



HAL
open science

Apports des approches "Omiques" à l'étude de la qualité de la viande chez le porc

Frédéric Herault

► **To cite this version:**

Frédéric Herault. Apports des approches "Omiques" à l'étude de la qualité de la viande chez le porc. Sciences du Vivant [q-bio]. 2009. hal-02650010

HAL Id: hal-02650010

<https://hal.inrae.fr/hal-02650010>

Submitted on 29 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.



UNIVERSITE RENNES 1
U.F.R.- S.V.E.
Campus de Beaulieu
Avenue du Général Leclerc
3504 RENNES Cedex



AGROCAMPUS OUEST
Sciences Animales
65, rue de St-Brieuc
35042 RENNES Cedex

MEMOIRE BIBLIOGRAPHIQUE

MASTER Biologie, Agronomie, Santé (BAS)

Spécialité Biologie Appliquée aux Productions Animales et à la Santé (BAPSA)

Parcours Recherche

**APPORTS DES APPROCHES « OMIQUES » À L'ETUDE DE LA QUALITÉ DE
LA VIANDE CHEZ LE PORC.**

Par M. Hérault Frédéric

Maître de stage : Damon Marie (CR1 INRA)

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant
n'engagent que la responsabilité de son auteur.

Table des matières

Glossaire.....	1
Introduction.....	3
1.La qualité ou les qualités de la viande : Un critère complexe et multifactoriel.....	4
1.1.Les différentes composantes de la qualité de la viande.....	4
1.2.Le contrôle (ou la régulation) des qualités technologiques et sensorielles des viandes.....	5
1.2.1.L'influence du génotype. Exemple des gènes majeurs Hal et RN.....	5
1.2.2.Les modes d'élevage.....	6
1.2.3.Les conditions de transport et d'abattage.....	6
1.2.4.L'influence des régimes alimentaires.....	7
1.2.4.1.Modification du taux et de la composition en lipides.....	7
1.2.4.2.Supplémentation en vitamine E.....	8
1.2.4.3.Modification du taux de glycogène musculaire.....	8
1.3.Anatomie du tissu musculaire.....	9
1.4.La transformation du muscle en viande.....	9
1.4.1.Influence du métabolisme énergétique post mortem sur le PRE.....	10
1.4.2.Importance du pH pour le PRE.....	10
1.4.2.1.Les viandes PSE.....	11
1.4.2.2.Viande « acide » ou effet Hampshire.....	12
1.4.2.3.La viande DFD	12
1.4.3.La maturation : Protéolyse post mortem.....	12
1.4.3.1.La dégradation des protéines du cytosquelette.....	12
1.4.3.2.L'intégrine β	13
1.4.3.3.L'activité des protéases.....	14
1.4.4.Facteurs modifiant le PRE.....	14
2.Étude de la variabilité génétique : utilisation des outils de post génomique.....	15
2.1.Les outils « classiques » de la génétique moléculaire.....	16
2.1.1.Le gène candidat fonctionnel.....	16
2.1.2.la recherche de QTL (candidat positionnel).....	16
2.1.3.Le candidat positionnel et fonctionnel.....	17
2.1.4.Les QTL de la qualité de la viandes.....	17
2.2.Les outils de la post génomique ou génomique fonctionnelle.....	18
2.2.1.Les principes techniques.....	18
2.2.1.1.La Transcriptomique : analyse de l'expression de gènes à haut débit.....	18
2.2.1.2.Le protéome.....	19
2.2.2.Variabilité de l'expression génique et protéique.....	19
2.2.2.1.Annotation fonctionnelle de gènes différentiellement exprimés.....	19

2.2.2.2. Analyse différentielle.....	19
2.2.2.3. La recherche de eQTL	20
2.2.2.4. Recherche de prédicteurs de la qualité des viandes.....	21
Conclusion.....	22
Références Bibliographiques.....	24

Glossaire

- ADN :Acide désoxyribonucléique.
- ADP : Adénosine diphosphate.
- AGPI : Acides gras polyinsaturés.
- AMPK : Adénosine monophosphate- protéine kinase.
- ARN :Acide ribonucléique.
- ATP : Adénosine triphosphate.
- Cis-eQTL : eQTL dont l'expression est régulé en Cis.
- cM : centimorgan.
- DFD : Dark Firm Dry. Viande présentant un aspect sombre, ferme et sèche.
- eQTL : QTL d'expression.
- GO : Gene Ontology. Description d'un gène selon trois rubriques qui sont les fonctions moléculaire, le processus biologique et la localisation cellulaire de celui-ci.
- Hal : Gène Halothane. Gène majeur favorisant l'apparition de viande PSE.
- IFIP : Institut Technique du Porc (ITP).
- KEGG :Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes. Base de données japonaise regroupant des données génomiques, métaboliques, d'expressions et d'interactions moléculaires de nombreux organismes.
- LIM : lipides intramusculaire.
- MALDI-ToF :Matrix Assisted Laser Desorption Ionisation - Time Of Flight. Spectromètre de masse qui génère des spectres permettant de déterminer la masse des peptides résultant d'une digestion proteique.
- MS/MS :Spectrométrie de Masse en Tandem.
- p.m : *post mortem*.
- panel RH : panel d'hybrides irradiés.
- PCRQ : Réaction de PCR Quantitative.
- pH1 : pH mesuré au cours de la première heure *post mortem*. Caractérise la vitesse de chute du pH dans la viande.
- pHu : pH ultime mesuré 24h *post mortem*. Caractérise l'amplitude de chute du pH de la viande.
- pI : Point Isoélectrique.
- PRE : Pouvoir de Rétention en Eau des viande.

- PRKAG3 : gène « RN ». Sous-unité γ de l'AMPK.
- PSE : Pale Soft Exsudative viande caractérisée par un pH très bas, une couleur claire et un très mauvais pouvoir de rétention d'eau.
- PSL1 : Partial Least Square 1. Modèle d'analyse de variance.
- QTL : Quantitative Trait Locus. Région chromosomique gouvernant la variabilité d'un caractère phénotypique quantitatif.
- RN : gène majeur ayant un impact négatif sur le Rendement Napole (cuisson du jambon).
- RYR1 : Gène de la ryanodine.
- SNP : Single Nucléotide Polymorphisme.
- Trans-eQTL : eQTL dont l'expression est régulé en Trans.
- ω 3 : Acides gras polyinsaturés de la famille des C18:3n-3.
- ω 6 : Acides gras polyinsaturés de la famille des C18:2n-6.

Introduction

La production de viande porcine française a connu un essor important depuis les années 60. En 40 ans la France est passée d'une production familiale et traditionnelle à une production encadrée techniquement et organisée. La production française insuffisante pour subvenir aux besoins nationaux dans les années 60 est maintenant devenue excédentaire. Cet essor a été rendu possible par la mise en place à la fin des années 60 d'un Plan de Rationalisation de la Production Porcine. Cette politique a permis la mise en place de groupements de producteurs, de schémas de sélection ainsi que la création de stations publiques de contrôle des performances. Ces outils ont conduit à un accroissement de la production porcine par l'obtention de meilleures performances en terme de croissance, teneur en viande maigre des carcasses et prolificité des animaux. L'augmentation de la production et la sélection d'animaux « maigres » a permis de répondre à une demande croissante du consommateur pour une viande à prix attractif. La viande de porc est ainsi actuellement la viande la plus consommée en France (40 kg/an/habitant).

Cette amélioration des performances des animaux s'est effectuée en réponse aux exigences de qualité des professionnels de l'abattage pour qui, dès les années 50, un porc de « qualité » est un porc maigre. Cette sélection basée sur une efficacité de la croissance et du rendement de carcasse en muscle s'est faite au détriment de la qualité de la viande produite (Lonergan *et al.* 2001). A partir des années 80, la qualité technologique des viandes prend une place croissante dans la sélection des animaux. Dans les années 90, la production française commence à être excédentaire. La population qui peut alors accéder à une viande à prix attractif, exprime alors également ses exigences en terme de qualité de produit (Lebret 2004) (IFIP : <http://www.itp.asso.fr/service/ess1.htm>). Cette exigence nouvelle de la part du consommateur conditionne l'acte d'achat. Elle se doit donc d'être prise en compte par l'ensemble de la filière afin d'offrir à la vente un produit répondant aux exigences de qualité sensorielle et nutritionnelle recherchée par le consommateur. La qualité est donc déterminante pour la transformation de la viande de porc par l'industriel et pour la satisfaction du consommateur. Il est donc désormais nécessaire de conjuguer les exigences de qualité des différents acteurs. D'une part les éleveurs/producteurs qui recherchent un animal possédant une forte croissance et des rendements de carcasse élevés, d'autre part les industriels et consommateurs qui recherchent une viande de haute qualité technologique et sensorielle.

Ce mémoire présentera dans une première partie les différents aspects de la qualité de la viande de porc, et exposera les différentes approches mises en œuvres en recherche dans le but de répondre à la préoccupation d'un minimum constant de qualité en production porcine. Cette première partie s'appuiera plus particulièrement sur le pouvoir de rétention en eau des viandes (PRE) qui est un

critère déterminant pour le consommateur comme l'industriel. La seconde partie montrera l'intérêt des nouvelles approches post génomiques dans le cadre de l'étude de la variabilité génétique de la qualité de la viande de porc et d'une meilleure compréhension des différentes voies métaboliques impliquées dans les processus de transformation du muscle en viande.

1. La qualité ou les qualités de la viande : Un critère complexe et multifactoriel.

La qualité d'un produit peut être définie comme l'appréciation du produit faite par l'utilisateur (consommateur, transformateur) en fonction de ses besoins (Lebret 2004). Les critères associés à la qualité du produit peuvent donc être variés. Dans le cadre de la qualité des viandes, l'expression des critères peut être formulée par le consommateur du produit, ainsi que par l'industriel qui l'utilise en tant que matière première.

Le consommateur s'intéressera particulièrement aux critères sensoriels (aspect, odeur, goût, texture, tendreté), nutritionnels et éventuellement à l'impact des méthodes d'élevage (valeur image). Ces critères vont conditionner son acte d'achat et sont donc d'importance pour la filière porcine. Le transformateur quant à lui fera plus particulièrement attention aux critères de qualités dits « technologiques », qui ont un impact sur le rendement de transformation des viandes (cuisson, salaison, conservation), ou de conservation du produit. Il s'intéressera donc particulièrement aux aspects touchant à la structure de la viande, la teneur et la composition en lipides, ou encore le PRE.

1.1. Les différentes composantes de la qualité de la viande

La qualité des viandes regroupe 5 catégories majeures : la qualité sanitaire, nutritionnelle, sensorielle, technologique et la qualité d'image.

- La qualité sanitaire répond au souhait évident de trouver un aliment sain dans son assiette, c'est à dire un aliment indemne de toute contamination bactérienne ou trace de produit toxique.
- La qualité nutritionnelle répond quand à elle à une demande de plus en plus forte de la société d'accéder à des denrées alimentaires ayant une valeur santé ajoutée ($\omega 3$, faible taux de cholestérol et peu grasse...).
- La qualité sensorielle est prise en compte en premier lieu par le consommateur. Elle est très importante, car à elle seule elle peut conditionner l'acte d'achat. Cette catégorie se subdivise en 3 classes qui concernent :
 - ✓ L'aspect visuel du produit : un morceau de viande de couleur inhabituelle, une proportion trop importante de gras visible, ou encore la présence d'exsudat important

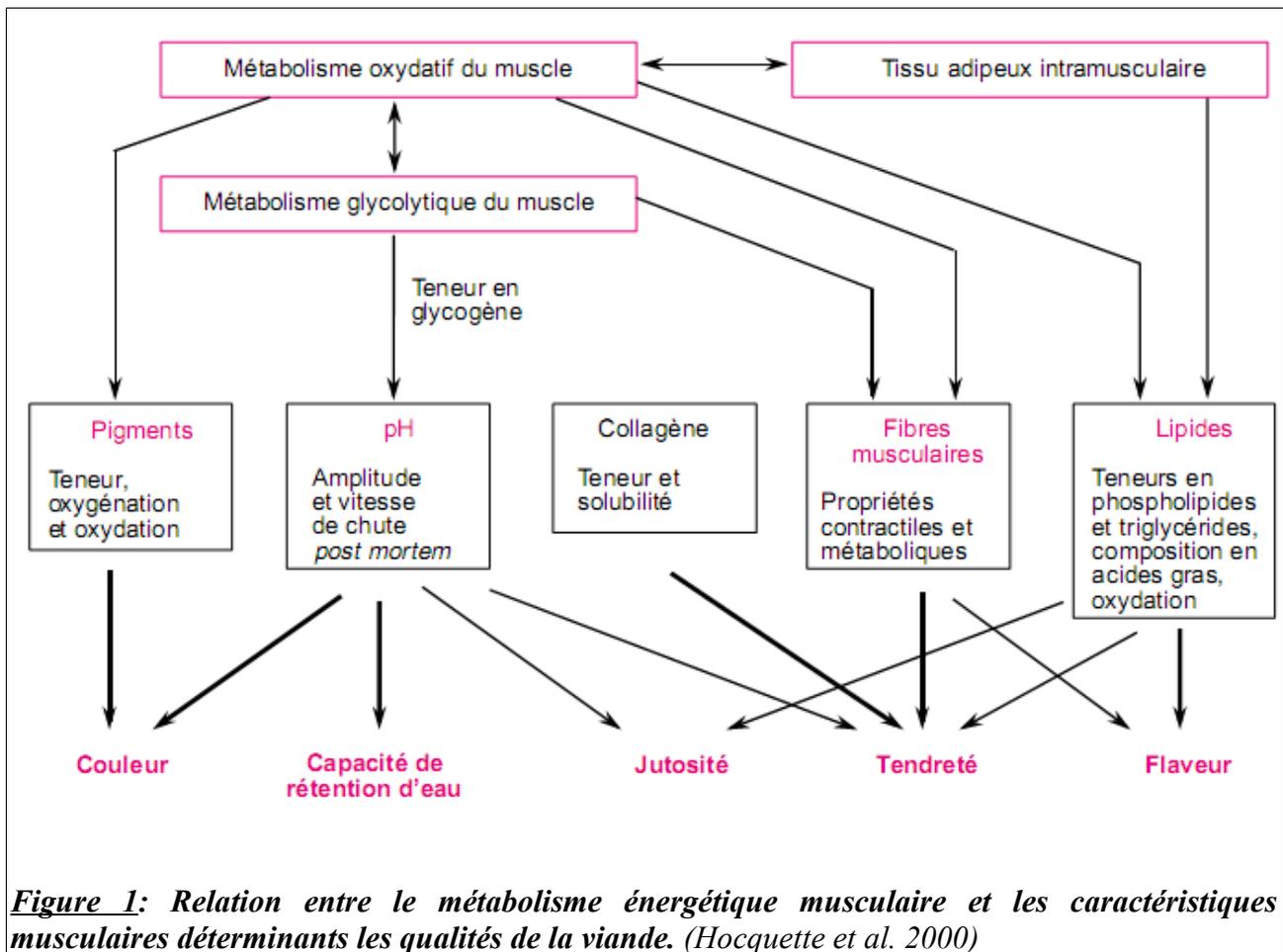


Figure 1: Relation entre le métabolisme énergétique musculaire et les caractéristiques musculaires déterminants les qualités de la viande. (Hocquette et al. 2000)

(viande suintante) peuvent influencer sur le choix d'achat du consommateur.

- ✓ La flaveur, c'est à dire le goût ainsi que l'odeur de la viande.
- ✓ La texture de la viande, qui se rapporte à des critères tel que la tendreté et la jutosité.
- La qualité technologique qui correspond aux critères que doit remplir la viande pour être apte à une bonne transformation (cuisson, séchage, conservation, tranchage...).
- La qualité d'image occupe une place particulière puisqu'elle renvoie à l'idée que se fait le consommateur du produit qu'il achète. Elle se rapporte à la notion de « consommateur », c'est à dire une personne qui se préoccupe du mode d'élevage et de son impact environnemental et qui par ses choix d'achats entend peser sur le mode de production et de transformation.

1.2. Le contrôle (ou la régulation) des qualités technologiques et sensorielles des viandes.

Les qualités technologiques et sensorielles de la viande de porc recouvrent plusieurs aspects, possédant des caractéristiques et des facteurs de régulation parfois bien spécifiques. Le métabolisme énergétique musculaire et les caractéristiques musculaires influencent des caractères d'intérêt comme le PRE, la teneur et la composition en lipides intramusculaires (LIM), la couleur ... (Figure 1) (Hocquette *et al.* 2000). Ces caractéristiques du muscle sont sous la dépendance de nombreux facteurs tel que la race, le génotype, les techniques d'élevage, l'alimentation mais aussi les conditions de transport et d'abattage (Olsson & Pickova 2005; Rosenvold & Andersen 2003).

1.2.1. L'influence du génotype. Exemple des gènes majeurs Hal et RN.

L'influence du génotype sur la qualité des viandes, peut être due pour partie à la race (Jeremiah *et al.* 1999; Ryu *et al.* 2008), mais également à des variations inter individuelles. Ces dernières sont dues soit à la somme d'effets minimes multigéniques, soit à l'effet important d'un gène unique (gène majeur). Parmi les facteurs pouvant influencer les qualités technologiques et sensorielles de la viande de porc deux gènes majeurs ont été identifiés. Le gène Halothane (Hal), dont l'allèle défavorable « n » est récessif. Il correspond à une mutation sur le gène du récepteur à la ryanodyne RYR1 découverte par Fujji *et al.* (1991). Cette mutation entraîne un relargage massif du calcium stocké dans le réticulum sarcoplasmique et une augmentation de la proportion de fibres glycolytiques. Ces modifications provoquent une accélération de la vitesse de chute du pH (pH1) mesuré au cours de la première *post mortem* (*p.m*) résultant en une acidification trop rapide du muscle conduisant au défaut de viande PSE (Pale Soft Exudative). Le gène RN (pour Rendement Napole qui est un rendement de cuisson du jambon) dont l'allèle défavorable « RN- » est dominant. Ce gène code pour la sous-unité γ de l'AMPK (AMP protéine kinase). L'allèle RN- provoque une

forte augmentation du taux de glycogène dans les fibres rapides et, par conséquent, une diminution importante du pH ultime (pHu) mesuré 24h *p.m.*, résultant en une altération des qualités sensorielle et technologique de la viande connu sous le nom de « viandes acides » (Scheffler & Gerrard 2007).

Ces deux gènes ont un impact négatif fort sur le pH de la viande (respectivement sur le pH1 et le pHu), sur le PRE, et sur la couleur de la viande. Ils ont par ailleurs un effet bénéfique sur le rendement de la carcasse, effet qui ne contrebalance pas l'effet négatif sur la qualité de la viande (Carr *et al.* 2006; Enfält *et al.* 1997; Leach *et al.* 1996; Zhang *et al.* 1992).

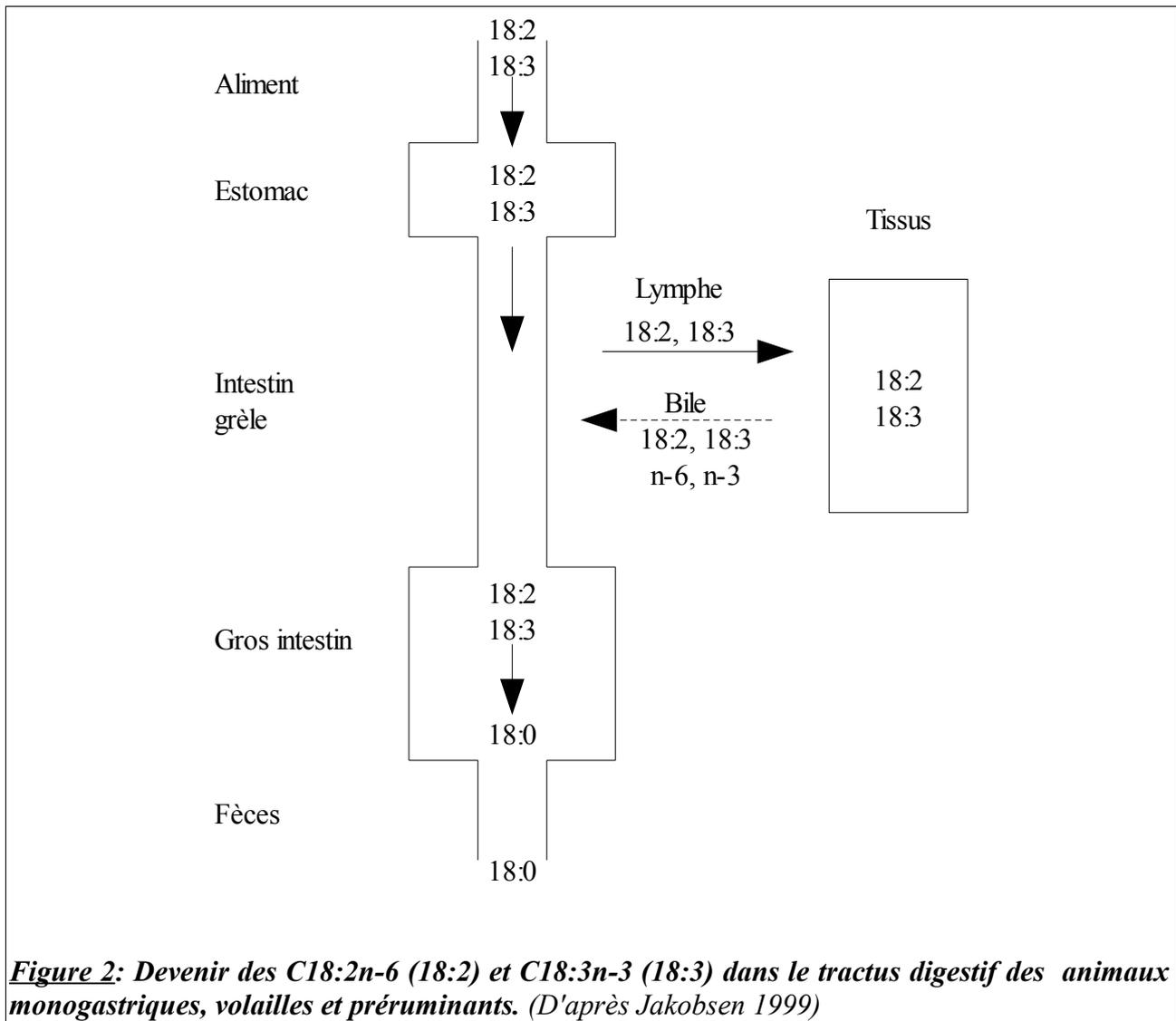
La connaissance de ces gènes à effet majeur, leur localisation ainsi que la connaissance de la mutation causale a permis la mise au point de test de détection moléculaire et donc le contrôle de la diffusion (voir l'éradication pour RN-) de l'allèle défavorable. Cependant, l'élimination des effets néfastes de tels gènes si elle permet de diminuer la fréquence de la viande dite « PSE », ne résout pas l'ensemble du problème. En effet, même en l'absence de ces allèles défavorables des efforts menés en sélection pour obtenir des animaux possédant une meilleure croissance et un meilleur rendement de carcasse se soldent par une dégradation de la qualité des viandes (viandes plus exsudatives, plus fermes) (Lonergan *et al.* 2001).

1.2.2. Les modes d'élevage

Les études menées sur l'évaluation de la qualité des viandes issues de systèmes alternatifs d'élevage (élevage extensif) n'ont pas montré d'effet notable sur des critères tels que le pH de la viande, le PRE, la tendreté ou bien la couleur. Il est à noter que les résultats de ces études sont grandement dépendants des interactions entre le génotype, le sexe, le type d'alimentation et le mode d'élevage des animaux (Hansen *et al.* 2006; Olsson & Pickova 2005). Un effet de ce type de production sur la qualité sensorielle des produits pourrait exister, mais celui-ci est influencé par le fond génétique des animaux, le sexe et le type de produit étudié (jambon sec, viande fraîche...). Enfin il a été constaté que la production de porc en modèle d'élevage extensif, bien que n'apportant pas d'amélioration notable de la qualité des produits, bénéficie d'un impact psychologique positif sur l'appréciation du produit par le consommateur (Olsson & Pickova 2005). Du point de vue de la qualité sanitaire, l'élevage de porc en extérieur induit une augmentation des risques de parasitisme et donc de risque de transmission à l'homme (van der Giessen *et al.* 2007).

1.2.3. Les conditions de transport et d'abattage

L'ensemble des événements ayant lieu avant l'abattage et les techniques d'abattage sont déterminant pour les qualités technologique et sensorielle des viandes. Ainsi l'impact de différents facteurs tels que la densité au cours du transport, le temps d'attente à l'abattoir, le mélange avec des animaux provenant d'autres élevages... sont autant de facteurs influençant le stress des animaux, l'agressivité et donc les défauts de carcasse (blessure) et le pH (Hambrecht *et al.* 2005;



Lammens *et al.* 2007; Nanni Costa *et al.* 2002; Stalder *et al.* 1998; Terlouw *et al.* 2008). Il ressort de ces études qu'un temps d'attente à l'abattoir supérieur à 3 h (jusqu'à 22h) réduit le risque de viande PSE (Hambrecht *et al.* 2005; Nanni Costa *et al.* 2002; Stalder *et al.* 1998) mais augmente parallèlement le nombre de blessures des animaux (Nanni Costa *et al.* 2002).

Il est à noter que des interactions entre différents facteurs environnementaux existent. Ainsi, les porcs élevés en plein air sont moins sensibles aux changements : transport, mélange d'animaux, isolement, qui sont des événements connus pour favoriser le stress, l'agressivité et donc diminuer la qualité (Terlouw *et al.* 2008).

Les techniques d'étourdissement (CO₂ ou électronarcose) ainsi que les techniques de refroidissement ou de suspension de la carcasse ont également un impact sur les différents critères de qualité technologique (Rosenvold & Andersen 2003).

1.2.4. L'influence des régimes alimentaires.

Les facteurs génétiques et l'ensemble des événements ayant lieu *peri mortem* ont un effet très fort sur la qualité des viandes de porc (plus particulièrement sur le PRE). Cependant des modifications de régime alimentaire peuvent amener un certain niveau d'amélioration de la qualité des viandes.

1.2.4.1. Modification du taux et de la composition en lipides

La teneur en LIM a un impact sur le goût, la jutosité, la texture et la tendreté des viandes (Fernandez *et al.* 1999; Lebret *et al.* 1999; Lonergan *et al.* 2007). Un pourcentage de 2,5 % à 3 % de LIM apparaît comme optimal du point de vue des critères de qualité sensorielle (Lebret *et al.* 1999). Cependant l'influence du taux de LIM sur les qualités sensorielles de la viande est grandement modifiée par le pH. Lonergan *et al.* (2007) estiment que le taux de LIM n'impacte la tendreté et la texture de la viande qu'à un pH compris entre pH 5,5 et 5,8 (Lonergan *et al.* 2007).

La modification de la composition en lipides a pour objectif de fournir à l'alimentation humaine une viande répondant aux recommandations nutritionnelles en terme d'apport en acides gras et en particulier en ce qui concerne le rapport $\omega 6/\omega 3$. Les graisses animales sont synthétisées à partir des apports glucidiques et lipidiques de leur alimentation. Ceci est particulièrement vrai chez les monogastriques, qui incorporent les acides gras alimentaires sans modification notable. La composition en acides gras des viandes est directement influencée par la quantité et la composition en acides gras de l'alimentation de l'animal (Figure 2). Ainsi l'adage « nous sommes ce que nous mangeons » peut en partie être utilisé pour améliorer nos apports alimentaires en acides gras essentiels $\omega 6$ et $\omega 3$. La contre partie de l'augmentation des graisses en acide gras polyinsaturés (AGPI) est leur grande sensibilité à l'oxydation, ce qui pose des problèmes de conservation et de goût (rancissement). Il est donc nécessaire de compléter la nourriture en agents anti-oxydants (Jakobsen 1999; Rosenvold & Andersen 2003). Un taux élevé d'AGPI modifie également la

consistance des graisses ce qui a un impact sur les aspects de transformation des produits. Cependant, il faut prendre en considération le fait que la race, le sexe et le statut des animaux par rapport au gène Hal sont des facteurs influençant la composition et la teneur en acides gras des muscles (Alonso *et al.* 2009; Zhang *et al.* 2007).

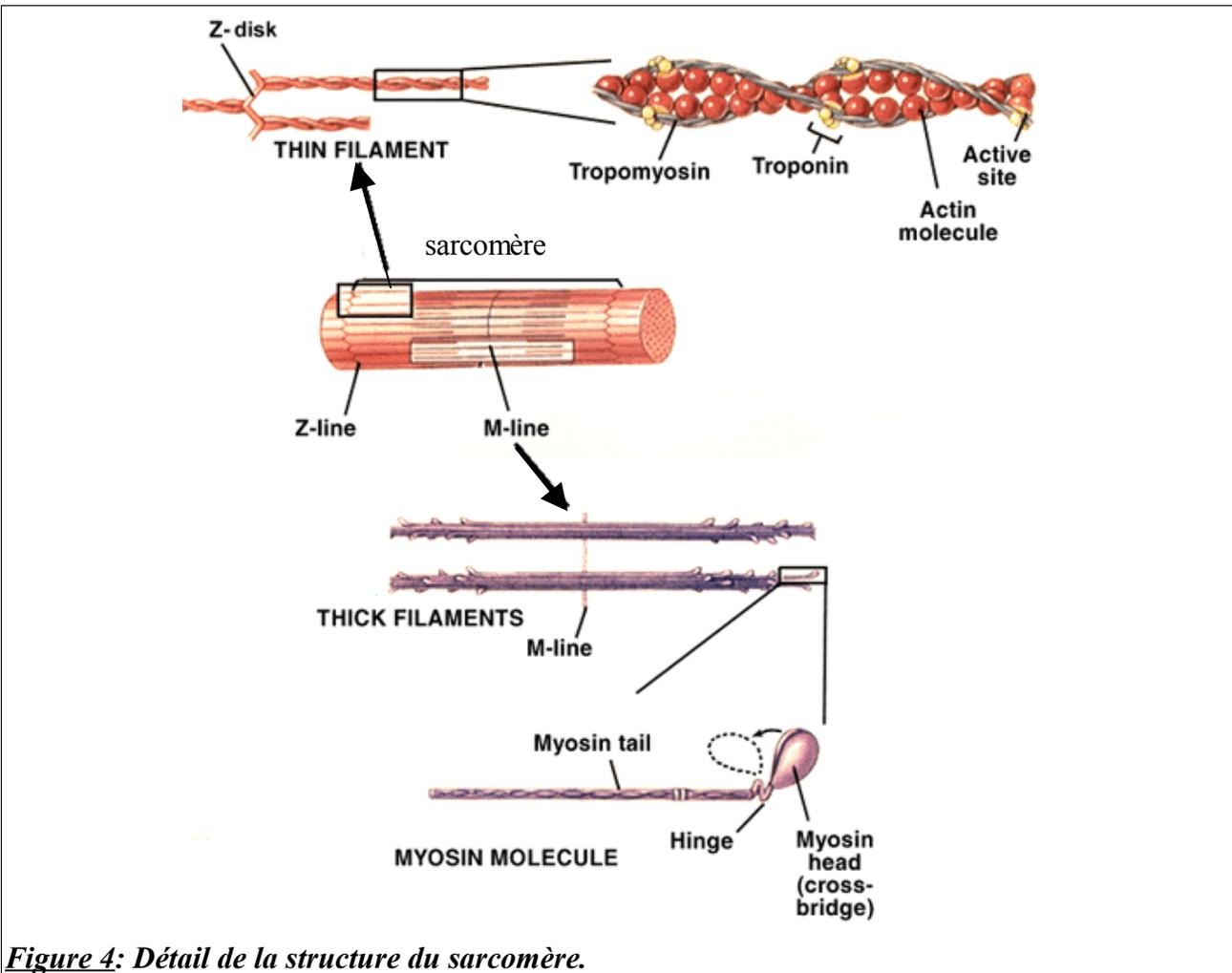
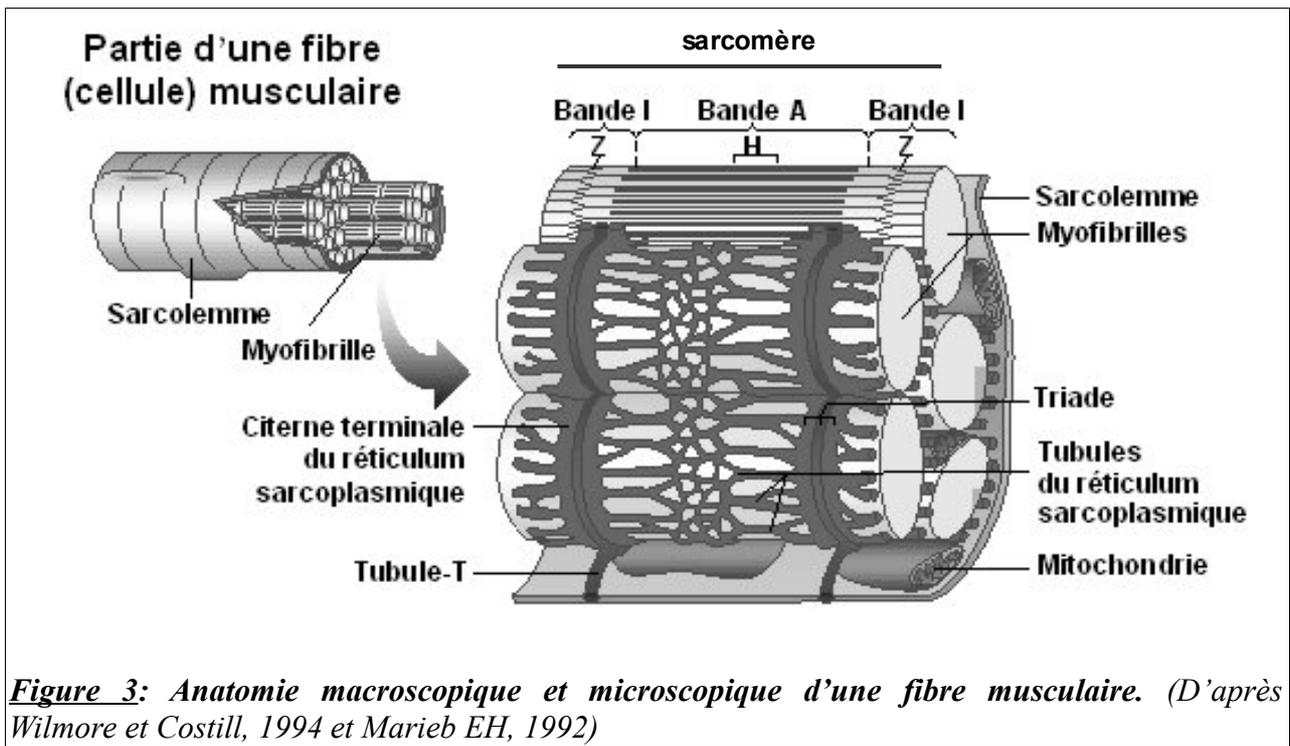
1.2.4.2. Supplémentation en vitamine E

La vitamine E est utilisée pour son pouvoir anti-oxydant. La supplémentation en vitamine E limite l'oxydation des lipides dans la viande permettant ainsi d'éviter l'altération du goût et le développement de mauvaises odeurs (Cannon *et al.* 1996; Rosenvold & Andersen 2003). Les résultats concernant la capacité de l' α -tocopherol (vitamine E) à stabiliser la couleur de la viande ou à augmenter le PRE sont cependant contradictoires. Il semble que les différences observées soient essentiellement dues à la dose et à la durée d'administration (Apple 2007; Cannon *et al.* 1996; Rosenvold & Andersen 2003; Rosenvold *et al.* 2002). Rosenvold *et al.* (2003) et Apple (2007) suggèrent l'existence d'un seuil de concentration tissulaire (fonction de la dose et de la durée d'administration) en dessous duquel de tels bénéfices ne seraient pas observés.

1.2.4.3. Modification du taux de glycogène musculaire

Le taux de glycogène stocké dans le muscle au moment de l'abattage influence grandement le pH de la viande et donc ses qualités technologiques et sensorielles (Hocquette *et al.* 1998). Des études ont montré que l'administration d'un régime isoénergétique (pauvre en carbone digestible / riche en lipide) durant les 3 à 4 semaines avant l'abattage permet la réduction du taux de glycogène musculaire. Cette diminution a pour effet de ralentir la chute du pH et de diminuer la température à 45 minutes, sans pour autant modifier l'amplitude de chute du pH. La couleur de la viande obtenue est plus foncée, et son PRE est accru (Apple 2007; Bee *et al.* 2006; Rosenvold & Andersen 2003; Rosenvold *et al.* 2002; Rosenvold *et al.* 2001). Cependant l'administration conjuguée de vitamine E à forte dose et d'un régime favorisant la baisse de glycogène musculaire tend à augmenter le stockage de glycogène dans les muscles et à diminuer le PRE (Rosenvold *et al.* 2002). Aux vue des interactions entre le régime alimentaire et la supplémentation en vitamine E, il semble nécessaire de déterminer le dosage optimal de vitamine E alimentaire permettant d'obtenir un équilibre entre les avantages de la vitamine E en terme de couleur et stabilité oxydative et la diminution du PRE rapportée par Rosenvold *et al.* (2002).

Dans la suite de ce mémoire, nous nous référerons essentiellement aux qualités technologiques et sensorielles des viandes de porc, et plus particulièrement au PRE qui influence la capacité de séchage et de conservation des produits, ainsi que le rendement de cuisson du jambon (perte de poids à la cuisson). Le PRE correspond à la capacité plus ou moins importante qu'a la viande de



retenir l'eau qu'elle contient au cours de la conservation ou au cours du processus de transformation. Plus le PRE est élevé, plus la viande sera juteuse et tendre lors de la dégustation, et meilleur sera le rendement de cuisson des produits (Lebret 2004).

1.3. Anatomie du tissu musculaire

Les différentes composantes de la qualité de la viande (sensorielle, technologique, nutritionnelle) sont en grande partie déterminées par les caractéristiques du tissu musculaire au moment de la mort de l'animal : cf effet des gènes majeur Hal et RN sur le métabolisme musculaire et la modification du pH *p.m.* Ces caractéristiques dépendent en grande partie du type de fibres musculaires qui composent le muscle.

Les muscles sont composés à 75 % d'eau. La plus grande partie de cette eau (85 %) est contenue dans les espaces intra-myofibrillaires entre les filaments d'actine et de myosine (Huff-Lonergan & Lonergan 2005; Huff-Lonergan & Lonergan 2007). Les fibres musculaires ou myofibrilles (Figure 3), occupent 90 % du volume musculaire. Ce sont des cellules fusionnées se présentant comme des fuseaux longs et fins d'un diamètre de 10 à 100 µm et pouvant atteindre plusieurs cm de longueur. Chaque myofibrille est polynucléée et entourée d'une membrane plasmique (sarcolemme), doublée d'une lame basale. Le cytoplasme (sarcoplasme) contient les noyaux, des gouttelettes lipidiques et un réticulum sarcoplasmique développé. Dans chaque myofibrille se trouvent également des myofibrilles, reliées entre elles et à la membrane cellulaire par un réseau de protéines. Entre les myofibrilles et à la périphérie des cellules musculaires se trouvent les mitochondries. Les myofibrilles sont des structures complexes composées de myofilaments. Elles sont organisées en éléments répétitifs appelés sarcomères (Figure 4). Chacun d'eux renferme deux types de myofilaments disposés longitudinalement, les myofilaments fins formés d'actine et de protéines régulatrices (troponines, tropomyosine), et les myofilaments épais formés par la myosine.

1.4. La transformation du muscle en viande

L'évolution biochimique du muscle après l'abattage conduit progressivement à sa transformation en viande. Elle met en jeu essentiellement des réactions d'hydrolyse qui dissipent les réserves énergétiques par voie anaérobie au cours de l'installation de la *rigor mortis* (rigidité cadavérique), puis affectent l'organisation des protéines myofibrillaires au cours de la phase de maturation. La cinétique et l'intensité de ces réactions agissent en dernier ressort sur les qualités technologiques et sensorielles.

Durant la première étape d'établissement de la rigidité cadavérique, le muscle dégrade la majorité de ses réserves énergétiques (glycogène). Ce catabolisme en condition anaérobie produit de l'acide lactique et par conséquent acidifie le milieu intra-cellulaire. La deuxième étape

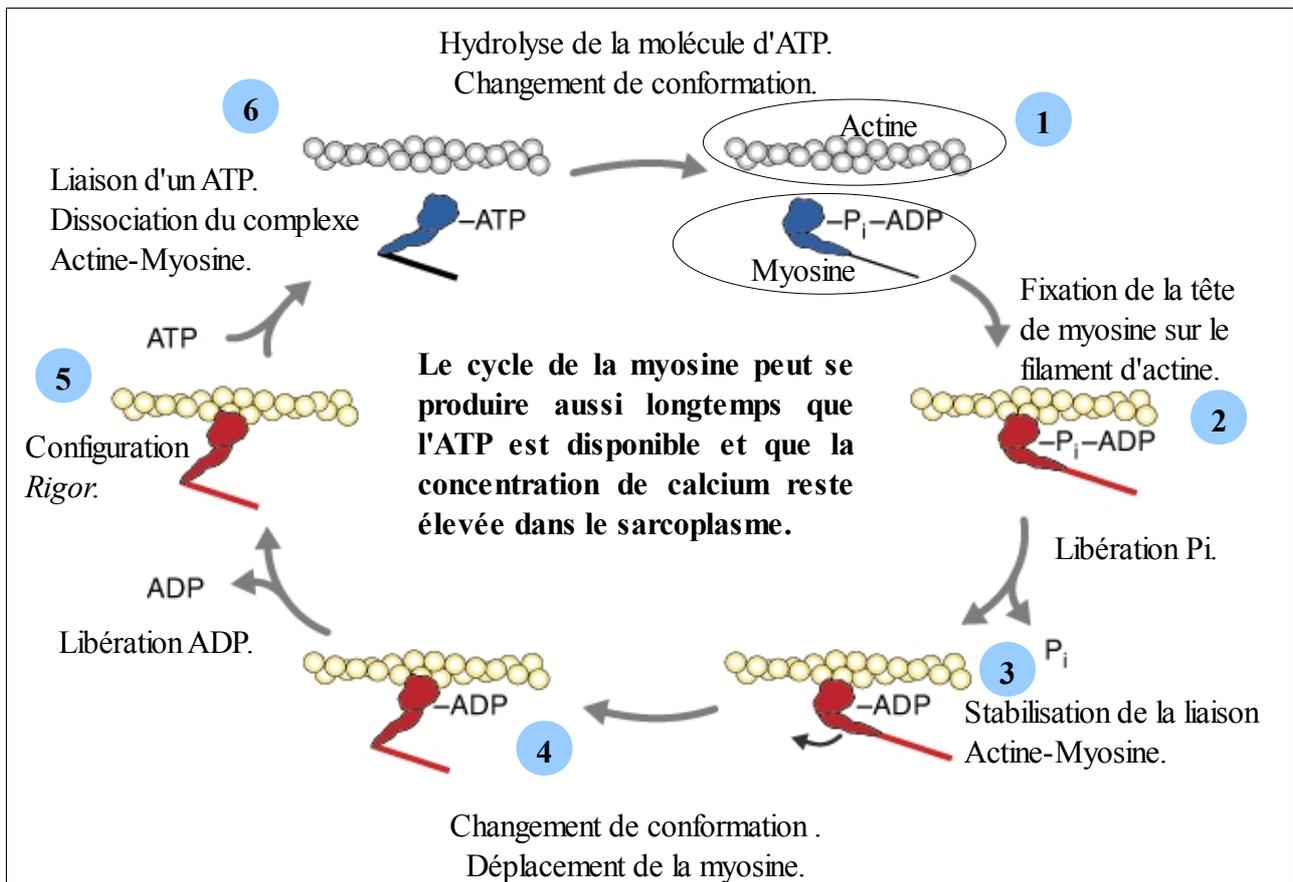


Figure 5: Cycle de la myosine. (1) Au repos, la myosine est couplée à de l'ADP et du phosphate inorganique (P_i). (2) En présence de calcium, les têtes de myosine vont se lier à l'actine. (3) Le départ du P_i stabilise la liaison actine-myosine, (4) entraîne un changement de conformation de la myosine et provoque un mouvement relatif entre filaments d'actine et de myosine. (5) La configuration obtenue appelée rigor est stable en absence d'ATP. (6) La liaison d'une molécule d'ATP sur la tête de myosine provoque la dissociation de la liaison actine-myosine. L'hydrolyse de cet ATP induit un changement de conformation de la myosine qui revient à la configuration de repos. (Adapté de Coleen, T. et al. (2001) Nature Cell Biology)

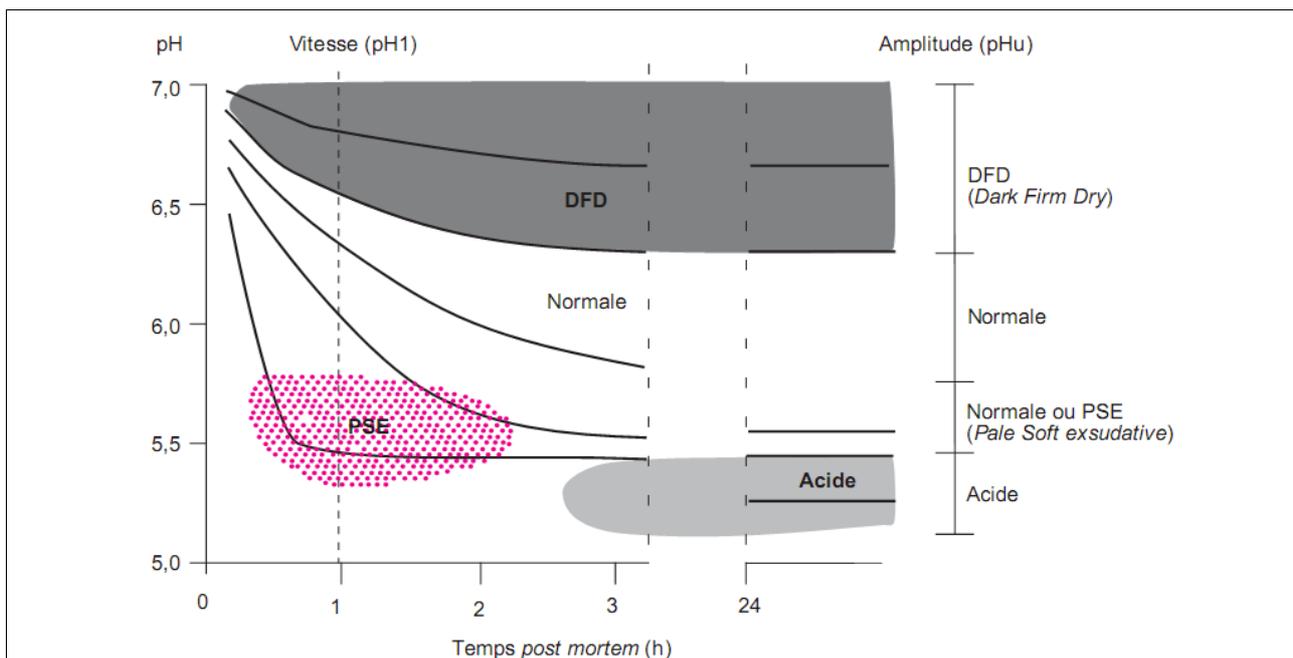


Figure 6: Représentation schématique des relations entre l'évolution post mortem du pH musculaire et la qualité de la viande chez le porc. (Lebret 2004).

correspond à la phase de maturation de la viande. Lors de cette étape la contraction des muscles disparaît, les protéines de structure musculaire (myofibrilles) et du cytosquelette sont dégradées sous l'action de protéases endogènes (Valin 1988).

1.4.1. Influence du métabolisme énergétique *post mortem* sur le PRE

A la mort de l'animal, le muscle utilise des molécules d'ATP dans le but de maintenir les molécules d'actine et de myosine en état de dissociation (Figure 5). Dans un premier temps le renouvellement des ATP est assuré par des réactions mettant essentiellement en jeu des créatines kinases. Lorsque 70 % de la phosphocréatine a été dégradée, le taux d'ATP chute. Le renouvellement des ATP est alors assuré par des myokinases. A l'épuisement de celles-ci, la glycolyse est alors la seule voie de synthèse d'ATP. Elle s'accompagne de production de lactate, d'ion H⁺ et de chaleur qui provoquent la chute du pH intra-cellulaire. Lorsque le renouvellement d'ATP par la glycolyse n'est plus suffisant, le taux d'ATP intra-cellulaire chute. Quand il atteint 50 % du taux d'ATP du muscle au repos, les molécules d'actine et de myosine se lient en actomyosine de manière irréversible : la phase de *rigor mortis* est alors atteinte (Monin 2003; Scheffler & Gerrard 2007).

La contraction musculaire provoquée lors de la *rigor mortis* a pour effet de raccourcir les sarcomères. L'amplitude de chute du pH, qui a pour effet de rendre nulles les charges électriques des myofilaments annule le phénomène de répulsion électrostatique. La fibre musculaire se rétrécit donc longitudinalement (contraction des sarcomères) et transversalement (rapprochement des myofilaments). Il en résulte une diminution de l'espace entre les myofilaments d'actine et de myosine, donc un déplacement de l'eau stockée entre ceux-ci vers l'espace extra-myofibrillaire (Bertram *et al.* 2004).

1.4.2. Importance du pH pour le PRE

Le pH du muscle, qui se situe aux alentours de 7, chute graduellement après la mort de l'animal. Durant la première heure *p.m* le pH_i reste supérieur à 6, il atteint des valeurs aux environs de 5,6-5,7 dans les 6 à 8 heures qui suivent, et un pH_u aux environs de 5,4-5,7 (Figure 6) (Hocquette *et al.* 1998; Monin 2003; Scheffler & Gerrard 2007). Le pH_i dépend principalement de la vitesse d'hydrolyse de l'ATP dans les cellules musculaires. Le pH_u quant à lui, dépend des réserves musculaires en glycogène, au moment de la mort de l'animal. L'évolution *p.m* du pH est donc directement dépendante du métabolisme musculaire *ante mortem* (niveau des réserves énergétiques au moment de la saignée) et *p.m* (vitesse d'hydrolyse des molécules d'ATP). La valeur atteinte par le pH ultime est proche du point isoélectrique des protéines musculaires (pI= 5,4). A cette valeur les protéines myofibrillaires sont de charges électriques quasiment nulles, elles ne se repoussent plus, ce qui a pour effet d'accroître le rétrécissement transversal du volume

myofibrillaire contribuant ainsi au transfert de l'eau retenue dans les fibres musculaires vers le milieu extra-cellulaire (Huff-Lonergan & Lonergan 2005; Huff-Lonergan & Lonergan 2007; Monin 2003; Scheffler & Gerrard 2007).

Le pH₁ et le pH_u déterminent en partie le PRE de la viande (Lebret 2004). Cependant, il semble que la valeur du pH₁ qui associée à la température encore élevée du muscle provoque la dénaturation des protéines musculaires ait plus d'effet sur le PRE que la valeur du pH_u qui modifie les charges électriques des protéines et influe sur les phénomènes d'attraction/répulsion électriques des protéines (Bee *et al.* 2007; Schäfer *et al.* 2002).

Il existe trois défauts majeurs associés au pH des viandes :

- la viande PSE (Pale Soft Exudative ie pâle, molle et exsudative).
- la viande acide.
- la viande DFD (dark firm dry ie sombre, ferme et sèche).

1.4.2.1. Les viandes PSE

Dès les années 60, il a été établi que la viande dite « PSE » ou « viande pisseuse » était due à un fort métabolisme *p.m* et à une sensibilité accrue des animaux au stress. Cette augmentation de la consommation énergétique accélère le taux de renouvellement des ATP afin de maintenir l'homéostasie de la cellule. L'augmentation de la glycolyse *p.m* provoque une chute rapide de pH (pH₁ inférieur à 6) ainsi qu'une augmentation de la température corporelle ce qui a pour effet de ralentir le refroidissement de la carcasse. Le pH_u des viandes « PSE » peut se trouver à des valeurs équivalentes à la normale. L'association de ces deux facteurs (température élevée, et pH bas) a pour effet de dénaturer rapidement les protéines myofibrillaires. Une part importante d'eau est retenue dans ces réseaux de protéines myofibrillaires. La contraction des fibres musculaires provoquée par la liaison des molécules d'actine et de myosine en actomyosine est intensifiée par l'effet de la chute rapide du pH. La densification du réseau d'actomyosine a pour effet de réduire le volume entre les myofibrilles et par conséquent de fait sortir l'eau des tissus musculaire. Le PRE de la viande s'en trouve donc diminué (Monin 2003; Scheffler & Gerrard 2007).

La diminution du PRE associé aux viandes PSE modifie de manière importante la qualité technologique des viandes, puisqu'il diminue le rendement de cuisson des jambons (perte d'eau et donc de poids à la cuisson) (Fischer 2007; Sellier *et al.* 1992). Il a également un impact négatif sur les qualités sensorielles tel que la jutosité du produit cuit et sur l'aspect visuel de la viande dont la couleur sera pâle (augmentation de la réflectance) et présentera facilement des écoulements d'eau dans les produits frais pré-emballés (Fischer 2007; Hocquette *et al.* 1998; Monin 2003).

Chez le porc, l'origine de ce défaut a été identifié et correspond à une mutation sur le gène du récepteur à la ryanodyne RYR1, appelé gène HAL.

1.4.2.2. Viande « acide » ou effet Hampshire

Les viandes acides se caractérisent par une vitesse de chute de pH normale (pH1 supérieur à 6), et un pH ultime inférieur à 5,4. Ce pHu anormalement bas est essentiellement dû à une forte réserve de glycogène intra-cellulaire (potentiel glycolytique). Le pHu atteint le point isoélectrique des protéines myofibrillaires. Les charges électriques de celles-ci sont alors nulles. Les protéines myofibrillaires de charges nulles ne subissent plus de répulsion électrostatique, ce qui a pour effet d'accroître le rétrécissement transversal des myofibrilles obtenu lors de la *rigor mortis* contribuant ainsi au transfert de l'eau retenue dans les muscles vers les espaces extra-cellulaires (Monin 2003; Scheffler & Gerrard 2007).

Il en résulte une perte d'eau importante à la cuisson et à la transformation des produits, ainsi que des écoulements sur les produits frais (Fischer 2007; Sellier *et al.* 1992).

Ce défaut des viandes « acides » est lié au gène RN codant pour la sous-unité γ de l'AMPK (AMP protéine kinase) (Milan *et al.* 2000).

1.4.2.3. La viande DFD

Le phénomène de viande DFD est associé à un faible niveau de réserve énergétique intra-cellulaire (potentiel glycolytique), accentué par une augmentation de la consommation énergétique *ante mortem* due au stress de l'animal. La production d'ATP *ante mortem* provenant du métabolisme oxydatif, il n'y a pas d'acidification du milieu cellulaire. À la mort de l'animal, la synthèse d'ATP par la voie glycolytique est vite arrêtée par manque de substrat. Il en découle une moindre acidification du tissu musculaire ainsi qu'une faible contraction des myofibrilles. La chute du pH est ralentie, le pHu reste supérieur à 6,2. Ce pH élevé éloigné du point isoélectrique des myofibrilles conduit à la persistance des répulsions électrostatiques entre les myofibrilles. La diminution de l'espace entre les myofibrilles reste donc modérée, l'eau peut donc plus facilement rester dans les espaces intra-myofibrillaires.

La viande a une apparence sombre (diminution de la réflectance) et poisseuse (du fait d'un PRE élevé), la rendant peu attrayante pour le consommateur (Scheffler & Gerrard 2007). L'augmentation du PRE influence également la capacité de transformation et de conservation des produits (problème de séchage et de putréfaction) (Sellier *et al.* 1992).

1.4.3. La maturation : Protéolyse *post mortem*

1.4.3.1. La dégradation des protéines du cytosquelette

Lors de la maturation de la viande, des protéases endogènes dégradent les protéines de structures et du cytosquelette des cellules musculaires (Huff-Lonergan & Lonergan 2005; Huff-Lonergan & Lonergan 2007; Kristensen & Purslow 2001; Melody *et al.* 2004). Les myofibrilles sont reliées à la membrane cellulaire via les protéines du cytosquelette (desmines,

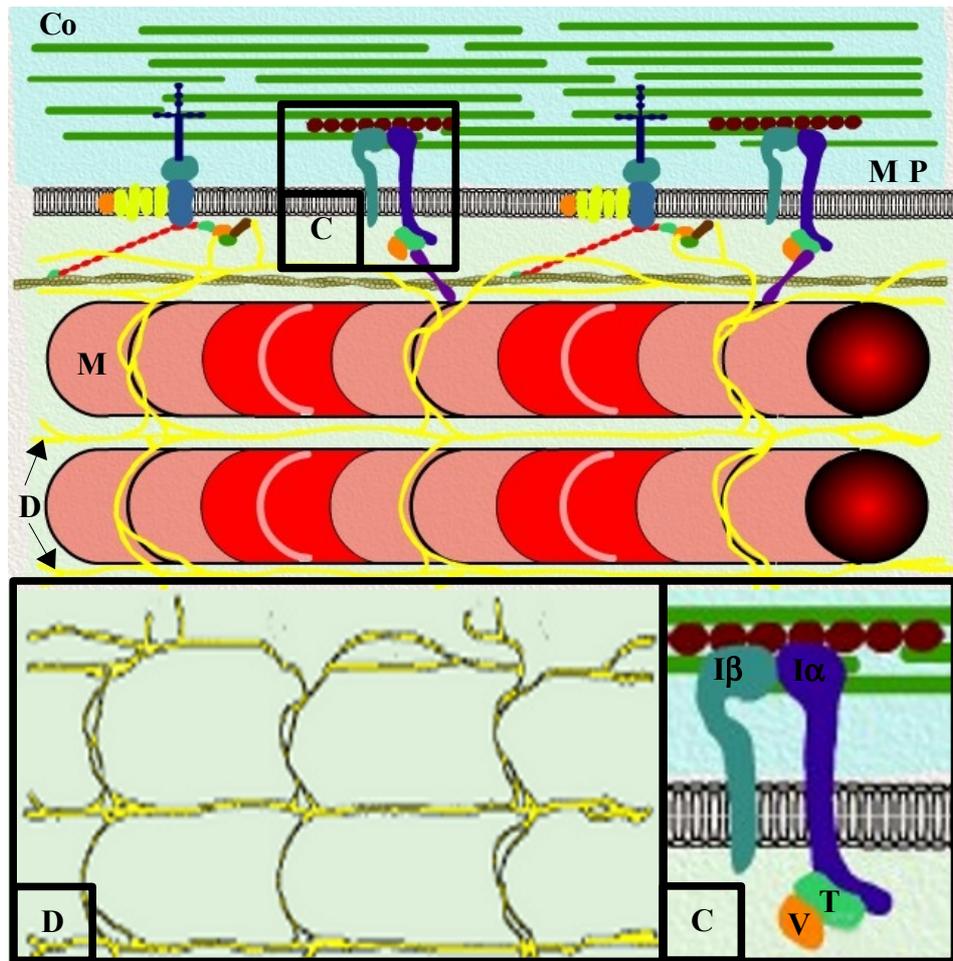


Figure 7: Système d'ancrage à la membrane basal. Co: Collagène, MP: Membrane Plasmique, C: Costamère, M: Myofibrille, D: Desmine, I α et I β : Intégrine α et β , V: Vinculine et T: Taline. (Adapté de <http://www.chups.jussieu.fr/polys/histo/histoP1/POLY.Chp.9.2.2.html> le 23-12-08)

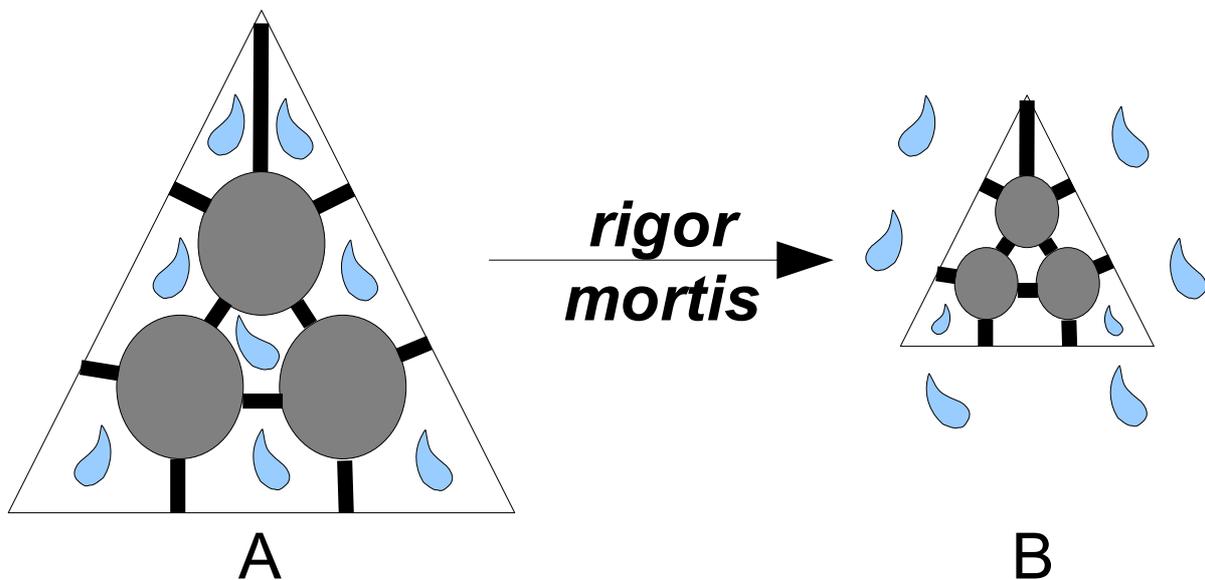


Figure 8: Diminution du volume des cellules musculaires consécutif à la rigor mortis. (A) Cellule musculaire contenant 3 myofibrilles reliées entre elles et avec la membrane cellulaire par les protéines de structure. (B) L'apparition de la rigor mortis provoque la contraction des fibres musculaires qui, reliées à la membrane cellulaire provoquent le rétrécissement de la cellule entière. La pression intracellulaire augmente provoquant le déplacement de l'eau intracellulaire vers le milieu extracellulaire. (Adapté de Kristensen & Purslow 2001)

vinculines, talines...). Les desmines assurent l'alignement des myofibrilles adjacentes et leurs jonctions à la membrane cellulaire. Les vinculines et talines font parties d'un complexe protéique : le costamère. Celui-ci assure un ancrage latéral et longitudinal à la membrane plasmique (Figure 7). Une dégradation insuffisante de ces protéines permettrait de propager le rétrécissement des myofibrilles à la membrane cellulaire provoquant un déplacement de l'eau vers le milieu extra-cellulaire (Figure 8) (Bertram *et al.* 2004; Huff-Lonergan & Lonergan 2005; Huff-Lonergan & Lonergan 2007; Kristensen & Purslow 2001; Melody *et al.* 2004).

En observant la dégradation des desmines dans le *Longissimus dorsi* Bee *et al.* (2007) constatent une dégradation plus importante à 24 et 48 h *p.m*; chez des animaux à pH élevé (pH>6 - 3h PM) que dans un groupe d'animaux à pH bas (pH < 5,7 - 3h PM). Dans une autre étude Melody *et al.* (2004) compare la dégradation des desmines dans le *Psoas major* et le *Longissimus dorsi*. Ils observent une dégradation plus rapide des desmines dans le muscle *Psoas major* dont le pH1 est inférieur à celui du *Longissimus dorsi*. Il est à noter que Bee *et al.* comparent dans un même muscle deux groupes d'animaux dont la vitesse de chute du pH est différente tandis que Melody *et al.* compare deux muscle dont les pH1 diffèrent. D'autre part les deux auteurs n'ont pas fait leurs observations dans un même laps de temps. Tandis que Melody *et al.* (2004) comparent la dégradation des desmines au cours des 24 h *p.m* (45 minutes, 6h et 24h), Bee *et al.* (2007) font leur comparaison après 24h (24h, 48h, 72h et 120h). Si l'on compare le taux de desmine intact observé par Melody *et al.* (2004) à 24h, 48h, et 120h, on constate que celui-ci est plus élevé dans le *Psoas major* (pH1 inférieur au pH1 du *Longissimus dorsi*). Cette observation rejoint celle faite par Bee *et al.* (2007) d'une dégradation de desmine plus importante lorsque la vitesse de chute du pH de la viande est lente.

1.4.3.2. L'intégrine β

La dégradation de l'intégrine β appartenant au complexe protéique du costamère est associée à l'augmentation de la perte en eau (Lawson 2004; Zhang *et al.* 2006). C'est une protéine qui assure la liaison entre la matrice extra-cellulaire et le cytosquelette. Lawson (2004) a observé que la dégradation de l'intégrine β est associée à l'ouverture de « drip channel ». Ce sont des espaces qui se forment entre les fibres musculaires et qui pourraient faciliter le passage de l'eau vers le milieu extra-cellulaire. Suite à la dégradation de l'intégrine β par une calpaïne, la membrane cellulaire se désolidarise du cytosquelette en formant un canal « drip channel » entre la membrane cellulaire et le corps cellulaire (Lawson 2004; Zhang *et al.* 2006).

Les intégrines et les desmines semblent donc agir différemment. La dégradation des intégrines pourrait contribuer à la formation de drip channel et ainsi favoriser la perte d'eau, tandis que les desmines dégradées empêchent la propagation de la contraction des myofibrilles à la cellule dans son entier diminuant ainsi le volume d'eau perdue (Zhang *et al.* 2006).

Variables explicative	Temps de mesure significatif	X-Var (%)	Y-Var (%)	R
ADP	1 min, 30 min, 2 h	58	45	0,62
ATP	15 min, 30 min, 1h, 2h	68	68	0,8
Créatine Phosphate	1 min, 15 min, 30 min	68	40	0,68
Glycogène	0 min, 1h, 2h	93	60	0,73
IMP	15 min, 30 min, 1h, 2h	72	71	0,81
Inosine	1h	100	59	0,74
Lactate	Tous	57	80	0,88
pH	1 min, 15 min, 30 min, 1h, 2h, 24h	92	85	0,9
Température	1 min, 15 min, 1h, 2h	99	87	0,91
Desmine	aucun	33	13	0,26
Vinculine	aucun	62	2	-0,24

Tableau 1: Explication de la variance de perte en eau (variable Y) par des métabolites, le pH, la température de carcasse et des protéines du cytosquelette (variable X). Les métabolites (ADP, ATP, créatine phosphate, glycogène, IMP, inosine et lactate), le pH et la température ont été mesurés directement avant l'abattage (0 minute) et 1 min, 15 min, 30 min, 1h, 2h et 24h post mortem. Les pourcentage de desmine et de vinculine intacte ont été mesuré en Western Blot 3, 6, 9 et 24h post mortem. La variance expliquée pour X et Y, et le coefficient de corrélation sont données dans le tableau. Seul les points de mesure significatif sont inclus dans le modèle d'analyse (PLS1), à l'exception des protéines du cytosquelette ou tout les points ont été inclus dans le modèle.

1.4.3.3. L'activité des protéases

La dégradation de ces protéines est due à l'action du système de protéases à calcium calpaïnes/calpastatine (Melody *et al.* 2004; Zhang *et al.* 2006). La vitesse de chute du pH au cours des 6 heures qui suivent la mort de l'animal influence l'activité et l'autolyse des μ -calpaïnes. L'autolyse de la μ -calpaïnes réduit les besoins de l'enzyme en calcium (Melody *et al.* 2004), mais rend également l'enzyme moins stable (Goll *et al.* 2003). La μ -calpaïnes possède une activité optimale et une autolyse réduite à pH 6,5. Lorsque le pH chute en dessous de 6 l'activité protéolytique de la μ -calpaïnes diminue (Maddock *et al.* 2005; Melody *et al.* 2004). Si le pH ne chute pas assez vite, il y a une autolyse de la μ -calpaïnes et donc une diminution de l'activité du fait de l'instabilité de l'enzyme. Un pH intermédiaire permet donc d'optimiser l'activité de dégradation des protéines et de limiter l'autolyse de l'enzyme. La μ -calpaïnes est sensible à l'augmentation de la force ionique *p.m*, ce qui diminue la stabilité de la μ -calpaïnes. Elle est également sensible à l'augmentation du pouvoir oxydant. En condition oxydante, l'activité de la μ -calpaïnes est diminuée, mais si la μ -calpaïnes est associée à son inhibiteur calpastatine en un complexe μ -calpaïnes/calpastatine, alors l'activité protéolytique est augmentée (Maddock Carlin *et al.* 2006).

1.4.4. Facteurs modifiant le PRE

Les modifications biochimiques qui interviennent dans le milieu intra-cellulaire *p.m* (chute du pH, augmentation de la force ionique, oxydation de protéine) ont une influence sur le niveau de dégradation des protéines des filaments intermédiaires (desmines) et de certaines protéines du costamère (taline), et sur le PRE des viandes. Pris indépendamment les variations de tels facteurs expliquent à différents degrés les variations observées dans la perte en eau des viandes (Tableau 1). Les variations de pH et de température expliquent respectivement 85 % et 87 % des variations de perte en eau, alors que la dégradation de desmine ou vinculine ne semble expliquer que marginalement le phénomène (13 % et 2 %). Ce qui semble indiquer que cette dégradation des protéines structurales ne joue pas un rôle primordial au cours des premières heures *p.m*. Une analyse conjointe de l'ensemble de ces variables (pH, température, métabolisme énergétique, dégradation des protéines et surface extra-cellulaire) explique 83 % de la variabilité du PRE. En réduisant les variables explicatives aux seuls pH et température, le modèle explique 89 % de la variabilité du PRE. Ceci s'explique par le fait que la plupart des autres variables (ATP, lactate, glycogène...) sont grandement corrélées au pH. Ce qui implique également que toutes modifications d'ordre environnementales ou métaboliques affectant le pH ou la température au cours des deux premières heures *p.m* sont primordiales pour le PRE de la viande (Schäfer *et al.* 2002).

L'exemple développé autour du PRE des viandes, et des facteurs pouvant influencer la qualité des viandes, met en évidence la complexité des mécanismes mis en jeux et des facteurs interagissant

	Couleur	Marbré (persillé)	Fermeté	Perte d'eau par égouttage	Perte d'eau à la cuisson %	Star Probe (tendreté)	Tendreté	Jutosité	Goût
Marbré (persillé)	0,03 (0,4972)								
Fermeté	0,27 (0,0001)	0,37 (0,0001)							
Perte d'eau par égouttage	-0,33 (0,0001)	-0,12 (0,0049)	-0,25 (0,0001)						
Perte d'eau à la cuisson	-0,21 (0,0001)	-0,11 (0,0131)	-0,12 (0,0075)	-0,016 (0,0004)					
Star Probe (évaluation de la tendreté)	-0,27 (0,0001)	-0,27 (0,0001)	-0,21 (0,0001)	0,29 (0,0001)	0,34 (0,0001)				
Tendreté	0,19 (0,0001)	0,21 (0,0001)	0,21 (0,0001)	-0,30 (0,0001)	-0,28 (0,0001)	-0,54 (0,0001)			
Jutosité	0,07 (0,14)	0,02 (0,59)	0,07 (0,09)	-0,05 (0,23)	-0,43 (0,0001)	-0,16 (0,0005)	0,46 (0,0001)		
Goût	0,09 (0,05)	0,20 (0,0001)	0,16 (0,0002)	-0,24 (0,0001)	0,12 (0,0054)	-0,21 (0,0001)	0,37 (0,0001)	0,12 (0,01)	
Défaut de goût	-0,17 (0,0001)	-0,15 (0,0005)	-0,18 (0,0001)	0,35 (0,0001)	-0,03 (0,5352)	0,13 (0,004)	-0,30 (0,0001)	-0,08 (0,06)	0,62 (0,0001)

Tableau 2: Corrélation entre des caractères importants de la qualité des viandes. La ligne supérieure désigne la corrélation entre les caractères pris en considération. Les valeurs en gras correspondent à des corrélations significatives. La ligne inférieure contient les P-values de la comparaison du coefficient de corrélation à zéro. (Huff-Lonergan et al. 2002)

entre eux. Le pH et la température à 45 minutes *p.m* sont de bons indicateurs de la qualité technologique des viandes, et en particulier du PRE mais ils ne prennent pas en compte la complexité des mécanismes régulant les qualités de la viande. Parmi tout les facteurs pouvant entrer en jeu il faut souligner la part importante de variabilité apportée par la variabilité génétique inter et intra-race.

La plupart des études menées l'ont été sur un voir deux facteurs d'ordre environnementaux. Elles mettent en évidence l'influence de certain de ces facteurs sur les critères de qualité mais les résultats sont parfois contradictoires. Les résultats obtenus sont grandement dépendants des interactions entre le génotype, le sexe, le type d'alimentation, le mode d'élevage des animaux et l'ensemble des événements *peri* abattage. Par ailleurs, une étude de Huff-Lonergan *et al.* (2002) met en avant les fortes corrélations qui existent entre les différentes mesures phénotypiques utilisées en tant que marqueur de la qualité des viandes (Tableau 2) (Huff-Lonergan *et al.* 2002). Une modification de l'un de ces critères aura donc un effet sur l'un des autres aspects de la qualité. Globalement il est possible de séparer l'ensemble des facteurs influençant la qualité des viandes en deux groupes, l'un correspondant aux facteurs liés à la production des animaux et l'autre lié au fond génétique des animaux. La deuxième partie de ce mémoire présentera d'une part l'intérêt de l'utilisation des outils de post génomique pour l'étude de la variabilité génétique affectant la qualité des viandes, et d'autre part l'intérêt de ces outils dans une approche non ciblée pour l'étude des différentes voies métaboliques impliquées dans les processus de transformation du muscle en viande.

2. Étude de la variabilité génétique : utilisation des outils de post génomique.

Les caractères de la qualité des viandes sont difficiles à améliorer par les méthodes de sélection traditionnelle basés sur le modèle d'effet polygénique additif infinitésimal utilisant les index de valeur génétique des animaux (Dekkers & Hospital 2002; Gao *et al.* 2007). Ceci est du au fait que leur héritabilité est faible (0,1 à 0,37 si on excepte le taux de LIM) et au fait que les mesures des caractères phénotypiques ne peuvent généralement s'effectuer que *p.m* (Dekkers & Hospital 2002; Gao *et al.* 2007; Otto *et al.* 2007). Ces mesures ne peuvent donc pas être effectuées sur le candidat à la reproduction. Lorsqu'un marqueur ADN est identifié il rend possible la sélection des reproducteurs sur simple typage génétique des animaux. Ce génotypage peut être effectué dès le plus jeune âge rendant possible une présélection des futurs reproducteurs. Ce qui, mené conjointement à un schéma de sélection classique, permet d'optimiser celui-ci et donc d'en alléger le coup financier en se focalisant sur des animaux présélectionnés (Plastow *et al.* 2005).

L'étude de la variabilité du caractère phénotypique entre familles peut mettre en évidence l'existence d'une région chromosomique (QTL ou gène majeur) responsable d'un tel effet. Cette approche par « analyse de ségrégation » a permis de mettre en évidence des gènes à effet majeur sur la qualité de la viande tel que le gène Hal (viandes PSE) et le gène RN (viandes acides) mais également d'autres gènes intervenant dans la teneur en LIM (encore non identifié) ou sur l'odeur des viandes provenant de porc mâle via l'androstérone (de Vries *et al.* 2000).

2.1. Les outils « classiques » de la génétique moléculaire

L'étude de la variabilité génétique peut être menée selon deux approches différentes, l'approche gène candidat physiologique ou candidat fonctionnel et l'approche positionnelle par cartographie génétique de marqueurs ADN (polymorphes) sur le génome (Mullen *et al.* 2006).

2.1.1. Le gène candidat fonctionnel

L'approche gène candidat (physiologique) est basée sur la connaissance de la physiologie et des voies métaboliques impliquées dans le caractère phénotypique mesuré au sein de l'espèce d'intérêt ou par rapprochement avec les connaissances acquises au sein d'autres espèces pour ce même caractère. Cette approche consiste en la recherche de polymorphismes au sein de la structure du gène candidat fonctionnel entre deux populations divergentes pour le caractère d'intérêt, puis sur l'analyse de ségrégation de ce polymorphisme. C'est à dire la recherche d'une association non aléatoire entre un allèle et un niveau de performance du phénotype. Cette étude infirme ou confirme l'influence du gène dans la variabilité du caractère étudié. L'une des limites de cette approche est qu'elle se cantonne par définition aux gènes connus pour avoir un rôle dans la voie physiologique étudiée et que les candidats à étudier peuvent être nombreux. Par contre cette approche a l'avantage de pouvoir détecter des gènes responsables de petites variations phénotypiques (Andersson 2001; Mullen *et al.* 2006).

2.1.2. la recherche de QTL (candidat positionnel)

L'approche positionnelle quant à elle se base sur la recherche et la localisation sur une carte génétique de loci responsables des variations quantitatives mesurées pour un phénotype donné (QTL : Quantitative Trait Locus). Elle consiste en une étude de déséquilibre de liaison entre des marqueurs anonymes répartis sur le génome et le QTL. Cette étude permet de définir une région chromosomique (10 à 20 cM) située à proximité de marqueurs et portant un QTL pour le caractère d'intérêt (Andersson 2001; Dekkers & Hospital 2002; Mullen *et al.* 2006). La précision d'une telle localisation, dépend essentiellement de la densité de marqueurs informatifs disponibles sur la carte génétique et du dispositif expérimental de croisement.

2.1.3. Le candidat positionnel et fonctionnel

Dans la pratique ces deux approches sont combinées en une approche « candidat positionnel-fonctionnel » pour une plus grande efficacité (Gao *et al.* 2007; Mullen *et al.* 2006). La première étape consiste en la recherche et la localisation de QTL, cette localisation devant être la plus fine possible. Lorsqu'un ou plusieurs QTL sont localisés, une analyse de gènes candidats situés dans la région est effectuée (Figure 9). Cette approche est cependant limitée par le manque d'information sur le génome porcin (Andersson & Georges 2004).

Le clonage positionnel du gène RN est un bon exemple de la complémentarité de ces deux approches. Le gène RN est responsable d'un très faible rendement de cuisson de la viande de porc. L'existence d'un gène à effet majeur a été suggéré en 1986 par Naveau, puis confirmé par analyse en ségrégation par Le Roy *et al.* en 1990. Il a été localisé par cartographie à partir de marqueur microsatellites sur le chromosome 15 dans une région de 7 cM. La cartographie physique sur panel d'hybrides irradiés (panel RH) et la comparaison avec la carte humaine ont permis de produire de nouveaux marqueurs microsatellites afin de densifier la région. Ceux-ci ont permis par analyse de déséquilibre de liaison d'affiner la localisation du gène RN, le séquençage de la région puis l'identification du gène (PRKAG3) et de la mutation causale (Milan *et al.* 2000).

2.1.4. Les QTL de la qualité de la viandes

De multiples recherches ont été menées ces dernières années afin de détecter de nouveaux QTL influençant la qualité de la viande et de la carcasse chez le porc. Des marqueurs putatifs affectant la quantité de gras, la croissance, la croissance de muscle, l'épaisseur de gras dorsal en ce qui concerne la qualité de la carcasse ou la couleur, le pH, les LIM en ce qui concerne la qualité de la viande de porc ont été identifiés (Garnier *et al.* 2003). Le nombre de QTL découverts est ainsi passé de 353 en 2000, à 1359 en 2004 et 1922 en 2008. L'ensemble des QTL décrits représente 316 phénotypes différents, dont 332 concernent la qualité de la viande en terme de couleur, texture, goût, odeur, pH et composition en lipides (données du 27/12/2008). Les QTL pour un caractère donné sont trouvés sur de nombreux chromosomes (<http://www.animalgenome.org/QTLdb>) (Figure 10) (Hu *et al.* 2005; Hu *et al.* 2007). La combinaison de différentes approches (étude en ségrégation et détection de QTL) permet la découverte de nouveaux QTL (Sanchez *et al.* 2007), cependant la détection de la mutation causale ou la sélection de gène candidat restent un problème majeur du fait de la taille des QTL détectés (Hu *et al.* 2007; Rothschild *et al.* 2007).

La résolution fine des QTL ainsi que le clonage de candidat positionnel nécessitent d'une part d'augmenter la densité de marqueurs sur la carte génétique et d'autre part de pouvoir affiner ou préciser le phénotype du caractère quantitatif d'intérêt. Une meilleure résolution de la carte génétique porcine pourra être obtenue grâce au séquençage en cours du génome porcin (disponible

mi 2009) et au développement de SNP, permettant ensuite la détection et l'analyse de gène candidat (Fan *et al.* 2008). Des efforts dans ce sens sont développés par plusieurs groupes de travail (Swine Genome Sequencing Consortium : <http://www.animalgenome.org/pigs/genomesequence/> Sino-Danish Pig Genome Project) (Rothschild *et al.* 2007). En ce qui concerne l'obtention de caractère phénotypique plus fin, l'utilisation des outils de post génomiques permet de fournir à haut débit des mesures d'expression de gènes ou de teneur en protéine qui peuvent être considérées comme autant de nouveaux caractères phénotypiques (Rothschild *et al.* 2007).

2.2. Les outils de la post génomique ou génomique fonctionnelle

Les mécanismes moléculaires de la cellule ne sont pas linéaires. Le fait qu'un gène soit transcrit n'implique pas que la protéine (ou les protéines) correspondante soit synthétisée et encore moins que celle-ci soit fonctionnelle. Il faut tenir compte des différents phénomènes d'épissage, de la stabilité moléculaire des ARN transcrits mais également des différents processus de maturation post traductionnelle qui confèrent aux protéines leurs propriétés (site de translocation, activité) et enfin des conditions environnementales physico-chimiques du milieu intra-cellulaire dans lequel se trouve la protéine et dont dépend son activité biochimique.

Les notions de génomique, transcriptomique, protéomique, métabolomique traduisent avant tout un changement d'échelle dans l'étude moléculaire des gènes, de l'expression des gènes en ARN, de la traduction des ARN en protéines. Ces techniques reposent sur des études à haut débit et sur le développement d'outils d'automatisation. L'apparition de ces techniques haut débit a impliqué le développement d'outils informatiques pour le stockage en masse, l'analyse et la gestion de ces données.

L'expression des gènes en ARN, la synthèse de protéines et l'activité biochimique intra-cellulaire sont des événements dynamiques. Ils rendent compte de la complexité des interactions entre le génotype et l'environnement à un instant « t ». Ces données peuvent donc être importantes pour affiner la détection de gène candidat et de mutation causale.

2.2.1. Les principes techniques

2.2.1.1. La Transcriptomique : analyse de l'expression de gènes à haut débit

Les techniques d'analyses du transcriptome, c'est à dire d'analyse du niveau d'expression des gènes dans un tissu donné à un moment donné et dans une condition donnée, reposent sur le principe de l'hybridation moléculaire tel qu'on le trouve dans des techniques comme le Northern blot ou le Southern blot. Dans le cadre d'un Northern blot, les cibles complexes (ARN) sont fixées sur un support solide (membrane de nylon) et hybridées avec une sonde unique correspondant à un fragment radiomarqué du gène dont on souhaite étudier l'expression en terme de

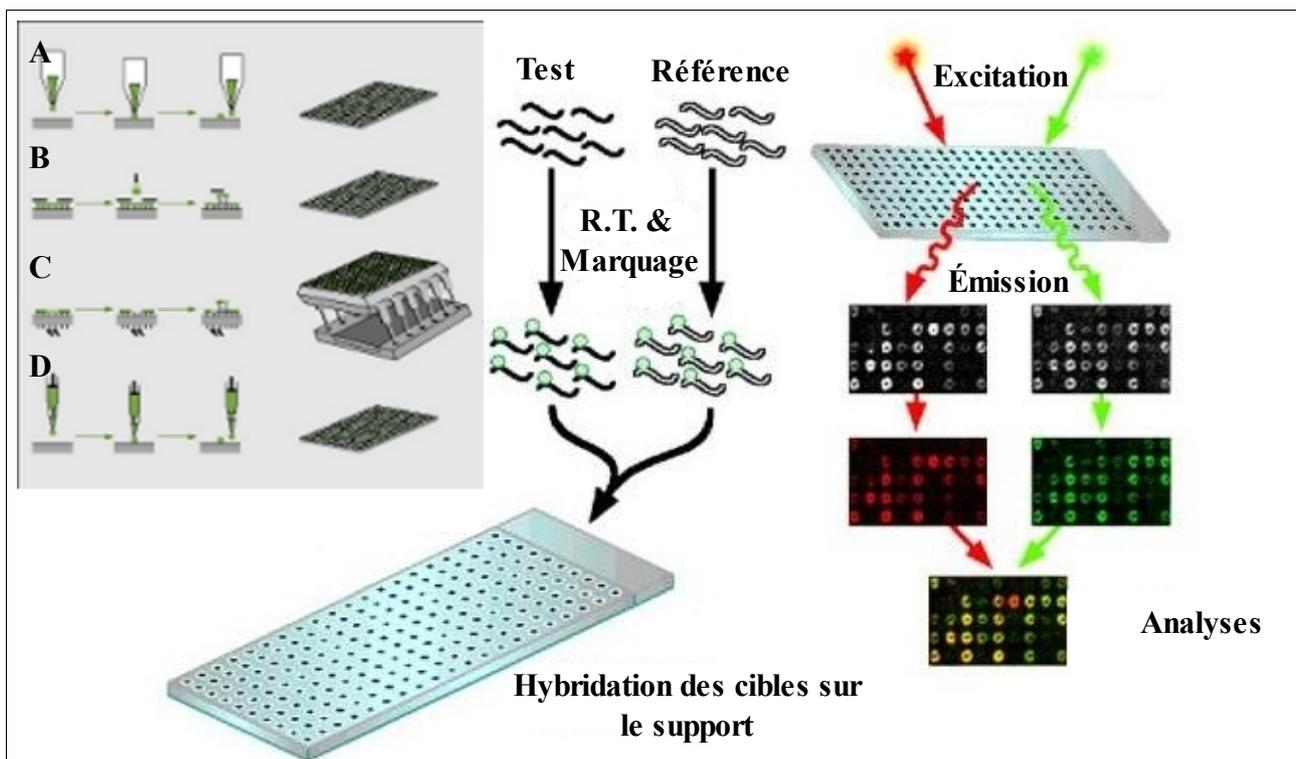


Figure 11: Analyses du transcriptome par hybridation de puces à ADN. Dépôt de sondes ADNc : par capillarité (A) ou par la technique Jet d'encre (D). Dépôt d'oligo sondes : par Photolithogravure (B) ou par synthèse électrochimique (C). (Adapté de https://bioinformatics.cs.vt.edu/~expresso/awards/proposals/NGS_2000/index.html http://www.jle.com/fr/revues/agro_biotech/agr/e-docs/00/00/EB/39/texte_alt_fig2.gif)

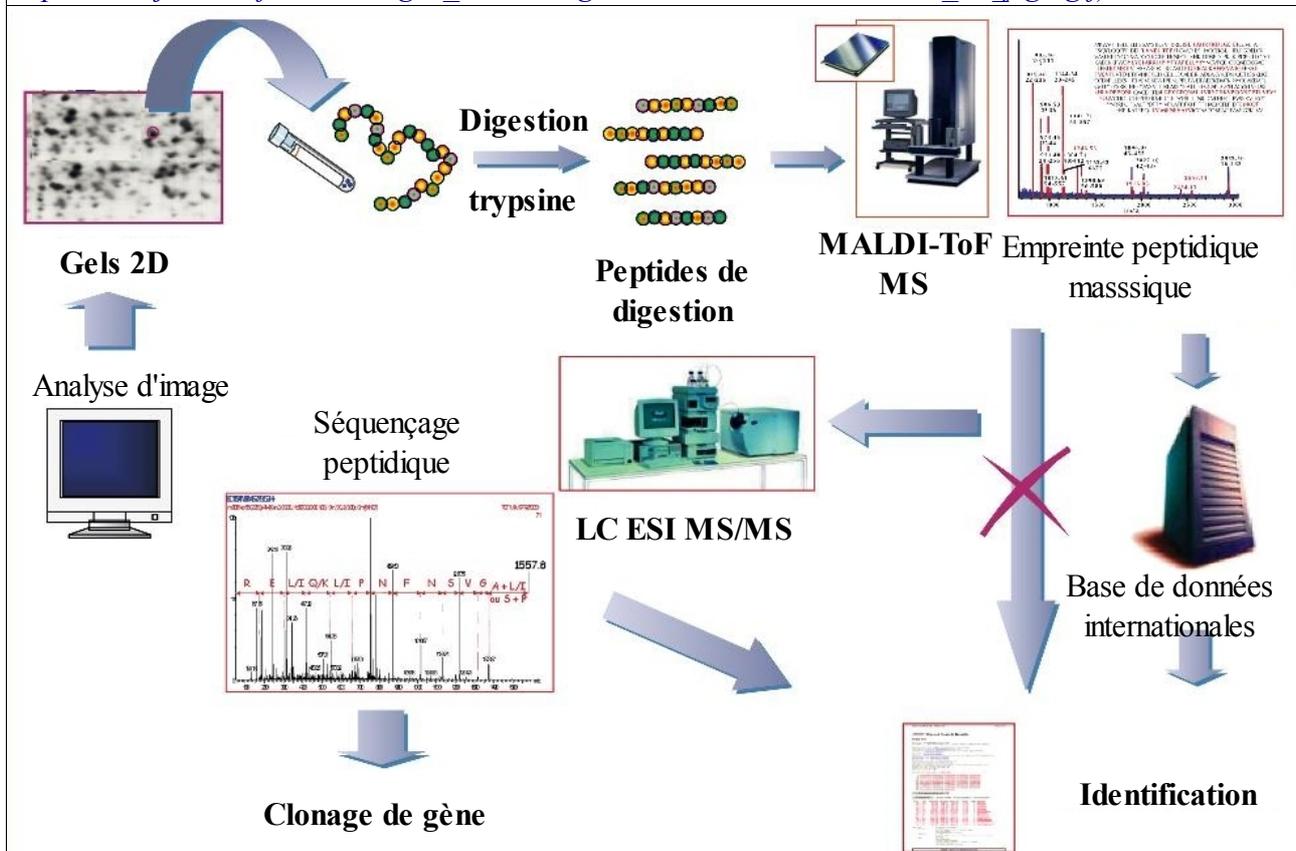


Figure 12: Protéomique « 2D-MS ». Les différentes étapes nécessaires à l'identification de protéines issues d'un échantillon complexe, après leur séparation sur gel d'électrophorèse mono- ou bidimensionnel. (adapté de http://www.jle.com/fr/revues/medecine/mtm/e-docs/00/04/27/74/texte_alt_jlemte00127_gr1.jpg)

quantification et/ou de localisation spatiale et temporelle (divers tissus, diverses conditions physiologiques ou traitements). Au contraire, les techniques d'analyses du transcriptome permettent l'analyse simultanée du niveau d'expression de plusieurs milliers à plusieurs centaines de milliers de gènes (sondes ADNc ou oligo) fixés sur un support solide (membrane de nylon ou lame de verre) dans une condition donnée (un tissu, une condition physiologique, un traitement...) par l'hybridation d'une cible complexe (ARN) marqué radioactivement (nylon) ou à l'aide d'un fluorochrome (Lame de verre) (Figure 11) (Damon *et al.* 2003).

2.2.1.2. Le protéome

L'analyse du protéome se compose de trois étapes. Elle repose sur la séparation bidimensionnelle des protéines, en fonction de leur point iso-électrique puis de leur masse. Le gel obtenu est ensuite révélé par coloration des protéines et numérisé. Il est alors possible d'effectuer une quantification relative des protéines. Les protéines d'intérêts sont ensuite découpées du gel et analysées par spectrométrie de masse (MALDI-ToF ou MS/MS). L'identification des protéines se fait par comparaison des résultats avec une banque de données (Figure 12) (Damon *et al.* 2003).

2.2.2. Variabilité de l'expression génique et protéique

L'utilisation combinée de la localisation de QTL et des outils de post génomique (transcriptome, protéome, métabolome) doit permettre de restreindre le nombre de gènes candidats dans la région concernée (Pomp *et al.* 2004; Wayne & McIntyre 2002). Ces nouvelles données doivent également permettre une meilleure compréhension des mécanismes moléculaires et génétiques gouvernant les aspects de la qualité (Garnier *et al.* 2003).

2.2.2.1. Annotation fonctionnelle de gènes différentiellement exprimés

L'annotation fonctionnelle des gènes différentiellement exprimés via des bases de données dédiées (KEGG, GO) permet l'assignation de processus biologique(s) et moléculaire(s) au caractère d'intérêt. Cela permet d'une part de mettre en évidence des voies physiologiques particulièrement « enrichies », c'est à dire sur-représentées et d'autre part de relier certains gènes différentiellement exprimés au caractère phénotypique étudié. Cette approche permet ainsi d'enrichir les connaissances concernant les différents processus mis en jeu pour un caractère phénotypique donné par l'assignation de nouvelles voies métaboliques et physiologiques et ainsi d'aider à la compréhension des divers mécanismes moléculaires sous tendant ces caractères complexes (Lobjois *et al.* 2008; Muráni *et al.* 2007; Ponsuksili *et al.* 2008b; Ponsuksili *et al.* 2007).

2.2.2.2. Analyse différentielle

Par ailleurs, la localisation (in silico ou sur panel RH) des gènes différentiellement exprimés permet en confrontant cette information avec la localisation des QTL de mettre en évidence une éventuelle co-localisation. Ces gènes co-localisés avec une région QTL sont dès lors des candidats

expressionnels et positionnels. Il est alors possible de produire une liste restreinte de gènes candidats. Cette liste peut ainsi contenir des gènes différentiellement exprimés qui n'auraient pas été choisis comme gène candidat sur la base de leur fonction. Le rôle de ces gènes candidats dans la variabilité du caractère étudié peut alors être infirmé ou confirmée par la recherche de polymorphisme de séquence et l'analyse en ségrégation au sein de populations divergentes pour le caractère d'intérêt. Ce type d'approche a été utilisée pour l'étude de caractères de la qualité des viandes chez le porc (tendreté, couleur de la viande, pH) mais également pour l'étude de caractères de la qualité de la carcasse (Lobjois *et al.* 2008; Wimmers *et al.* 2007).

L'analyse différentielle peut également être appliquée à l'étude du protéome. L'objectif de ce type d'approche étant de mettre en évidence d'une part des protéines différentiellement exprimées dont le profil d'expression serait associé à la qualité de la viande, et d'autre part les différents mécanismes impliqués dans la transformation du muscle en viande. Cette approche non ciblée peut ainsi révéler l'apparition de formes de dégradations protéiques (modification de poids moléculaire ou de point isoélectrique), ou bien l'apparition de protéines sur les gels consécutive à un relâchement de structures protéiques. Ainsi il est possible d'identifier les effets des facteurs environnementaux *peri mortem* sur la structure protéique de la viande et d'en identifier les mécanismes (Morzel *et al.* 2004). Cette approche a également l'avantage de ne pas se focaliser sur un type de voie métabolique, et de pouvoir cibler certains compartiments cellulaires. Ainsi ce type d'approche a été utilisé pour étudier les différences de tendreté de la viande de porc au niveau du protéome sarcoplasmique. Cette étude a permis de mettre en évidence une surexpression de protéines impliquées dans la synthèse protéique et de protéines impliquées dans la prolifération et la différenciation des adipocytes dans les viandes tendres, ainsi qu'une surexpression de protéines impliquées dans le métabolisme énergétique dans les viandes plus fermes (Laville *et al.* 2007).

2.2.2.3. La recherche de eQTL

Les données d'expression géniques issues des analyses du transcriptome peuvent être considérées comme autant de sous-phénotypes moléculaires des caractères physiologiques (macroscopiques) classiquement utilisés dans la recherche de QTL. Ils peuvent donc être utilisés pour la détection de QTL d'expression (eQTL). Ces eQTL sont des régions chromosomiques contenant au moins un gène responsable des variations d'expression observées entre deux génotypes. La comparaison de la localisation de ces eQTL avec la localisation des gènes différentiellement exprimés permet de distinguer deux types de eQTL. Lorsque le gène différentiel est localisé physiquement dans une région eQTL cette région est désignée comme Cis-eQTL. Lorsque la localisation d'un gène différentiellement exprimé ne coïncide pas avec la localisation de eQTL cette région est désignée comme Trans-eQTL. Cette désignation Cis ou Trans se base sur le mode de régulation

transcriptionnelle du gène (Schadt *et al.* 2003). La comparaison de la localisation des eQTL et des QTL phénotypiques (pQTL) permet alors de mettre en évidence des régions co-localisant e-QTL et pQTL. Ces régions chromosomiques contrôlent non seulement la variabilité du caractère phénotypique mais également la variabilité de l'expression génique. L'intégration des données pQTL et eQTL permet alors de déterminer un ordre de priorité dans l'analyse des gènes candidats en se focalisant sur des gènes candidats fonctionnels positionnels régulé en Cis. Dans une étude concernant le pouvoir de rétention en eau de la viande de porc, cette approche a permis d'établir une liste de 8 gènes candidats inclus dans des Cis-eQTL (Ponsuksili *et al.* 2008a).

2.2.2.4. Recherche de prédicteurs de la qualité des viandes.

La recherche de prédicteurs ou biomarqueurs de la qualité de la viande est un point important pour la filière. L'utilisation de marqueurs génétiques (ADN) associés aux programmes de sélection a pour objectif d'améliorer le fond génétique des animaux, notamment pour l'élimination d'allèles indésirables (Hal, RN-) (Mullen *et al.* 2006). L'utilisation de marqueurs génétiques dans le cadre d'une sélection positive d'allèle (introgression) peut également s'avérer intéressante. C'est le cas en particulier pour la mutation I199V du gène *rn+* PRKAG3, mutation qui induit une amélioration de la qualité de la viande par un pHu plus élevé, une couleur plus sombre ainsi qu'une moindre perte en eau (Otto *et al.* 2007). Cette sélection génétique au niveau de la production d'animaux, donc des reproducteurs a pour objectif de diminuer la variabilité génétique des animaux.

Cependant la recherche de biomarqueurs ne se limite pas à la sélection de reproducteurs, mais doit également être envisagée dans le cadre de la prédiction de qualité de la viande. Celle-ci doit pouvoir prendre en compte le caractère multifactoriel de la qualité des viandes et en particulier l'effet de l'environnement *peri mortem*, afin d'orienter au mieux les carcasses vers le type de transformation le plus approprié (Ramos *et al.* 2008).

Des études ont montré que l'utilisation d'ARN de muscle squelettique *p.m* était possible à des fins de mesure d'expression génique (PCRQ ou micro array). Chez l'homme la qualité des ARN permet l'utilisation de ceux ci pour quantifier l'expression génique jusqu'à 46 h *p.m*. Chez les bovins malgré une dégradation des ARN totaux la quantification de certains gènes est encore possible jusqu'à 22 jours *p.m*. Chez le porc, il semble que la qualité des ARN extraits dans les 24h *p.m* permet leur utilisation pour la quantification d'expression génique. Il est donc possible de prélever en abattoir en condition réelles des échantillons de tissus permettant l'extraction d'ARN afin d'effectuer une mesure d'expression génique (Fontanesi *et al.* 2008). Ce qui a l'avantage de rendre compte non seulement du fond génétique des animaux, mais également de l'interaction de celui ci avec les facteurs environnementaux intervenant sur la qualité des viandes, conditions d'élevage mais aussi et surtout stress et conditions *peri mortem*. Il serait donc possible de se baser sur le niveau

d'expression de certains gènes afin d'en faire des prédictors de qualité des viandes.

Ce développement de prédictors biologiques peut également se baser sur les études menées en protéomique. Il est possible de mettre en évidence des protéines dont la présence, le niveau d'expression ou de dégradation est corrélé avec un caractère donné. Des candidats marqueurs protéiques ont été trouvés pour les caractères de la tendreté de la viande de porc, 8 protéines sont surreprésentées dans la viande tendre et 6 protéines surreprésentées dans le groupe de viande plus ferme (Laville *et al.* 2007). De la même manière 3 protéines dont le niveau de présence est significativement corrélé au pouvoir de rétention en eau ont été trouvées (van de Wiel & Zhang 2007).

Les outils de la génomique fonctionnelle permettent de travailler sans se focaliser sur un nombre restreint de gènes ou de processus physiologiques. Par conséquent cette approche plus globale a l'avantage de pouvoir révéler de nouveaux gènes candidat, ou d'identifier de nouveaux prédictors de la qualité des viandes.

Conclusion

La qualité des viandes dépend de multiples facteurs environnementaux et génétiques. L'amélioration de ces caractéristiques doit passer par une diminution de la variabilité due au génotype. Ainsi, lorsque la part de variabilité expliquée par des facteurs génétiques sera réduite, il sera possible d'optimiser les conditions environnementales afin d'obtenir au final un produit le plus homogène possible pour le transformateur. Les outils de génétique moléculaire ont permis de mettre en évidence des gènes à effet majeur (Hal, RN...) permettant ainsi de réduire l'incidence de certains défauts de qualité par génotypage des animaux reproducteurs et élimination des allèles défavorables. Cependant une variabilité importante dans la qualité des viandes subsiste. Il s'avère donc nécessaire d'une part d'identifier les loci ou gènes responsables de cette variabilité, et d'autre part de trouver des prédictors de la qualité des viandes.

Cette identification passe par une approche globale et par l'intégration des données issues de la post génomique pour aboutir à la localisation fine des QTL et la détection de gènes responsables de variation phénotypique chez les animaux d'élevage. Cette approche de biologie intégrative doit également permettre d'accroître les connaissances des voies métaboliques impliquées dans la qualité des viandes.

Toutes ces avancées nécessitent cependant la densification des cartes génétiques par le développement de nouveaux marqueurs. Pour cela il faut pouvoir accéder à la séquence génomique

du porc. Les outils de séquençage nouvellement développés ouvrent de nouvelles perspectives en terme de séquençage (Wiedmann *et al.* 2008), mais également en terme de typage et même en terme d'expression différentielle. En accédant ainsi à des plateformes de séquençage et de typage haut débit, il est alors possible de développer rapidement des outils permettant la localisation fine de QTL en une seule étape par le génotypage haut débit sur puce.

Le dernier point critique étant alors l'annotation du génome, mais la comparaison des structures chromosomique entre génome de porc et génome humain devrait permettre dans un premier temps de pouvoir définir des zones conservées et de se baser sur celles ci pour déterminer des gènes candidats positionnels.

L'utilisation de données d'expression combinée à une méta analyse de donnée QTL et l'étude comparée des structures chromosomiques entre porc et humain afin de diminuer la (les) région(s) d'intérêt devrait permettre d'accélérer la découverte et la mise en place de marqueurs génétiques lié à la la qualité des viandes (Jennen *et al.* 2007; van der Steen *et al.* 2005). En utilisant l'ensemble de ces outils, les sélectionneurs devraient être à même de développer des animaux fournissant une viande de qualité homogène , voire des animaux dédiés à un type de transformation ou de marché.

Références Bibliographiques

- Alonso, V., Campo, M. D. M., Español, S., Roncalés, P. & Beltrán, J.A. (2009). Effect of crossbreeding and gender on meat quality and fatty acid composition in pork. *Meat Science*, 81, 209-217.
- Andersson, L. (2001). Genetic dissection of phenotypic diversity in farm animals. *Nature reviews. Genetics*, 2, 130-138.
- Andersson, L. & Georges, M. (2004). Domestic-animal genomics: deciphering the genetics of complex traits. *Nature reviews. Genetics*, 5, 202-212.
- Apple, J. K. (2007). Effects of nutritional modifications on the water-holding capacity of fresh pork: a review. *Journal of animal breeding and genetics*, 124, 43-58.
- Bee, G., Anderson, A. L., Lonergan, S. M. & Huff-Lonergan, E. (2007). Rate and extent of pH decline affect proteolysis of cytoskeletal proteins and water-holding capacity in pork. *Meat Science*, 76, 359-365.
- Bee, G., Biolley, C., Guex, G., Herzog, W., Lonergan, S. M. & Huff-Lonergan, E. (2006). Effects of available dietary carbohydrate and preslaughter treatment on glycolytic potential, protein degradation, and quality traits of pig muscles. *Journal of animal science*, 84, 191-203.
- Bertram, H. C., Schäfer, A., Rosenvold, K. & Andersen, H.J. (2004). Physical changes of significance for early post mortem water distribution in porcine *M. longissimus*. *Meat Science*, 66, 915-924.
- Cannon, J. E., Morgan, J. B., Schmidt, G. R., Tatum, J. D., Sofos, J. N., Smith, G. C., Delmore, R. J. & Williams, S.N. (1996). Growth and fresh meat quality characteristics of pigs supplemented with vitamin E. *Journal of animal science*, 74, 98-105.
- Carr, C. C., Morgan, J. B., Berg, E. P., Carter, S. D. & Ray, F.K. (2006). Growth performance, carcass composition, quality, and enhancement treatment of fresh pork identified through deoxyribonucleic acid marker-assisted selection for the Rendement Napole gene. *Journal of animal science*, 84, 910-917.
- Damon, M., Oswald, I. P., Luron, I. & Hatey, F. (2003). Apport des nouveaux outils de la post-génomique aux recherches en physiologie chez le porc. *Journées de la Recherche Porcine*, 35, 339-354.
- de Vries, A. G., Faucitano, L., Sosnicki, A. & Plastow, G.S. (2000). The use of gene technology for optimal development of pork meat quality. *Food Chemistry*, 69, 397-405.
- Dekkers, J. C. M. & Hospital, F. (2002). The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations. *Nature reviews. Genetics*, 3, 22-32.
- Enfält, A. C., Lundström, K., Hansson, I., Johansen, S. & Nyström, P.E. (1997). Comparison of non-carriers and heterozygous carriers of the RN- allele for carcass composition, muscle distribution and technological meat quality in Hampshire-sired pigs. *Livestock Production Science*, 47, 221-229.
- Fan, B., Glenn, K. L., Geiger, B., Mileham, A. & Rothschild, M. (2008). Investigation of QTL regions on Chromosome 17 for genes associated with meat color in the pig. *Journal of animal breeding and genetics*, 125, 240-247.
- Fernandez, X., Monin, G., Talmant, A., Mourot, J. & Lebret, B. (1999). Influence of intramuscular fat content on the quality of pig meat -- 1. Composition of the lipid fraction and sensory characteristics of *m. longissimus lumborum*. *Meat Science*, 53, 59-65.
- Fischer, K. (2007). Drip loss in pork: influencing factors and relation to further meat quality traits. *Journal of animal breeding and genetics*, 124, 12-18.
- Fontanesi, L., Colombo, M., Beretti, F. & Russo, V. (2008). Evaluation of post mortem stability of porcine skeletal muscle RNA. *Meat Science*, 80, 1345-1351.
- Gao, Y., Zhang, R., Hu, X. & Li, N. (2007). Application of genomic technologies to the improvement of meat quality of farm animals. *Meat Science*, 77, 36-45.

- Garnier, P., Klont, R. & Plastow, G. (2003). The potential impact of current animal research on the meat industry and consumer attitudes towards meat. *Meat Science*, *63*, 79-88.
- Goll, D. E., Thompson, V. F., Li, H., Wei, W. & Cong, J. (2003). The calpain system. *Physiological reviews*, *83*, 731-801.
- Hambrecht, E., Eissen, J. J., Newman, D. J., Smits, C. H. M., den Hartog, L. A. & Verstegen, M.W.A. (2005). Negative effects of stress immediately before slaughter on pork quality are aggravated by suboptimal transport and lairage conditions. *Journal of animal science*, *83*, 440-448.
- Hansen, L. L., Claudi-Magnussen, C., Jensen, S. K. & Andersen, H.J. (2006). Effect of organic pig production systems on performance and meat quality. *Meat Science*, *74*, 605-615.
- Hocquette, J. F., Ortigues-Marty, I., Damon, M., Herpin, P. & Geay, Y. (2000). Métabolisme énergétique des muscles squelettiques chez les animaux producteurs de viande. *INRA Productions Animales*, *13*, 185-200.
- Hocquette, J. F., Ortigues-Marty, I., Pethick, D., Herpin, P. & Fernandez, X. (1998). Nutritional and hormonal regulation of energy metabolism in skeletal muscles of meat-producing animals. *Livestock Production Science*, *56*, 115-143.
- Hu, Z., Dracheva, S., Jang, W., Maglott, D., Bastiaansen, J., Rothschild, M. F. & Reecy, J.M. (2005). A QTL resource and comparison tool for pigs: PigQTLDB. *Mammalian genome : official journal of the International Mammalian Genome Society*, *16*, 792-800.
- Hu, Z., Fritz, E. R. & Reecy, J.M. (2007). AnimalQTLdb: a livestock QTL database tool set for positional QTL information mining and beyond. *Nucl. Acids Res*, *35*, D604-609.
- Huff-Lonergan, E. & Lonergan, S.M. (2005). Mechanisms of water-holding capacity of meat: The role of postmortem biochemical and structural changes. *Meat Science*, *71*, 194-204.
- Huff-Lonergan, E. & Lonergan, S.M. (2007). New frontiers in understanding drip loss in pork: recent insights on the role of postmortem muscle biochemistry. *Journal of animal breeding and genetics*, *124*, 19-26.
- Huff-Lonergan, E., Baas, T. J., Malek, M., Dekkers, J. C., Prusa, K. & Rothschild, M.F. (2002). Correlations among selected pork quality traits. *Journal of animal science*, *80*, 617-627.
- Jakobsen, K. (1999). Dietary modifications of animal fats: status and future perspectives. *Lipid - Fett*, *101*, 475-483.
- Jennen, D. G. J., Brings, A. D., Liu, G., Jüngst, H., Tholen, E., Jonas, E., Tesfaye, D., Schellander, K. & Phatsara, C. (2007). Genetic aspects concerning drip loss and water-holding capacity of porcine meat. *Journal of animal breeding and genetics*, *124*, 2-11.
- Jeremiah, L. E., Gibson, J. P., Gibson, L. L., Ball, R. O., Aker, C. & Fortin, A. (1999). The influence of breed, gender, and PSS (Halothane) genotype on meat quality, cooking loss, and palatability of pork. *Food research international (Ottawa, Ont.)*, *32*, 59-71.
- Kristensen, L. & Purslow, P.P. (2001). The effect of ageing on the water-holding capacity of pork: role of cytoskeletal proteins. *Meat Science*, *58*, 17-23.
- Lammens, V., Peeters, E., Maere, H. D., Mey, E. D., Paelinck, H., Leyten, J. & Geers, R. (2007). A survey of pork quality in relation to pre-slaughter conditions, slaughterhouse facilities, and quality assurance. *Meat Science*, *75*, 381-387.
- Laville, E., Sayd, T., Terlouw, C., Chambon, C., Damon, M., Larzul, C., Leroy, P., Glénisson, J. & Chérel, P. (2007). Comparison of sarcoplasmic proteomes between two groups of pig muscles selected for shear force of cooked meat. *Journal of agricultural and food chemistry*, *55*, 5834-41.
- Lawson, M. A. (2004). The role of integrin degradation in post-mortem drip loss in pork. *Meat Science*, *68*, 559-566.
- Leach, L. M., Ellis, M., Sutton, D. S., McKeith, F. K. & Wilson, E.R. (1996). The growth performance, carcass characteristics, and meat quality of halothane carrier and negative pigs. *Journal of animal science*, *74*, 934-943.

- Lebret, B. (2004). Conséquences de la rationalisation de la production porcine sur les qualités des viandes. *INRA Productions Animales*, 17, 79-91.
- Lebret, B., Lefaucheur, L. & Mourot, J. (1999). La qualité de la viande de porc. Influence des facteurs d'élevage non génétiques sur les caractéristiques du tissu musculaire. *INRA Productions Animales*, 12, 11-28.
- Lobjois, V., Liaubet, L., SanCristobal, M., Glénisson, J., Fève, K., Rallières, J., Le Roy, P., Milan, D., Cherel, P. & Hatey, F. (2008). A muscle transcriptome analysis identifies positional candidate genes for a complex trait in pig. *Animal genetics*, 39, 147-62.
- Lonergan, S. M., Huff-Lonergan, E., Rowe, L. J., Kuhlert, D. L. & Jungst, S.B. (2001). Selection for lean growth efficiency in Duroc pigs influences pork quality. *Journal of animal science*, 79, 2075-2085.
- Lonergan, S. M., Stalder, K. J., Huff-Lonergan, E., Knight, T. J., Goodwin, R. N., Prusa, K. J. & Beitz, D.C. (2007). Influence of lipid content on pork sensory quality within pH classification. *Journal of animal science*, 85, 1074-1079.
- Maddock Carlin, K. R., Huff-Lonergan, E., Rowe, L. J. & Lonergan, S.M. (2006). Effect of oxidation, pH, and ionic strength on calpastatin inhibition of {micro}- and m-calpain. *Journal of animal science*, 84, 925-937.
- Maddock, K. R., Huff-Lonergan, E., Rowe, L. J. & Lonergan, S.M. (2005). Effect of pH and ionic strength on {micro}- and m-calpain inhibition by calpastatin. *Journal of animal science*, 83, 1370-1376.
- Melody, J. L., Lonergan, S. M., Rowe, L. J., Huiatt, T. W., Mayes, M. S. & Huff-Lonergan, E. (2004). Early postmortem biochemical factors influence tenderness and water-holding capacity of three porcine muscles. *Journal of animal science*, 82, 1195-1205.
- Milan, D., Jeon, J. T., Looft, C., Amarger, V., Robic, A., Thelander, M., Rogel-Gaillard, C., Paul, S., Iannuccelli, N., Rask, L., Ronne, H., Lundström, K., Reinsch, N., Gellin, J., Kalm, E., Roy, P. L., Chardon, P. & Andersson, L. (2000). A mutation in PRKAG3 associated with excess glycogen content in pig skeletal muscle. *Science*, 288, 1248-51.
- Monin, G. (2003). Abattage des porcs et qualités des carcasses et des viandes. *INRA Productions Animales*, 16, 251-262.
- Morzell, M., Chambon, C., Hamelin, M., Santé-Lhoutellier, V., Sayd, T. & Monin, G. (2004). Proteome changes during pork meat ageing following use of two different pre-slaughter handling procedures. *Meat Science*, 67, 689-696.
- Mullen, A. M., Stapleton, P. C., Corcoran, D., Hamill, R. & White, A. (2006). Understanding meat quality through the application of genomic and proteomic approaches. *Meat Science*, 74, 3-16.
- Muráni, E., Murániová, M., Ponsuksili, S., Schellander, K. & Wimmers, K. (2007). Identification of genes differentially expressed during prenatal development of skeletal muscle in two pig breeds differing in muscularity. *BMC developmental biology*, 7, 109.
- Nanni Costa, L., Lo Fiego, D. P., Dall'Olio, S., Davoli, R. & Russo, V. (2002). Combined effects of pre-slaughter treatments and lairage time on carcass and meat quality in pigs of different halothane genotype. *Meat Science*, 61, 41-47.
- Olsson, V. & Pickova, J. (2005). The influence of production systems on meat quality, with emphasis on pork. *Ambio*, 34, 338-43.
- Otto, G., Roehe, R., Looft, H., Thoelking, L., Knap, P. W., Rothschild, M. F., Plastow, G. S. & Kalm, E. (2007). Associations of DNA markers with meat quality traits in pigs with emphasis on drip loss. *Meat Science*, 75, 185-195.
- Plastow, G. S., Carrión, D., Gil, M., Garci[combing acute accent]a-Regueiro, J., i Furnols, M. F., Gispert, M., Oliver, M. A., Velarde, A., Guàrdia, M. D., Hortós, M., Rius, M. A., Sárraga, C., DI[combing acute accent]az, I., Valero, A., Sosnicki, A., Klont, R., Dornan, S., Wilkinson, J. M., Evans, G., Sargent, C., Davey, G., 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 Science*, *70*, 409-421.
- Pomp, D., Allan, M. F. & Wesolowski, S.R. (2004). Quantitative genomics: exploring the genetic architecture of complex trait predisposition. *Journal of animal science*, *82 E-Suppl*, E300-312.
- Ponsuksili, S., Jonas, E., Murani, E., Phatsara, C., Srikanthai, T., Walz, C., Schwerin, M., Schellander, K. & Wimmers, K. (2008a). Trait correlated expression combined with expression QTL analysis reveals biological pathways and candidate genes affecting water holding capacity of muscle. *BMC genomics*, *9*, 367.
- Ponsuksili, S., Murani, E., Phatsara, C., Jonas, E., Walz, C., Schwerin, M., Schellander, K. & Wimmers, K. (2008b). Expression profiling of muscle reveals transcripts differentially expressed in muscle that affect water-holding capacity of pork. *Journal of agricultural and food chemistry*, *56*, 10311-7.
- Ponsuksili, S., Murani, E., Walz, C., Schwerin, M. & Wimmers, K. (2007). Pre- and postnatal hepatic gene expression profiles of two pig breeds differing in body composition: insight into pathways of metabolic regulation. *Physiological genomics*, *29*, 267-79.
- Ramos, A. M., Glenn, K. L., Serenius, T. V., Stalder, K. J. & Rothschild, M.F. (2008). Genetic markers for the production of US country hams. *Journal of animal breeding and genetics*, *125*, 248-257.
- Rosenvold, K. & Andersen, H.J. (2003). Factors of significance for pork quality--a review. *Meat Science*, *64*, 219-237.
- Rosenvold, K., Lærke, H. N., Jensen, S. K., Karlsson, A. H., Lundström, K. & Andersen, H.J. (2002). Manipulation of critical quality indicators and attributes in pork through vitamin E supplementation, muscle glycogen reducing finishing feeding and pre-slaughter stress. *Meat Science*, *62*, 485-496.
- Rosenvold, K., Petersen, J. S., Lwerke, H. N., Jensen, S. K., Therkildsen, M., Karlsson, A. H., Moller, H. S. & Andersen, H.J. (2001). Muscle glycogen stores and meat quality as affected by strategic finishing feeding of slaughter pigs. *Journal of animal science*, *79*, 382-391.
- Rothschild, M. F., Hu, Z. & Jiang, Z. (2007). Advances in QTL mapping in pigs. *International journal of biological sciences*, *3*, 192-7.
- Ryu, Y. C., Choi, Y. M., Lee, S. H., Shin, H. G., Choe, J. H., Kim, J. M., Hong, K. C. & Kim, B.C. (2008). Comparing the histochemical characteristics and meat quality traits of different pig breeds. *Meat Science*, *80*, 363-369.
- Sanchez, M., Iannuccelli, N., Basso, B., Bidanel, J., Billon, Y., Gandemer, G., Gilbert, H., Larzul, C., Legault, C., Riquet, J., Milan, D. & Le Roy, P. (2007). Identification of QTL with effects on intramuscular fat content and fatty acid composition in a Duroc x Large White cross. *BMC Genetics*, *8*, 55.
- Schadt, E. E., Monks, S. A., Drake, T. A., Lusk, A. J., Che, N., Colinayo, V., Ruff, T. G., Milligan, S. B., Lamb, J. R., Cavet, G., Linsley, P. S., Mao, M., Stoughton, R. B. & Friend, S.H. (2003). Genetics of gene expression surveyed in maize, mouse and man. *Nature*, *422*, 297-302.
- Schäfer, A., Rosenvold, K., Purslow, P. P., Andersen, H. J. & Henckel, P. (2002). Physiological and structural events post mortem of importance for drip loss in pork. *Meat Science*, *61*, 355-366.
- Scheffler, T. L. & Gerrard, D.E. (2007). Mechanisms controlling pork quality development: The biochemistry controlling postmortem energy metabolism. *Meat Science*, *77*, 7-16.
- Sellier, P., Bouix, J., Renand, G. & Molénat, M. (1992). Les objectifs et les critères de sélection : Les aptitudes bouchères : croissance, efficacité alimentaire et qualité de la carcasse.. *INRA*

Productions Animales, Hors série 1992 - Eléments de génétique quantitative et application aux populations animales, 147-159.

- Stalder, K. J., Maya, J., Christian, L. L., Moeller, S. J. & Prusa, K.J. (1998). Effects of preslaughter management on the quality of carcasses from porcine stress syndrome heterozygous market hogs. *Journal of animal science*, 76, 2435-2443.
- Terlouw, C., Berne, A. & Astruc, T. (2008). Effect of rearing and slaughter conditions on behaviour, physiology and meat quality of Large White and Duroc-sired pigs. *Livestock Science, In Press, Corrected Proof*, -.
- van de Wiel, D. F. & Zhang, W.L. (2007). Identification of pork quality parameters by proteomics. *Meat Science*, 77, 46-54.
- van der Giessen, J., Fonville, M., Bouwknecht, M., Langelaar, M. & Vollema, A. (2007). Seroprevalence of *Trichinella spiralis* and *Toxoplasma gondii* in pigs from different housing systems in The Netherlands. *Veterinary parasitology*, 148, 371-374.
- van der Steen, H. A. M., Prall, G. F. W. & Plastow, G.S. (2005). Application of genomics to the pork industry. *J. Anim Sci*, 83, E1-8.
- Wayne, M. L. & McIntyre, L.M. (2002). Combining mapping and arraying: An approach to candidate gene identification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 14903-6.
- Wiedmann, R. T., Smith, T. P. L. & Nonneman, D.J. (2008). SNP discovery in swine by reduced representation and high throughput pyrosequencing. *BMC genetics*, 9, 81.
- Wimmers, K., Murani, E., Te Pas, M. F. W., Chang, K. C., Davoli, R., Merks, J. W. M., Henne, H., Muraniová, M., da Costa, N., Harlizius, B., Schellander, K., Böll, I., Braglia, S., de Wit, A. A. C., Cagnazzo, M., Fontanesi, L., Prins, D. & Ponsuksili, S. (2007). Associations of functional candidate genes derived from gene-expression profiles of prenatal porcine muscle tissue with meat quality and muscle deposition. *Animal genetics*, 38, 474-84.
- Zhang, S., Knight, T. J., Stalder, K. J., Goodwin, R. N., Lonergan, S. M. & Beitz, D.C. (2007). Effects of breed, sex, and halothane genotype on fatty acid composition of pork longissimus muscle. *Journal of animal science*, 85, 583-591.
- Zhang, W. G., Lonergan, S. M., Gardner, M. A. & Huff-Lonergan, E. (2006). Contribution of postmortem changes of integrin, desmin and μ -calpain to variation in water holding capacity of pork. *Meat Science*, 74, 578-585.
- Zhang, W., Kuhlers, D. L. & Rempel, W.E. (1992). Halothane gene and swine performance. *Journal of animal science*, 70, 1307-1313.

Résumé

Une viande de qualité est un produit qui reçoit l'acceptation du consommateur (particulier ou industriel). Elle doit donc correspondre au souhait et besoin de celui-ci. La qualité des viandes regroupe : la qualité d'image associée à la production de viande, la qualité sanitaire, nutritionnelle, sensorielle et technologique. Il est possible de séparer l'ensemble des facteurs influençant la qualité des viandes en deux groupes, l'un correspondant aux facteurs environnementaux (techniques d'élevage, alimentation, conditions de transport et d'abattage) et l'autre lié au fond génétique des animaux. De nombreuses études ont mis en évidence la complexité des interactions existants entre les facteurs environnementaux et génétiques, et régulant la qualité des viandes. Il est possible d'améliorer la qualité technologique des viandes en optimisant les conditions d'élevage et les conditions péri abattage. Cependant le mode d'action et d'influence de ces facteurs sur les critères de qualité demeure assez mal compris. Les outils de post-génomique offrent la possibilité d'observer les influences de ces différents facteurs au niveau moléculaire et ainsi de permettre une meilleure compréhension des mécanismes moléculaires et génétiques gouvernant les aspects de la qualité. L'identification et la mise en place de marqueurs génétiques liés à la la qualité des viandes devraient permettre d'améliorer notablement la sélection des animaux et donc d'augmenter la qualité de la viande de porc. Ces nouveaux outils offrent également la possibilité de mettre en place de nouveaux marqueurs biologiques prédicteurs de la qualité des viandes.

Abstract

Meat Quality is the quality of meat that is acceptable to consumers. It's providing consumers and manufacturers with what they want. Quality attributes includes factors such as environmental consideration and animal welfare, food safety, palatability (appearance, juiciness, tenderness, and flavour), nutritional value and technological factors. The quality of raw pig meat is influenced by a large number of genetic and non-genetic factors including farm, transport, slaughter and processing conditions. Meat scientists have performed a substantial amount of research on these factors. Most of this factors (including genetic factor) interact with each other in relation to pork quality. Production and slaughter factors can be used to control technological quality traits. However, influence of production, peri and post mortem factors on pork quality and biological pathways controlling technological meat quality are misunderstood. Functional genomics, provides new opportunities for understanding the molecular processes in muscle and how these influence its conversion to meat. These tools can lead to identify genes associated with variation in meat quality, and to then develop genetic tools that could be utilized to improve this quality. Else, both the selective breeding of pigs and the use of gene technology can play an important role in enhancing pork quality. Moreover, DNA and protein technology can also be used for the prediction of quality traits.