (puces RFID), en cours de déploiement, devraient permettre prochainement de faciliter la collecte des mesures réalisées en routine, sur un plus grand nombre d'animaux. Ces évolutions offriront de nouvelles perspectives pour les programmes de sélection en termes de composition de la carcasse.

Enfin, des outils génomiques sont actuellement disponibles pour identifier de nouvelles régions du génome qui ont un effet important sur les caractères d'intérêt, via des analyses d'association pangénomiques, afin d'inclure cette information dans les programmes de sélection et ainsi, gagner en précision d'estimation de la valeur génétique des reproducteurs et candidats à la sélection. La sélection génomique est très utile notamment pour les caractères polygéniques, coûteux à mesurer et nécessitant l'abattage des animaux, tels que les indicateurs de qualité de la viande ou de la carcasse, et de composition des tissus adipeux (Samorè et Fontanesi, 2016).



Conclusion

638 639

640

641 642

643

644

645

646

647

648

649

650

651

652

653

654

655

656

657 658

659

660 661

662 663

667

668

669

Les programmes de sélection porcine ont eu pendant longtemps comme objectif prioritaire la réduction de l'adiposité des carcasses. Les gains génétiques les plus spectaculaires ont été effectivement observés pour ce caractère, qui a l'avantage d'être fortement héritable, de s'exprimer dans les deux sexes et d'être mesurable in vivo avec une très bonne précision. Cependant, l'intérêt du gras pour la filière est évident si l'on considère les qualités sensorielles, nutritionnelles et technologiques des viandes et produits du porc. En production conventionnelle, la grille de paiement des carcasses, basée sur le poids et la teneur en maigre ne valorise pas ces dimensions de qualité. Au contraire, la corrélation génétique positive, bien que modérée, entre l'ELD et la teneur en LIM tendrait à avoir l'effet inverse concernant la qualité sensorielle des viandes. De même, la qualité technologique des gras s'altère avec la réduction d'adiposité des animaux. La rationalisation de la production porcine opérée depuis la fin des années 60 par des progrès conjoints en sélection génétique, nutrition animale et conduite d'élevage a permis de répondre à la demande croissante pour une viande de qualité sanitaire satisfaisante, maigre et peu chère. Toutefois, ceci a conduit à une standardisation de la production et une altération de la qualité des tissus gras (plus riches en lipides et en AG insaturés) et maigres (pHu inférieur, pertes en eau accrues, l'effet souvent mentionné sur la réduction de la teneur en LIM étant moins clair) (Lebret, 2004). L'évolution récente du marché des produits carnés dont le porc, marquée par une réduction globale de la consommation individuelle mais une augmentation des productions sous signes officiels de qualité ou des marques revendiquant une amélioration qualitative intrinsèque relativement aux produits standards, montre les attentes des consommateurs envers ce type de diversification et illustre l'opportunité de créer ainsi de la valeur dans la filière. Le « gras » y trouve toute sa place !

Références

- Alonso V., del Mar Campo M., Espagnol S., Roncales P., Beltran J.A., 2009. Effect of crossbreeding and gender on meat quality and fatty acid composition in pork. Meat Sci., 81, 209-217.
 - Andueza D., Mourot B.P., Aït-Kaddour A., Prache S., Mourot J., 2015. Utilisation de la spectroscopie dans le proche infrarouge et de la spectroscopie de fluorescence pour estimer la qualité et la traçabilité de la viande. INRA Prod. Anim., 28, 197-208.
- 670 ANSES, 2011. Actualisation des apports nutritionnels conseillés pour les acides gras. 327 p.
- ANSES, 2016. Actualisation des repères du PNNS : élaboration des références nutritionnelles. 196 p.
- Batorek N., Čandek-Potokar M., Bonneau M., van Milgen J., 2012. Meta-analysis of the effect of immunocastration on production performance, reproductive organs and boar taint compounds in pigs. Animal, 6, 1330–1338.
- Bidanel J.P., Silalahi P., Tribout T., Canario L., Ducos A., Garreau H., Gilbert H., Larzul C.,
 Milan D., Riquet J., Schwob S., Mercat M.J., Hassenfratz C., Bouquet A., Bazin C.,
 Bidanel J., 2018. Cinquante années d'amélioration génétique du porc en France : bilan et perspectives. Journées Rech. Porcine, 50, 61-74.
- Bonnet M., Louveau I., Cassar Malek I., Lefaucheur L., Rescan P.-Y., 2015. Comprendre le développement des muscles et des tissus adipeux : un préalable pour maîtriser les qualités des carcasses et des produits des animaux d'élevage. INRA Prod. Anim., 28,137-149.
- Canario L., Père M.C., Tribout T., Thomas F., David C., Gogué J., Herpin P., Bidanel J.P., Le Dividich J., 2007. Estimation of genetic trends from 1977 to 1998 of body composition and physiological state of Large White pigs at birth. Animal 1, 1409-1413.



- Čandek-Potokar M., Žlender B., Bonneau M., 1998. Effects of breed and slaughter weight on longissimus muscle biochemical traits and sensory quality in pigs. Ann. Zootech., 47, 3-16.
- Carabus A., Gispert M., Font-i-Furnols M., 2016. Imaging technologies to study the composition of live pigs: A review. Spanish J. Agric. Res., 14, e06R01.
- Ciobanu D.C., Lonergan S.M., Huff-Lonergan E.J., 2011. Genetics of meat quality and
 carcass traits, In: The Genetics of the Pigs, 2nd Edition. Rothschild M.F., Ruvinsky A.
 (Eds CAB Int.), p. 355–389
- 693 Ciqual, 2017. Table de composition nutritionnelle des aliments. https://ciqual.anses.fr/ accédé le 20/05/2019.
- Daumas G., 2008. La visionique désormais autorisée en France pour le classement des carcasses : avec le CSB Image-Meater. TechniPorc, 31, 29-30.
- Davenel A., Bazin C., Quellec S., Challois S., Gispert M., Mercat M.J., Muller N., 2012.
 Dosage haut débit des lipides intramusculaires de la viande de porc par imagerie par résonance magnétique. Journées Rech. Porcine, 44, 53-54.
- Dourmad J.Y., Salaün Y., Lebret B., Riquet J., 2018. Diversité des productions porcines en
 France. Innovations Agronomiques, 68, 151-170.
- Dransfield E., Ngapo T.M., Nielsen N.A., Bredahl L., Sjöden P.O., Magnusson M., Campo M.M., Nute G.R., 2005. Consumer choice and suggested price for pork as influenced by its appearance, taste and information concerning country of origin and organic pig production. Meat Sci., 69, 61-70.
- Falowo A.B., Fayemi P.O., Muchenje V., 2014. Natural antioxidants against lipid-protein oxidative deterioration in meat and meat products: A review. Food Research International, 64, 171-181.
- Faucitano L., Rivest J., Daigle J.P., Lévesque J., Gariepy C., 2004. Distribution of
 intramuscular fat content and marbling within the longissimus muscle of pigs. Can. J.
 Anim. Sci., 84, 57-61.
- Fernandez X., Monin G., Talmant A., Mourot J., Lebret B., 1999. Influence of intramuscular fat content on the quality of pig meat -2. Consumer acceptability of m. longissimus lumborum. Meat Sci., 53, 67-72.
- Fernandez X., Mourot J., Lebret B., Gilbert S., Monin G., 2000. Influence of intramuscular fat content on lipid composition sensory qualities and consumer acceptability of cured cooked ham. J. Sci. Food Agric., 80, 705-710.
- Font-i-Furnols M., Guerrero L., 2014. Consumer preference, behavior and perception about meat and meat products: An overview. Meat Sci., 98, 361-371.
- Font-i-Furnols M., Brun A., Gispert M., 2019. Intramuscular fat content in different muscles, locations, weights and genotype-sexes and its prediction in live pigs with computed.
 Animal. 13, 666-674.
- 723 FranceAgriMer, 2018. Fiche Elevage Filière Porc. www.franceagrimer.fr
- Gandemer G., 1999. Lipids and meat quality: lipolysis, oxidation, Maillard reaction and flavor. Sciences des Aliments, 19, 439-458.
- Gardan D., Gondret F., Louveau I., 2006. Lipid metabolism and secretory function of porcine intramuscular adipocytes compared with subcutaneous and perirenal adipocytes. Am. J. Physiol. Endocrinol Metab., 291, E372-E380.
- Gerbens F., Van Erp A.J.M., Harders F.L., Verburg F.J., Meuwissen T.H.E., Veerkamp J.H.,
 Te Pas M.F.W., 1999. Effect of genetic variants of the heart fatty acid-binding protein gene on intramuscular fat and performance traits in pigs. J. Anim. Sci., 77, 846-852.
- Gondret F., Louveau I., Mourot J., Duclos M.J., Lagarrigue S., Gilbert H., van Milgen J.,
- 733 2014. Dietary energy sources affect the partition of body lipids and the hierarchy of energy
- metabolic pathways in growing pigs differing in feed efficiency. J. Anim. Sci., 92, 4865-
- 735 4877.



- Henry Y., 1977. Développement morphologique et métabolique du tissu adipeux chez le porc : influence de la sélection, de l'alimentation et du mode d'élevage. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 17, 923–952.
- Hermesch S., Luxford B.G., Graser H.U., 2000a. Genetic parameters for lean meat yield, meat quality, reproduction and feed efficiency traits for Australian pigs: 1. Description of traits and heritability estimates. Livest. Prod. Sci., 65, 239-248.
- Hermesch S., Luxford B.G., Graser H.U., 2000b. Genetic parameters for lean meat yield, meat quality, reproduction and feed efficiency traits for Australian pigs: 2. Genetic relationships between production, carcase and meat quality traits. Livest. Prod. Sci., 65, 249-259.
- Hu Z.L., Dracheva S., Jang W., Maglott D., Bastiaansen J., Rothschild M.F., Reecy J.M.,
 2005. A QTL resource and comparison tool for pigs: PigQTLDB. Mamm. Genome, 15,
 792-800. https://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/SS/index, accédé le 02/07/2019
- Hugo A., Roodt E., 2007. Significance of porcine fat quality in meat technology: a review. Food Rev. Int., 23, 175-198.
- 751 IFIP, 2014. Mémento viandes et charcuteries, version 1. Ed IFIP-Institut du porc, Paris.
- IFIP, 2016. Code des Usages de la Charcuterie, de la Salaison et des Conserves de Viandes,
 Edition 2016. Ed IFIP-Institut du Porc, Paris, 512 p.
- 754 IFIP, 2018. Mémento viandes et charcuteries, Cahier Oxydation et qualité des viandes et produits carnés. Ed IFIP-Institut du porc, Paris.
- IFIP, 2019. Le porc par les chiffres, édition 2019-2020. La filière porcine en France, dans
 l'UE et le monde. Ed IFIP-Institut du Porc, Paris, 39 p.
- Jiang Y.Z., Zhu L., Tang G.Q., Li M.Z., Jiang A.A., Cen W.M., Xing S.H., Chen J.N., Wen
 A.X., He T., Wang Q., Zhu G.X., Xie M., Li X.W., 2012. Carcass and meat quality traits
 of four commercial pig crossbreeds in China. Genet. Mol. Res., 11, 4447-4455.
- Karège C, 1991. Influence of age and sex on energy utilization and body composition of growing pig. PhD Thesis, University of Montpellier II, France.
- Komolka K., Albrecht E., Wimmers K., Michal J.J., Maak S., 2014. Molecular heterogeneities of adipose depots - potential effects on adipose-muscle cross-talk in humans, mice and farm animals. J. Genom., 2, 31-44.
- Kucha C.T., Liu K., Ngadi M.O., 2018. Non-Destructive Spectroscopic Techniques and
 Multivariate Analysis for Assessment of Fat Quality in Pork and Pork Products: A Review.
 Sensors, 18, 377. 23 p. doi:10.3390/s18020377.
- Labroue F., Goumy S., Gruand J., Mourot J., Neelz V., Legault C., 2000. Comparaison au Large White de quatre races locales porcines françaises pour les performances de croissance, de carcasse et de qualité de la viande. Journées Rech. Porcine, 32, 403-411.
- Lebret B., 2004. Conséquences de la rationalisation de la production porcine sur les qualités
 des viandes. INRA Prod. Anim., 17, 79-91.
- Lebret B., 2009. Stratégies nutritionnelles visant à moduler la croissance et la composition des
 dépôts tissulaires chez le porc : conséquences sur la qualité de la viande. Thèse de
 Doctorat, Agrocampus Ouest, 115p.
- Lebret B., Mourot J., 1998. Caractéristiques et qualité des tissus adipeux chez le porc.
 Facteurs de variation non génétiques. INRA Prod. Anim., 11, 131-143.
- Lebret B., Picard B., 2015. Les principales composantes de la qualité des carcasses et des viandes dans les différentes espèces animales. INRA Prod. Anim., 28, 93-98.
- Lebret B., Dourmad J.Y., Mourot J., Pollet P. Y. Gondret F., 2014. Production performance,
- carcass composition, and adipose tissue traits of heavy pigs: Influence of breed and production system. J. Anim. Sci., 92, 3543–3556.



- Lebret B., Prache S., Berri C., Lefèvre F., Bauchart D., Picard B., Corraze G., Médale F.,
 Faure J., Alami-Durante H., 2015. Qualités des viandes : influences des caractéristiques
- des animaux et de leurs conditions d'élevage. INRA Prod. Anim., 28, 151-168.
- Lebret B., Lenoir H., Daré S., Fonseca A., Mercat M.J., 2019. Qualité des produits de porcs gascons élevés en système d'élevage extensif de la filière Noir de Bigorre : effets de la saison et des ressources alimentaires. Journées Rech. Porcine, 51, 217-222.
- Listrat A., Lebret B., Louveau I., Astruc T., Bonnet M., Lefaucheur L., Bugeon J., 2015.
 Comment la structure et la composition du muscle déterminent la qualité des viandes ou chairs. INRA Prod. Anim., 28, 125-136.
- Louveau I., Perruchot M.-H., Bonnet M., Gondret F., 2016. Pre- and postnatal adipose tissue development in farm animals: from stem cells to adipocyte physiology. Animal, 10, 1839-1847.
- Maignel L., Daigle J.P., Sullivan B., 2009. Utilisation de la technologie ultrasons pour la
 prédiction in vivo du pourcentage de gras intramusculaire de la longe et perspectives
 d'utilisation en amélioration génétique porcine. Journées Rech. Porcine, 41, 13-18.
- Maignel L., Daigle J.P., Fortier M.P., Wyss S., Sullivan B., 2013. Prédiction de la teneur en gras intramusculaire dans le jambon de porcs vivants par la technologie aux ultrasons et relation avec le gras intramusculaire dans la longe. Journées Rech. Porcine, 45, 247-248.
- Mercat M.J., Fève K., Muller N., Schwob S., Le Roy P., Bidanel J.P., Larzul C., Riquet J., 2012. Estimation, dans un dispositif familial issu des populations porcines françaises en sélection, de l'effet quantitatif de mutations dans des gènes majeurs et des gènes candidats. Journées Rech. Porcine, 44,1-6.
- Mercat M.J., Monziols M., Cordonnier S., Gault E., Le Roy P., Larzul C., 2016. Effet du type
 génétique et du génotype halothane sur l'épaisseur de lard mesurée par tomographie RX
 tout au long de la carcasse. Journées Rech. Porcine, 48, 273-278.
- Miar Y., Plastow G., Bruce H., Moore S., Manafiazar G., Kemp R., Charagu P., Huisman A.,
 Van Haandel B., Zhang C., McKay R., Wang Z., 2014. Genetic and phenotypic
 correlations between performance traits with meat quality and carcass characteristics in
 commercial crossbred pigs. Plos One, 9(10), 12p.
- Monin G., Sellier P., Bonneau M., 1998. Trente ans d'évolution de la notion de qualité de la carcasse et de la viande de porc. Journées Rech. Porcin, 30,13-27.
- Monziols M., Bonneau M., Davenel A., Kouba M., 2005. Tissue distribution in pig carcasses exhibiting large differences in their degree of leanness, with special emphasis on intermuscular fat. Livest. Prod. Sci., 97, 267-274.
- Mourot J., 2010. Que peut-on attendre des pratiques d'élevage pour la viande de porcs et autres monogastriques ? OCL, 17, 37-42.
- Newcom D.W., Bass T.J., Lampe J.F., 2002. Prediction of intramuscular fat percentage in live swine using real-time ultrasound. J. Anim. Sci., 80, 3046-3052.
- Newcom D.W., Bass T.J., Schwab C.R., Stalder K.J., 2005. Genetic and phenotypic relationships between individual subcutaneous backfat layers and percentage of longissimus intramuscular fat in Duroc swine. J. Anim. Sci., 83, 316-323.
- Ngapo T.M., Gariépy C., 2008. Factors affecting the eating quality of pork. Crit. Rev. Food Sci. Nutr., 48, 599-633.
- Plastow G.S., Carrión D., Gil M., García-Regueiro J.A., Font-i-Furnols M., Gispert M., Oliver M.A., Velarde A., Guàrdia M.D., Hortós M., Rius M.A., Sárraga C., Díaz I., Valero A.,
- Sosnicki A., Klont R., Dornan S., Wilkinson J.M., Evans G., Sargent C., Davey G.,
- 830 Connolly D., Houeix B., Maltin C.M., Hayes H.E., Anandavijayan V., Foury A., Geverink
- N., Cairns M., Tilley R.E., Mormède P., Blott S.C., 2005. Quality pork genes and meat
- production. Meat Sci., 70, 409-421.



- Pugliese C., Sirtori F., 2012. Quality of meat and meat products produced from southern European pig breeds. Meat Sci., 90, 511-518.
- Renaudeau D., Hilaire M., Mourot J., 2005. A comparison of carcass and meat quality characteristics of Creole and Large White pigs slaughtered at 150 days of age. Anim. Res., 54, 43–54.
- Ros-Freixedes R., Reixach J., Bosch L., Tor M., Estany J., 2013. Response to selection for decreased backfat thickness at restrained intramuscular fat content in Duroc pigs. J. Anim. Sci., 91, 3514-3521.
- Ros-Freixedes R., Reixach J., Bosch L., Tor M., Estany J., 2014. Genetic correlations of intramuscular fat content and fatty acid composition among muscles and with subcutaneous fat in Duroc pigs. J. Anim. Sci., 92, 5417–5425.
- Samorè A.B., Fontanesi L., 2016. Genomic selection in pigs: state of the art and perspectives, Italian Journal of Animal Science, 15:2, 211-232, DOI: 10.1080/1828051X.2016.1172034
- Schwob S., Vautier A., Lebret B., Blanchet B., Mercat M.J., Faure J., Castellano R., Quellec
 S., Challois S., Davenel A., 2018. Développement de nouveaux outils haut débit pour
 l'évaluation précoce de la qualité de la viande de porc (QualiPorc). Innovations
 Agronomiques, 63, 407-419.
- Schwob S., Lebret B., Louveau I., 2019. Adiposité et amélioration génétique chez le porc : état des lieux et nouveaux enjeux pour la qualité des produits. Journées Rech. Porcine, 51, 327-338.
- Suzuki K., Inomata K., Katoh K., Kadowaki H., Shibata T., 2009. Genetic correlations among carcass cross-sectional fat area ratios, production traits, intramuscular fat, and serum leptin concentration in Duroc pigs. J. Anim. Sci., 87, 2209-2215.
- Trayhurn P., Temple N.J., Van Aerde J., 1989. Evidence from immunoblotting studies on uncoupling protein that brown adipose tissue is not present in the domestic pig. Can. J. Physiol. Pharmacol., 67, 1480-1485.
- Trefan L., Doeschl-Wilson A., Rooke J.A., Terlouw C, Bünger L., 2013. Meta-analysis of effects of gender in combination with carcass weight and breed on pork quality. J. Anim. Sci., 91, 1480–1492.
- Ventanas S., Ruiz J., Garcia C., Ventanas J., 2007. Preference and juiciness of Iberian drycured loin as affected by intramuscular fat content, crossbreeding and rearing system. Meat Sci., 77, 324-330.
- Warner R. D., Dunshea F.R., 2018. Producing consistent quality meat from the modern pig.
 Mathew A. (ed.), Achieving sustainable production of pig meat Volume 1: Safety, quality
 and sustainability, Burleigh Dodds Science Publishing, Cambridge, UK. 38 p.
- White B.R., Lan Y.H., McKeith F.K., Novakofski J., Wheeler M.B., McLaren D.G., 1995.
 Growth and body composition of Meishan and Yorkshire barrows and gilts. J. Anim. Sci., 73, 738-749.
- Wood J.D., Richardson R.I., Nute G.R., Fisher A.V., Campo M.M., Kasapidou E., Sheard P.R., Enser M., 2003. Effects of fatty acids on meat quality: a review. Meat Sci., 66, 21-32.