Variabilité génétique du potentiel glycolytique du muscle chez le porc

Catherine Larzul, Pascale P. Le Roy, Gabriel Monin, Pierre Sellier

▶ **To cite this version:**

Catherine Larzul, Pascale P. Le Roy, Gabriel Monin, Pierre Sellier. Variabilité génétique du potentiel glycolytique du muscle chez le porc. Productions Animales, 1998, 11 (3), pp.183-197. hal-02698895

HAL Id: hal-02698895
https://hal.inrae.fr/hal-02698895v1

Submitted on 1 Jun 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.

INRA Prod. Anim.,
1998, 11 (3), 183-197

C. LARZUL, P. LE ROY, G. MONIN, P. SELLIER*

INRA Station de Génétique Quantitative et Appliquée, 78352 Jouy-en-Josas Cedex

** INRA Station de Recherches sur la Viande, Theix, 63122 Saint-Genès-Champanelle*

Variabilité génétique du potentiel glycolytique du muscle chez le porc

Parmi les facteurs explicatifs des variations des qualités de la viande de porc, la cinétique de la chute du pH musculaire *post mortem* joue un rôle important. Cette cinétique est classiquement décrite par deux paramètres : la vitesse de la chute de pH, appréciée par le pH mesuré dans l'heure qui suit l'abattage, et l'amplitude de la chute de pH, appréciée par le pH ultime de la viande mesuré le lendemain de l'abattage. Les recherches conduites sur la variabilité de cette amplitude de la chute de pH ont donné naissance à la notion de potentiel glycolytique du muscle, défini comme un estimateur de la teneur en glycogène musculaire chez l'animal vivant.

Pendant de nombreuses années, la grande majorité des travaux consacrés à la qualité de la viande de porc ont été centrés sur le syndrome des viandes exsudatives (en anglais, PSE : *pale, soft, exudative*). Il est établi de longue date que c'est une anomalie de la vitesse de chute du pH musculaire qui est impliquée dans l'apparition de ce défaut, caractérisé par des valeurs anormalement basses du pH mesuré 45-60 minutes après la saignée. Les connaissances acquises sur la sensibilité à l'halothane et plus récemment sur le gène du récepteur à la ryanodine permettent aujourd'hui de maîtriser le défaut PSE sur le plan génétique.

Cependant, le modèle « PSE-halothane » ne rend pas compte de toutes les variations rencontrées en matière de qualité de la viande de porc. L'amplitude de la chute de pH, appréciée par la valeur du pH ultime mesurée classiquement 24 heures après l'abattage, intervient également. Dès les années 1960, le rôle important joué par le pH ultime dans la détermination de certains caractères de qualité de la viande (perte de poids à la cuisson, couleur, pouvoir de rétention d'eau) avait été démontré, notamment par des travaux réalisés en France (Ollivier et Meslé 1963, Charpentier *et al* 1971, Jacquet et Ollivier 1971). L'intérêt des chercheurs pour le pH ultime s'est accru après la mise en évidence des caractéristiques très particulières présentées de ce point de vue par une race porcine américaine, le Hampshire (Sayre *et al* 1963, Hedrick *et al* 1968, Sellier et Jacquet 1973, Sellier 1982, Monin et Sellier 1985) et plus encore après la découverte d'un gène majeur (RN) affectant le rendement à la cuisson de la viande (Naveau 1986, Le Roy *et al* 1990).

Résumé

Le potentiel glycolytique du muscle (PG) se réfère à la teneur en glycogène musculaire chez l'animal vivant et est défini comme le potentiel de production d'acide lactique lors de la glycolyse *post mortem*. Le PG varie selon le muscle considéré : il est plus fort dans les muscles de type blanc que dans les muscles de type rouge. La valeur du PG dépend aussi du moment de la mesure : elle est plus élevée lorsque le muscle est prélevé par biopsie sur l'animal au repos que lorsqu'il est prélevé sur la carcasse dans l'heure qui suit l'abattage. Une relation de type linéaire puis en plateau lie le pH ultime au PG, et la valeur-seuil de PG au-delà de laquelle le pH ultime reste constant dépend du muscle considéré. La valeur du PG est très fortement influencée par le gène majeur RN (viande acide), qui est à l'origine de la position très particulière occupée de ce point de vue par la race Hampshire («effet Hampshire»). L'allèle RN^-, responsable de l'augmentation substantielle (+70%) de la teneur en glycogène des muscles de type blanc rapide (Long dorsal par exemple), est presque complètement dominant. En dehors du gène RN, le PG présente une variabilité polygénique appréciable (héritabilité de 20-25%). Ce caractère est lié positivement au rapport muscle/gras de la carcasse et à la teneur en glycogène résiduel de la viande. Il est lié négativement au pH ultime et au rendement à la cuisson de la viande. Les animaux porteurs de l'allèle RN^- se caractérisent par une forte élévation du rapport eau/protéines du muscle. Plusieurs faits indiquent que le métabolisme énergétique du muscle est à tendance plus oxydative chez les animaux à PG génétiquement plus fort. Le potentiel glycolytique du muscle, caractère mesurable chez l'animal vivant (sur une biopsie du Long dorsal), est un critère de sélection à prendre en considération pour l'amélioration génétique de la qualité de la viande de porc.

La valeur du pH ultime de la viande est essentiellement fonction de l'importance des réserves en glycogène du muscle au moment de l'abattage, le glycogène étant le principal substrat de la glycolyse *post mortem*, et la notion de potentiel glycolytique du muscle a été développée pour rendre compte du niveau *intra vitam* du glycogène musculaire. L'objectif de cet article est de dresser un état des connaissances sur les variations génétiques du potentiel glycolytique du muscle chez le porc, ainsi que sur ses relations avec les performances de production. Une revue des causes de variation non génétiques de ce caractère a été réalisée par Fernandez et Tornberg (1991) et par Larzul (1997).

1 / Définition du potentiel glycolytique musculaire

La glycolyse anaérobie est à l'origine de l'acidification du muscle *post mortem* : le pH musculaire passe d'une valeur voisine de 7 au moment de la saignée à une valeur finale (pH ultime) atteinte au bout de 15-20 heures et variant de 5,5 à 5,9 selon le muscle concerné. L'étude de Charpentier (1968) décrit l'évolution des concentrations musculaires des principaux composés de la glycolyse anaérobie : le glycogène, les sucres réducteurs (dont le glucose, le glucose-6-phosphate, le fructose-6-phosphate et le fructose 1,6-diphosphate), l'acide pyruvique et l'acide lactique. Il a été montré que :

- la somme des concentrations du glycogène, des sucres réducteurs totaux et de l'acide lactique (cette dernière étant divisée par deux pour être exprimée en équivalent moles de glucose) reste constante au cours de la glycolyse, tout au moins chez les animaux ayant une glycolyse normale ;
- il n'y a pas d'accumulation de fructose-6-phosphate, de fructose 1,6-diphosphate et d'acide pyruvique dans le muscle au cours de la glycolyse, et les teneurs de ces composés intermédiaires restent faibles : la teneur en sucres réducteurs totaux est donc pour l'essentiel la somme des teneurs en glucose et en glucose-6-phosphate.

Le potentiel glycolytique du muscle est la somme des composés glucidiques susceptibles de se transformer post mortem en acide lactique.

A partir de ces observations, Monin *et al* (1981) ont montré qu'il est possible d'estimer la teneur initiale en glycogène d'un échantillon de muscle prélevé sur la carcasse dans la demi-heure suivant l'abattage. La mesure proposée par ces auteurs prend en compte la transformation du glycogène en acide lactique ou en composés intermédiaires qui est intervenue dans le laps de temps compris entre la saignée et le prélèvement de muscle, en faisant la somme des teneurs en glycogène, glucose, glucose-6-phosphate et acide lactique (teneur divisée par deux pour ce dernier composé). La définition du potentiel glycolytique musculaire (PG) finalement retenue et classiquement utilisée depuis une douzaine d'années est dérivée de cette étude. Elle a été fixée par Monin et Sellier (1985) comme la quantité de composés glucidiques susceptibles de se transformer en acide lactique lors de la glycogénolyse *post mortem* du muscle, cette quantité étant exprimée en μmol d'équivalent acide lactique par g de tissu musculaire frais (soit le double de la somme précédemment citée) :

PG = 2 ([glycogène] + [glucose] + [glucose-6-phosphate]) + [acide lactique].

Lorsque les dosages biochimiques sont réalisés sur des échantillons de muscle lyophilisés, le calcul du PG est fait en supposant que la teneur en matière sèche du muscle frais est de 25 %. La méthode la plus souvent utilisée comporte d'une part le dosage de l'acide lactique et d'autre part le dosage simultané du glycogène, du glucose et du glucose-6-phosphate. Dans le muscle prélevé dans l'heure suivant l'abattage, le glycogène représente la part prédominante (80 à 90 %) de la somme des trois composés ci-dessus, du moins chez les porcs à vitesse de chute de pH normale (Monin et Sellier 1985).

Depuis les premières observations de Lawrie (1955) chez le cheval et de Sayre *et al* (1963) et Bendall (1973) chez le porc, on sait que chez des animaux présentant un niveau suffisamment élevé de glycogène musculaire au moment de l'abattage, l'arrêt de la glycogénolyse, et donc de la chute de pH *post mortem*, peut intervenir même en présence d'une quantité importante de glycogène résiduel, mesurée à 24 ou 48 heures *post mortem*. Les mécanismes de ce phénomène ne sont pas encore pleinement élucidés (voir Przybylski *et al* 1994). La teneur en glycogène résiduel de la viande de porc représente le plus souvent moins de 5-10 % du glycogène présent au moment de l'abattage, mais elle peut atteindre, chez certains animaux et dans certains muscles, plusieurs dizaines de μmol d'équivalent acide lactique par g de tissu musculaire, soit jusqu'à 30-40 % de la teneur initiale (Fernandez *et al* 1991, Feddern *et al* 1994, Lundström *et al* 1996, Enfält *et al* 1997a, b, c). Dans certaines de ces études, l'expression « glycogène résiduel » se réfère à la somme des teneurs en glycogène, glucose et glucose-6-phosphate.

2 / Effets des modalités de mesure sur le potentiel glycolytique musculaire

2.1 / Selon le moment du prélèvement de muscle

Le potentiel glycolytique a d'abord été mesuré sur des échantillons de muscle prélevés sur la carcasse aussi rapidement que possible après l'abattage. Grâce à la mise au point d'une technique de biopsie musculaire adaptée de Schöberlein (1976), il est ensuite devenu possible de déterminer le PG à partir d'échantillons de muscle *Longissimus dorsi* (LD) prélevés sur l'animal vivant, laissé libre de ses mouvements dans son environnement

habituel pour assurer des conditions de stress minimal et limiter la dégradation du glycogène musculaire pendant le temps du prélèvement (Talmant *et al* 1989).

On conçoit que les mesures *in vivo* (PGIV) et *post mortem* (PGPM) du potentiel glycolytique musculaire n'ont pas exactement la même signification, et on observe effectivement que les valeurs *in vivo* sont, en moyenne, nettement plus élevées que les valeurs *post mortem*. A titre indicatif, chez des animaux dont le PG est génétiquement « normal » (animaux certifiés ou présumés non porteurs de l'allèle majeur RN^- : voir paragraphe 4), les valeurs moyennes du PG du muscle LD étaient voisines de 180 μmol/g pour le PGIV (mesuré vers 70 kg de poids vif) et de 120 μmol/g pour le PGPM (mesuré sur des animaux abattus vers 100 kg de poids vif), dans les études de Le Roy *et al* (1996 et 1998), les écarts types étant du même ordre de grandeur (20-25 μmol/g) pour les deux mesures. Une petite partie de la différence entre PGIV et PGPM s'explique peut-être par l'écart de poids vif au moment de la mesure. A ce stade de développement de l'animal, le PG tend à diminuer avec l'âge selon Dalrymple *et al* (1973) et Larzul (1997), mais Talmant *et al* (1989) n'ont pas trouvé d'effet significatif du poids de l'animal sur le PG. L'essentiel de l'écart entre PGIV et PGPM provient vraisemblablement de la différence d'état physiologique de l'animal au moment de la mesure. Le PGIV concerne un animal au repos et non à jeun, et il reflète donc le niveau maximum de la teneur en glycogène musculaire. Le PGPM est relatif à un animal qui a subi un jeûne plus ou moins long et l'ensemble des événements précédant l'abattage (transport à l'abattoir, attente à l'abattoir, amenée au poste d'anesthésie, ...). Ces événements conduisent à une activité physique accrue des animaux et les exposent à des situations de stress plus ou moins prononcé. Même si les résultats expérimentaux concernant l'effet des conditions avant abattage sur le PG sont parfois contradictoires (Fernandez et Tornberg 1991, Larzul 1997), ces conditions concourent globalement, au même titre que le jeûne, à un abaissement des réserves du muscle en glycogène et donc du PG. L'ampleur de cet abaissement « *ante mortem* » du glycogène musculaire varie largement selon les études comme en attestent les valeurs moyennes du PGPM rapportées pour le muscle LD ou des muscles de type métabolique comparable comme le *Semimembranosus* (Sm) : pour des porcs présumés non porteurs de l'allèle majeur RN^-, elles sont comprises entre 100 μmol/g (Sellier *et al* 1988) et 155 μmol/g (Fernandez et Guéblez 1992, Enfält *et al* 1997a), cette borne supérieure étant proche du niveau moyen donné plus haut pour le PGIV du muscle LD.

Bien que les valeurs de PGIV et de PGPM diffèrent par leurs moyennes, les deux variables sont fortement liées entre elles, au moins sur le plan génétique. Dans la race Large White, la corrélation génétique entre le PGIV et le PGPM du muscle LD est de 0,87 ± 0,15 selon Le Roy *et al* (1998). Dans cette étude, le dispositif expérimental ne permettait pas d'estimer la corrélation phénotypique entre les deux caractères. D'après les données recueillies par Le Roy *et al* (1996) sur des animaux des trois génotypes RN, la corrélation phénotypique entre le PGIV et le PGPM du muscle LD est proche de 0,60 quand on la calcule tous génotypes RN confondus, mais il est à souligner qu'elle ne dépasse guère 0,20 chez les animaux non porteurs de l'allèle RN^- (PGPM moyen = 110 μmol/g) et qu'elle est quasi-nulle chez les animaux porteurs de RN^- (PGPM moyen = 210 μmol/g).

2.2 / Selon le muscle prélevé

Le potentiel glycolytique musculaire varie du simple au double quand on passe d'un muscle de type « rouge lent » (*Masseter* = Ma, *Semispinalis capitis* = SC) à un muscle de type « blanc rapide » (LD, Sm), comme l'ont montré Monin *et al* (1987a), Sellier *et al* (1988) et Le Roy *et al* (1996 et 1998). Il est établi qu'à l'intérieur d'un même muscle, les fibres blanches à métabolisme glycolytique sont plus riches en glycogène que les fibres rouges à métabolisme oxydatif (Marinova *et al* 1992, Fernandez *et al* 1995).

Le PG varie du simple au double entre un muscle rouge lent et un muscle blanc rapide.

Chez un même animal, il existe une liaison positive significative entre les PGPM de muscles différents. Cette liaison est d'autant plus étroite que les muscles concernés sont plus proches sur le plan du type métabolique : la corrélation phénotypique entre les PGPM de deux muscles blancs (LD et Sm) est de l'ordre de 0,75, alors qu'elle est voisine de 0,40 entre un muscle blanc (LD ou Sm) et un muscle rouge (Ma ou SC) et de 0,50 entre un muscle de type intermédiaire (*Rectus abdominis* = RA) et un muscle blanc (Sm) ou un muscle rouge (Ma) (Sellier *et al* 1988, Le Roy *et al* 1996 et 1998). D'après les valeurs trouvées par Le Roy *et al* (1998), les variations de la corrélation génétique selon le couple de muscles considéré sont, semble-t-il, encore plus accusées : environ 0,80 pour les muscles LD et Sm, mais seulement 0,50 pour les muscles LD et SC et pratiquement zéro pour les muscles Sm et SC.

3 / Relations entre potentiel glycolytique, pH ultime et teneur en glycogène résiduel de la viande

3.1 / Corrélations phénotypiques et génétiques

Il existe, comme attendu, une liaison négative entre les valeurs du PGPM et du pH ultime (pH_u), que l'on raisonne entre muscles chez un même animal ou entre animaux pour un même muscle. Les valeurs moyennes rapportées par Le Roy *et al* (1996 et 1998) et Lar-

Tableau 1. *Corrélations phénotypiques (r_p) et génétiques (r_g) entre le potentiel glycolytique* post mortem *(PGPM) et le pH ultime (pH_u) de divers muscles, classés en allant du type le plus blanc au type le plus rouge (voir Laborde* et al *1985) : LD :* Longissimus dorsi*, Sm :* Semimembranosus*, AF :* Adductor femoris*, GP :* Gluteus profundus*, RA :* Rectus abdominis*, Ma :* Masseter*, SC :* Semispinalis capitis*.*

Muscles		r_p	r_g	Références [1]
PGPM	pH_u			
LD	LD	– 0,62	– 0,99	3,4,5
	Sm	– 0,63	– 0,87	3,5
	AF	– 0,64	– 0,93	3,5
	SC	– 0,39	– 0,45	3,5
Sm	LD	– 0,56	– 0,99	1,3,5
	Sm	– 0,66	– 0,74	1,2,3,5
	AF	– 0,70	– 0,99	1,3,5
	GP	– 0,54		1
	SC	– 0,42	0,01	3,5
RA	LD	– 0,27		1
	Sm	– 0,28		1
	AF	– 0,38		1
	GP	– 0,45		1
Ma	LD	– 0,09		1
	Sm	– 0,14		1
	AF	– 0,17		1
	GP	– 0,34		1
SC	LD	– 0,33	– 0,97	3,5
	Sm	– 0,42	– 0,76	3,5
	AF	– 0,45	– 0,90	3,5
	SC	– 0,76	– 0,71	2,3,5

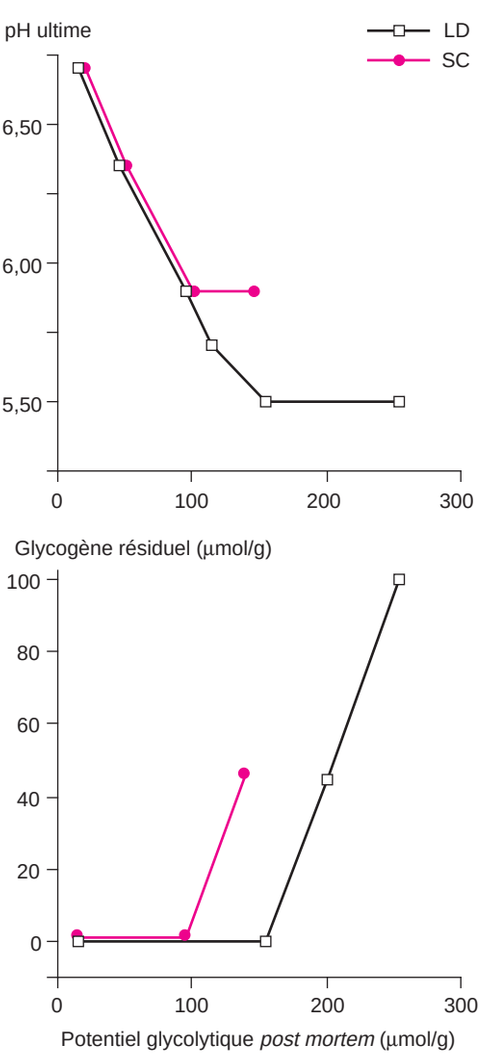
[1] Références : 1 – Sellier *et al* (1988 et non publié), 2 – Przybylski *et al* (1994), 3 – Le Roy *et al* (1996 et non publié), 4 – Lundström *et al* (1996), 5 – Larzul *et al* (1998a et non publié). L'ensemble des estimées de r_g provient de la référence 5.

zul *et al* (1998a) pour deux muscles très éloignés sur le plan métabolique (LD et SC) illustrent la liaison négative entre muscles : respectivement 110 et 45 µmol/g pour le PGPM, 5,70 et 6,35 pour le pH_u chez des porcs présumés non porteurs de l'allèle majeur RN⁻. Le tableau 1 donne les valeurs des corrélations phénotypiques et génétiques entre les deux caractères pour divers muscles ou couples de muscles. La corrélation phénotypique entre le PGPM et le pH_u d'un même muscle est de l'ordre de – 0,70 : elle tend à être un peu plus élevée dans les muscles rouges (–□0,75 pour SC) que dans les muscles blancs (en moyenne – 0,64 pour LD et Sm). Cette liaison négative reste étroite quand on considère le PGPM (ou le pH_u) d'un muscle et le pH_u (ou le PGPM) d'un autre muscle de même type métabolique. Cependant, la liaison phénotypique entre PGPM et pH_u s'affaiblit à mesure que les deux muscles concernés sont plus éloignés sur le plan du type métabolique. Ainsi, les estimées des corrélations phénotypiques entre le PGPM (ou le pH_u) de muscles blancs et le pH_u (ou le PGPM) de muscles rouges sont comprises entre – 0,09 et – 0,42.

On retrouve les mêmes tendances générales pour les liaisons génétiques entre PGPM et pH_u Les estimées des corrélations génétiques entre le PGPM d'un muscle blanc et le pH_u du même muscle ou d'un muscle de type métabolique proche varient de – 0,74 à – 0,99. La corrélation génétique entre le PGPM d'un muscle blanc et le pH_u d'un muscle rouge est notablement plus faible (– 0,45 pour LD et SC, 0,01 pour Sm et SC). Il semblerait cependant que le PGPM du muscle SC soit étroitement associé génétiquement au pH_u de l'ensemble des muscles étudiés, quel que soit leur type métabolique.

Les corrélations phénotypiques entre le PGIV du muscle LD et le pH_u de cinq muscles dont le métabolisme énergétique est à dominante glycolytique ou oxydo-glycolytique sont légèrement plus faibles que les corrélations phénotypiques correspondantes entre PGPM et pH_u : en moyenne, – 0,43 contre – 0,55 selon Le Roy *et al* (1996 et non publié). Il en est de même, et de façon encore plus accusée, pour les corrélations génétiques : en moyenne, – 0,5 contre – 0,9 selon Larzul *et al* (1998a).

Figure 1. *Représentation schématique des variations du pH ultime et de la teneur en glycogène résiduel d'un muscle de type blanc (*Longissimus dorsi *: LD) et d'un muscle de type rouge (*Semispinalis capitis *: SC) en fonction du*



3.2 / Non linéarité des liaisons

Le calcul des corrélations phénotypiques et génétiques rapportées ci-dessus repose implicitement sur l'hypothèse d'une linéarité des liaisons entre les caractères concernés. En fait, comme l'illustre schématiquement la figure 1 pour les muscles LD et SC, la relation entre PG et pH_u s'avère être plus complexe (Bendall 1973, Monin 1988, Warriss *et al* 1989), et les deux caractères ne sont pas liés de façon linéaire sur toute l'étendue de variation possible du PG. Comme l'ont montré Fernandez et Guéblez (1992) pour le muscle LD, Przybylski *et al* (1994) pour les muscles Sm et SC et Larzul (1997) pour les muscles LD, Sm et SC, le pH_u décroît de façon linéaire ou quasi-linéaire quand le PGPM augmente, jusqu'à un point-seuil au-delà duquel le pH_u atteint une valeur-plancher. Les coordonnées de ce point-seuil sont fonction du type métabolique du muscle considéré. Il y a un bon accord entre les trois études précitées sur l'ordonnée du point-seuil, avec une valeur-plancher du pH_u de l'ordre de 5,5 pour les muscles blancs LD et Sm, et de l'ordre de 5,9 pour le muscle rouge SC. Les valeurs trouvées pour l'abscisse du point-seuil (c'est-à-dire pour la valeur du PGPM correspondant au début du plateau) sont beaucoup plus disparates pour un même type de muscle et semblent dépendre des caractéristiques de la population étudiée : pour les muscles LD et Sm, la valeur-seuil du PGPM varie de 140 à 170 µmol/g selon les études, alors que, pour le muscle SC, elle serait aux alentours de 90-100 µmol/g.

La non linéarité de la relation entre PGPM et pH_u explique que, comme le montrent les données de Le Roy *et al* (1996) et Lundström *et al* (1996), l'intensité de la liaison entre les deux caractères pour un muscle de type blanc est nettement plus forte dans une population à PG faible (animaux non porteurs de l'allèle majeur RN^-, situés en grande majorité en deçà du point-seuil pour PGPM) que dans une population à PG fort (animaux porteurs de RN^-, situés en grande majorité au-delà du même point-seuil). Par contre, dans le muscle rouge SC, la corrélation entre PGPM et pH_u est approximativement la même pour les deux catégories de porcs, qui se situent l'une et l'autre en deçà du point-seuil pour PGPM (tableau 2).

La figure 1 illustre également la non linéarité de la liaison entre le PGPM et la quantité de glycogène résiduel (GR) subsistant dans le muscle à l'issue de la glycogénolyse *post mortem* (Feddern 1994, cité par Reinsch *et al* 1997). Comme précédemment, la courbe de variation du GR en fonction du PGPM comporte deux parties avec une valeur-plateau très proche de zéro au-dessous d'un point-seuil correspondant à un PGPM de 150-160 µmol/g pour le muscle LD et de 90-100 µmol/g pour le muscle SC, puis une augmentation linéaire au dessus de ce point-seuil.

Tableau 2. *Variations des corrélations phénotypiques entre le potentiel glycolytique du muscle mesuré* post mortem *(PGPM) et le pH ultime (pH_u) en fonction du niveau moyen du PGPM et du type de muscle.*

Muscle	Moyennes du PGPM (µmol/g)		Corrélations phénotypiques entre PGPM et pH_u [1]		Référence [2]
	PG « faible »	PG « fort »	PG « faible »	PG « fort »	
LD	108	209	– 0,62***	0,06 ns	1
	142	223	– 0,63***	– 0,24*	2
	113	–	– 0,61***	–	3
Sm	102	194	– 0,53**	– 0,18 ns	1
	98	–	– 0,72***	–	3
SC	43	65	– 0,65***	– 0,80***	1
	45	–	– 0,69***	–	3

[1] ns : P > 0,10 ; * : P < 0,05 ; ** : P < 0,01 ; *** : P < 0,001

[2] Références : 1 – Le Roy *et al* (1996 et non publié), 2 – Lundström *et al* (1996), 3 – Larzul (1997).

4 / Gènes majeurs

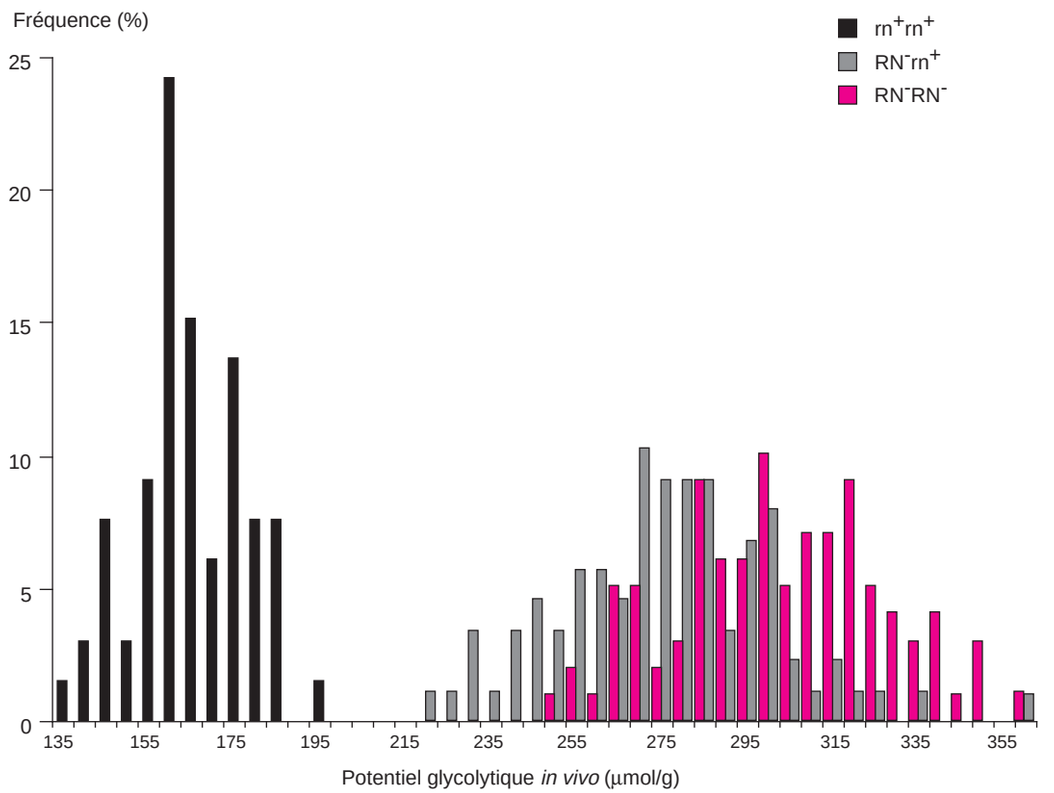
4.1 / Le gène RN

Le gène majeur RN, dont l'existence a été postulée par Naveau (1986) puis confirmée par Le Roy *et al* (1990), a été mis en évidence à l'origine par son effet important sur le rendement à la cuisson de la viande de porc (rendement technologique Napole, Naveau *et al* 1985). L'effet considérable de ce même gène sur le potentiel glycolytique musculaire et corrélativement sur le pH ultime de la viande est aujourd'hui bien établi (Le Roy *et al* 1996). Le gène RN a deux allèles (RN^- et rn^+), et l'effet de l'allèle RN^- est d'augmenter la teneur en glycogène du muscle, avec une dominance presque complète de l'allèle RN^- sur l'allèle rn^+ (figure 2). Seule la découverte du gène et de sa fonction métabolique, non encore réalisée à ce jour, permettra dans l'avenir de savoir si cet effet de RN est direct (gène de fonction) ou indirect (gène de régulation). Comme le montre le tableau 3, cet effet est particulièrement important dans les muscles de type blanc rapide mais il se manifeste aussi, dans une moindre mesure, dans les muscles de type rouge lent. La différence de PG entre les génotypes homozygotes RN^-RN^- et rn^+rn^+ dépasse 6 écarts types du caractère pour la mesure *in vivo* et 3 écarts types pour la mesure *post mortem* dans le cas du muscle LD. Dans la ligne de ce qui a été évoqué plus haut sur la variation entre muscles de l'effet du PG sur le pH_u, on note que l'effet du génotype RN sur le pH_u est moins marqué dans les muscles de type blanc que dans les muscles de type intermédiaire ou rouge. Il en découle que, comme l'ont montré Enfält *et al* (1997a, c), les pH ultimes sont moins hétérogènes entre muscles chez les porteurs de l'allèle RN^- que chez les non porteurs.

Les animaux porteurs d'au moins un allèle RN^- ont des PG beaucoup plus élevés, ce qui conduit à des viandes plus acides.

Plusieurs comparaisons entre génotypes RN ont été réalisées ces dernières années (Le Roy *et al* 1996, Lundström *et al* 1996, Enfält *et al* 1997a, c). La comparaison réalisée par Le Roy *et al* (1996) comporte les trois génotypes RN

Figure 2. *Distributions de fréquence des valeurs du potentiel glycolytique mesuré* in vivo *dans le muscle* Longissimus dorsi *pour chacun des 3 génotypes RN (d'après Le Roy* et al *1996).*



et permet de connaître avec précision les relations de dominance-récessivité au locus RN. Il s'avère que la dominance presque complète de l'allèle RN⁻ vis-à-vis du PG existe également pour les caractères de qualité de la viande les plus influencés par le PG (pH ultime, rendement Napole, couleur). Les études réalisées par Lundström *et al* (1996) et Enfält *et al* (1997a) ne concernent que les génotypes rn⁺rn⁺ et RN⁻rn⁺ alors que Enfält *et al* (1997c) comparent des animaux porteurs et non porteurs de l'allèle RN⁻ : leurs résultats corroborent ceux de Le Roy *et al* (1996) pour l'ensemble des caractères. Les effets du gène RN sur les caractères de croissance, composition corporelle et qualité de la viande, ainsi que sur les caractéristiques du muscle, seront évoqués plus loin à propos de leurs relations avec le PG.

Tableau 3. *Effet du génotype RN sur le potentiel glycolytique mesuré* post mortem *(PGPM) et le pH ultime (pH_u) de divers types de muscles (d'après Le Roy* et al *1996).*

Caractère	Moyenne par génotype (1)		
	rn⁺rn⁺	RN⁻rn⁺	RN⁻RN⁻
PGPM (µmol/g)			
Longissimus dorsi	108 a	195 b	222 c
Semimembranosus	102 a	185 b	202 b
Semispinalis capitis	43 a	62 b	67 b
pH_u			
Longissimus dorsi	5,72 a	5,50 b	5,52 b
Semimembranosus	5,74 a	5,51 b	5,51 b
Adductor femoris	5,90 a	5,55 b	5,53 b
Semispinalis capitis	6,41 a	6,14 b	6,10 b

(1) Sur une même ligne, deux moyennes affectées de la même lettre ne diffèrent pas significativement au seuil de 5 %.

Le gène RN a été localisé sur le chromosome 15 par Milan *et al* (1995), à travers sa liaison avec le marqueur microsatellite S0088. Des analyses ultérieures impliquant d'autres marqueurs microsatellites de la région chromosomique concernée (Sw120, Sw936, Sw906) ont permis de préciser la localisation de RN (Mariani *et al* 1996, Reinsch *et al* 1997), et de l'assigner physiquement à la région 15q21-22 (Milan *et al* 1996). Des recherches, se fondant sur des considérations physiologiques et sur l'homologie entre le chromosome 2q de l'homme et le chromosome 15 du porc, sont actuellement conduites sur divers gènes candidats en vue de l'identification du gène RN.

Le mécanisme biochimique d'accumulation du glycogène dans les muscles blancs des animaux porteurs de l'allèle RN⁻ n'est pas encore élucidé (Estrade 1994). Le défaut métabolique primaire est très probablement situé dans la cellule musculaire elle-même et les granules de glycogène s'accumulent dans le compartiment sarcoplasmique des fibres musculaires blanches. En ce qui concerne le métabolisme du glycogène, la seule particularité enzymatique mise en évidence par Estrade (1994) chez les porteurs de RN⁻ est l'activité deux fois plus forte de l'enzyme branchante (α-1,4-glucane α-1,4-glucane 6-glycosyl transférase), qui catalyse la ramification des chaînes de

molécules de glucose lors de la biosynthèse du glycogène. Il faut toutefois noter que le locus de l'enzyme branchante connu chez l'homme (GBE1) est situé sur le chromosome 3 humain, dans une zone correspondant non pas au chromosome 15 mais au chromosome 13 du porc (Milan *et al* 1996).

4.2 / Autres gènes

Des travaux allemands (Wassmuth *et al* 1991, Wassmuth et Glodek 1992) ont mis en évidence la présence, chez le Hampshire, d'un gène majeur appelé HF (« *Hampshirefaktor* »), dont l'allèle dominant HF^- affecte les caractéristiques musculaires de la même façon que RN^-. Tout indique que HF et RN sont un seul et même gène, et c'est l'appellation RN qui est aujourd'hui classiquement utilisée.

L'existence d'un gène majeur appelé MC (« *Meishan cooking loss* »), influençant le pH ultime et la perte de poids à la cuisson, a été récemment postulée par Janss *et al* (1997) dans une étude portant sur la génération F_2 du croisement entre la race chinoise Meishan et les races Large White ou Landrace. L'allèle récessif, ayant pour effet de diminuer le pH_u et le rendement à la cuisson, serait spécifique de la race Meishan. On peut noter que la relation de dominance-récessivité à ce locus MC est l'inverse de celle trouvée au locus RN, dont l'allèle RN^-, responsable d'une diminution du pH_u et du rendement Napole, est dominant.

Un autre gène majeur bien connu chez le porc est le gène HAL de la sensibilité à l'halothane, aujourd'hui identifié comme étant le gène du récepteur à la ryanodine (RYR), impliqué dans les mouvements des ions Ca^{2+} dans la cellule musculaire striée, avec deux allèles (N et n) qui diffèrent par une mutation ponctuelle. Les comparaisons antérieures entre sujets sensibles et non sensibles à l'halothane d'une même race montraient l'absence d'effet du phénotype HAL sur le PG, quels que soient la race et le muscle considéré (Monin *et al* 1981, Monin et Sellier 1985, Sellier *et al* 1988). Suite au développement de méthodes de typage moléculaire pour le gène HAL/RYR, des comparaisons ont été réalisées plus récemment entre les trois génotypes HAL (NN, Nn, nn) et ont confirmé qu'il n'y a pas d'effet notable de l'allèle HAL^n sur le PG du muscle LD (Kocwin-Podsiadla *et al* 1995, Larzul *et al* 1997b). Ceci est en accord avec le fait que, dans la grande majorité des nombreuses études consacrées au sujet, le pH ultime de la viande n'est pas affecté significativement par le phénotype ou le génotype HAL (voir la mise au point de Sellier 1998). Une tendance, parfois significative, à un pH_u plus élevé chez les sujets sensibles à l'halothane ou de génotype nn a été toutefois trouvée dans certaines études (Sellier *et al* 1984, Larzul *et al* 1997b).

Si l'allèle HAL^n n'a pas d'effet sur le PG, par contre les variations du PG au moment de l'abattage, qu'elles soient d'origine environnementale ou génétique, sont susceptibles d'influencer les effets du gène HAL sur les caractères de qualité de la viande. A titre d'illustration, le tableau 4 montre qu'une diminution très importante du PG (obtenue expérimentalement par une injection d'adrénaline quelques heures avant l'abattage) entraîne l'apparition d'une viande à pH_u très élevé, de type DFD (*dark, firm, dry* en anglais), aussi bien chez des porcs Piétrain sensibles à l'halothane que chez des porcs Large White. Comme l'avaient montré antérieurement Monin *et al* (1981), la manifestation du défaut PSE, observée dans les conditions d'abattage habituelles chez les animaux de génotype nn, se trouve en quelque sorte empêchée par la carence en glycogène musculaire. Les conséquences d'une élévation importante du PG, cette fois d'origine génétique (allèle RN^-), sur les effets de l'allèle HAL^n est en cours d'étude au Domaine INRA du Magneraud, par la mise en comparaison des 9 génotypes possibles pour les gènes HAL et RN.

Le PG et le pH ultime de la viande ne sont pas différents chez les animaux sensibles à l'halothane ou non.

Tableau 4. *Effet de l'abaissement du potentiel glycolytique musculaire sur l'expression du défaut PSE chez des porcs sensibles à l'halothane (G. Monin et P. Sellier, non publié).*

Caractère (muscle *Longissimus dorsi*)	PGPM « faible » (1)		PGPM « normal »	
	Large White non sensibles (2)	Piétrain sensibles (3)	Large White non sensibles	Piétrain sensibles
pH_u (4)	6,4 ^{a}	6,4 ^{a}	5,4 ^{b}	5,4 ^{b}
pH1	6,6 ^{a}	6,4 ^{b}	6,3 ^{b}	5,5 ^{c}
Temps d'imbibition (dizaine de secondes)	18 ^{a}	18 ^{a}	14 ^{b}	8 ^{c}
Réflectance	13 ^{a}	12 ^{a}	34 ^{b}	39 ^{c}
Valeur de fibre optique				
- à 1 h *post mortem*	9 ^{a}	10 ^{a}	12 ^{a}	35 ^{b}
- à 24 h *post mortem*	12 ^{a}	10 ^{a}	33 ^{b}	43 ^{c}

(1) Provoqué expérimentalement par une injection adrénaline.
(2) Génotype présumé au locus HAL = NN.
(3) Génotype au locus HAL = nn.
(4) Deux moyennes affectées de la même lettre ne diffèrent pas significativement au seuil de 5 %.

5 / Différences entre races

5.1 / Le cas du Hampshire

Il est aujourd'hui bien établi que la race américaine Hampshire présente des caractéristiques très originales en ce qui concerne le PG et les caractères qui lui sont associés (notamment le pH_u, le rendement à la cuisson et la teneur en glycogène résiduel de la viande). Les particularités du Hampshire (teneur en glycogène du muscle plus élevée, pH ultime plus bas, perte de poids à la cuisson plus élevée) avaient été décrites dès les années 1960-70 aux Etats-Unis et en France (Sayre *et al* 1963, Hedrick *et al* 1968, Sellier et Jacquet 1973). Elles ont par la suite été désignées par le terme « effet Hampshire » (Monin *et al* 1984) ou par le terme plus général de « viande acide » (Naveau 1986).

Concernant le PG, la différence entre le Hampshire et les autres races est étroitement fonction du type de muscle concerné. Comme l'ont montré Monin *et al* (1987a) pour une lignée composite à base de Hampshire, la différence de PG est d'autant plus élevée que le muscle est de type plus blanc : elle atteint 70 % dans un muscle typiquement blanc rapide (LD) alors qu'elle est proche de zéro dans un muscle typiquement rouge lent (Ma). Par contre, la différence raciale est d'autant plus accusée pour le pH_u que le muscle considéré est plus oxydatif (figure 3). Ces résultats corroborent ceux rapportés plus haut à propos de la comparaison entre porteurs et non porteurs de l'allèle RN^-. Cette similitude est l'un des nombreux arguments en faveur du rôle essentiel, sinon exclusif, joué par le gène RN dans le déterminisme de l'effet Hampshire. L'allèle RN^- est présent à une fréquence élevée dans la race Hampshire : selon Enfält *et al* (1997c), la proportion de porteurs de RN^-, à l'état homozygote ou hétérozygote, est de 85 % chez le Hampshire suédois.

5.2 / Autres races

Les écarts de PG entre races s'expliqueraient surtout par les écarts de fréquence de l'allèle RN^-.

D'une façon générale, les races pures européennes (Large White, Landrace, Piétrain, Landrace Belge) diffèrent peu entre elles pour le PG, qu'il s'agisse du muscle LD (Monin *et al* 1981, Monin et Sellier 1985, Guéblez *et al* 1993) ou de muscles de type plus oxydatif (Monin *et al* 1987a, Sellier *et al* 1988). Dans le cas du Piétrain, une tendance à un PG légèrement plus fort, par rapport au Large White, a été observée par Monin et Sellier (1985) et Sellier *et al* (1988), mais une tendance inverse est rapportée par Guéblez *et al* (1993). Selon les résultats de Maassen-Francke *et al* (1991) et Terlouw *et al* (1997), le PG du muscle LD serait un peu plus élevé chez le Duroc que chez le Large White. Toutefois, dans une comparaison entre des porcs croisés issus de père Duroc ou Yorkshire, Enfält *et al* (1997b) ont trouvé des valeurs légèrement plus faibles pour ce même caractère chez les croisés Duroc. La comparaison de Maassen-Francke *et al* (1991) comportait aussi deux races locales allemandes à forte adiposité qui s'avèrent proches du Large White pour le PG du muscle LD. La teneur en glycogène musculaire serait plus faible chez le sanglier que chez le porc domestique (Landrace) d'après Essen-Gustavsson et Lindholm (1984).

Finalement, l'opinion la plus courante est que l'allèle majeur RN^- est à une fréquence très basse dans les races Large White, Landrace et Piétrain (Feddern *et al* 1994, Sellier et Monin 1994, Enfält *et al*, 1997c). Il se pourrait, mais ceci demande confirmation, qu'il soit présent à une fréquence non négligeable dans la race Duroc ou du moins dans certaines lignées Duroc.

Figure 3. *Variation, en fonction du type de muscle, de l'« effet Hampshire » sur le potentiel glycolytique* post mortem *et le pH ultime (d'après Monin* et al *1987a).*
Muscles :
LD = Longissimus dorsi, *Sm* = Semimembranosus, *RA* = Rectus abdominis , Tr = Trapezius, Ma = Masseter, *GS* = Gluteus superficialis, *AF* = Adductor femoris, *GP* = Gluteus profundus.
*** P < 0,01 ; * P < 0,05 ; ns : P > 0,10*

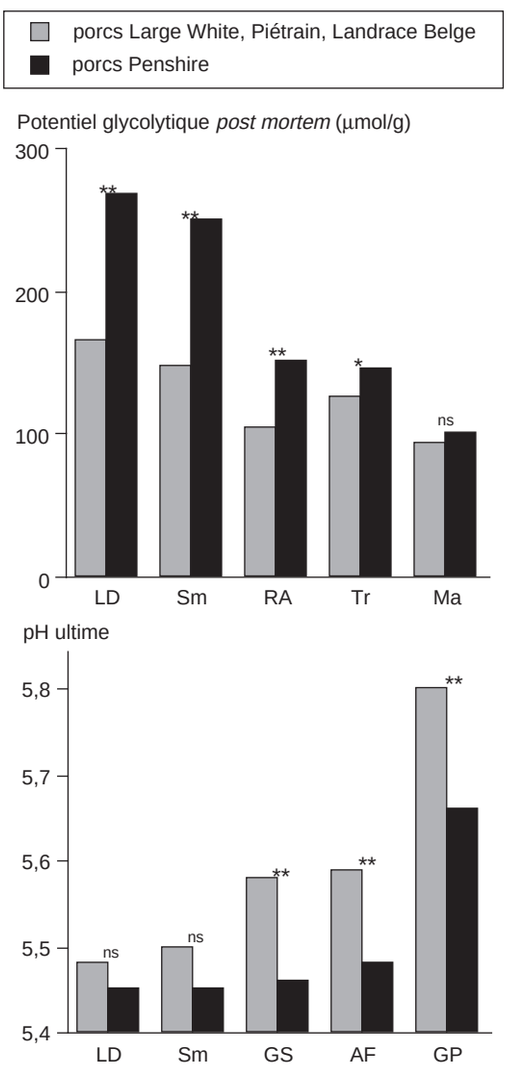


Tableau 5. *Manifestation d'hétérosis pour le potentiel glycolytique (PGPM) et la teneur en glycogène résiduel (GR) du muscle* Longissimus dorsi *dans le croisement Hampshire X Piétrain.*

Référence	Caractère [1]	Type génétique [2]		« témoin »
		Hampshire	Hampshire × Piétrain	
Krieter *et al* (1990)	PGPM	209 [a]	221 [a]	163 [b] (Piétrain) 143 [b] (Large White)
	GR	57 [ab]	77 [a]	28 [bc] (Piétrain) 16 [c] (Large White)
Feddern *et al* (1994)	PGPM	261 [a]	231 [b]	137 [c] (Large White X Landrace)
	GR	95 [a]	69 [b]	2 [c] (Large White X Landrace)

[1] PGPM (mesuré 1 h *post mortem*) et GR (mesuré 24 h *post mortem*) sont exprimés en µmol d'équivalent acide lactique par g de tissu frais.
[2] Sur une même ligne, deux moyennes affectées de la même lettre ne diffèrent pas significativement au seuil de 5 %.

5.3 / Croisements entre races

Il n'existe pas, à notre connaissance, d'estimation de l'effet d'hétérosis sur le potentiel glycolytique du muscle dans les croisements entre races à PG « normal », mais on peut supposer qu'il est peu important, comme c'est le cas pour le pH ultime de la viande dans ces mêmes croisements (Sellier 1998). Par contre, dans les croisements F_1 impliquant la race Hampshire, un effet d'hétérosis fortement positif se manifeste et les porcs croisés Hampshire sont très proches des porcs de race pure Hampshire pour le PGPM (tableau 5). Selon toute vraisemblance, cette « dominance » de l'effet Hampshire en croisement trouve son origine dans la fréquence élevée de l'allèle majeur RN⁻ chez le Hampshire et l'effet presque complètement dominant de cet allèle sur le PG (voir figure 2 et tableau 3).

6 / Héritabilité

L'héritabilité du potentiel glycolytique du muscle a fait l'objet d'un nombre très restreint d'estimations jusqu'à ce jour. Comme le montre le tableau 6, il y a lieu de distinguer de ce point de vue les estimées relatives à deux lignées composites constituées au départ avec 30 à 50 % de gènes Hampshire (Le Roy *et al* 1994) des estimées relatives à une lignée Large White présumée indemne de l'allèle RN⁻ (Le Roy *et al* 1998). Dans le premier cas, les trois génotypes RN étaient, à l'époque de l'étude, présents dans les lignées étudiées et, du fait de l'effet considérable du génotype RN sur le caractère, les valeurs d'héritabilité du PG sont très élevées (plus de 0,80). Dans le second cas, les valeurs d'héritabilité sont nettement plus faibles et comprises entre 0,14 et 0,25. L'héritabilité du PG du muscle LD tend à être un peu plus forte quand le caractère est mesuré *in vivo*. On peut ajouter que, dans les lignées étudiées par Le Roy *et al* (1994), l'héritabilité polygénique, c'est-à-dire hors effet de l'allèle majeur RN⁻, est de l'ordre de 0,35 (Burlot 1994) et donc voisine de l'estimée de 0,25 trouvée chez le Large White par Le Roy *et al* (1998) pour le même caractère (PGIV du muscle LD). Rappelons que l'héritabilité du pH ultime est de l'ordre de 0,20 (Tribout *et al* 1996, Sellier 1998), valeur comparable à l'héritabilité du PGPM.

En accord avec les valeurs moyennes à fortes (selon la population concernée) trouvées pour l'héritabilité du PGIV, des évolutions génétiques substantielles ont été obtenues en réponse à une sélection visant à réduire le PGIV du muscle LD. Dans une lignée Large White présumée indemne de l'allèle majeur RN⁻, une réponse d'environ 25 µmol/g a été obtenue en 6 générations de sélection par Le Roy *et al* (1998). Cette réponse directe sur le PGIV représente un peu plus d'un écart type phénotypique alors que la réponse corrélative pour le PGPM du même muscle LD est voisine de 0,6 écart type phénotypique du caractère. Dans deux lignées (Laconie, Penshire) ségrégeant pour les allèles RN⁻ et rn⁺, la réponse directe à la sélection sur le PGIV a été encore plus importante puisqu'elle s'est élevée à – 40 µmol/g en deux ans (Le Roy *et al* 1994). La bimodalité de la distribution du PGIV (figure 2) dans de telles lignées permet d'identifier, pratiquement sans risque d'erreur, le génotype RN de tous les candidats à la sélection et a rendu possible, en peu de temps, l'éradication de l'allèle RN⁻ (Monin *et al* 1998).

Les valeurs moyennes à élevées de l'héritabilité du PG mesuré* in vivo *permettent de sélectionner efficacement sur ce critère.

Tableau 6. *Estimées de l'héritabilité du potentiel glycolytique du muscle.*

Etude	Modalité de mesure du PG	Population [1]	Muscle	h^2 ± erreur standard
Le Roy *et al* (1994)	*in vivo*	Laconie	LD	0,86
		Penshire	LD	0,90
Le Roy *et al* (1998)	*in vivo*	Large White	LD	0,25 ± 0,02
	post mortem	Large White	LD	0,15 ± 0,06
			Sm	0,14 ± 0,06
			SC	0,17 ± 0,05

[1] Laconie, Penshire : gène RN en ségrégation ; Large White : présumée indemne de l'allèle RN⁻.

7 / Relations avec les caractéristiques musculaires et la qualité de la viande

7.1 / Composition chimique du muscle

Les corrélations phénotypiques entre le potentiel glycolytique musculaire et les teneurs en eau, protéines et lipides sont le plus souvent inférieures à 0,20 en valeur absolue. C'est le cas notamment pour le taux de lipides intramusculaires. Pour la teneur en protéines du muscle LD, Lundström *et al* (1996) et Larzul *et al* (1998a et non publié) n'ont pas trouvé de liaison phénotypique notable avec le PGPM du même muscle alors que Le Roy *et al* (1996 et non publié) ont mis en évidence une corrélation négative significative avec le PGPM des muscles LD et Sm, que le calcul soit fait avec les trois génotypes RN confondus (environ – 0,50) ou intra génotypes RN (environ – 0,35). Cette dernière étude montre également que la corrélation phénotypique entre le PGPM et le taux de matière sèche des muscles LD ou SM est légèrement négative. Toutefois, selon Larzul *et al* (1998a et non publié), il y a une tendance à une liaison génétique positive (r_g d'environ 0,25) entre PGIV ou PGPM et taux de matière sèche du muscle LD. Par ailleurs, dans le muscle LD, le PGIV est lié génétiquement (r_g de l'ordre de 0,35) à la teneur en pigment, qui est l'un des indicateurs du caractère oxydatif du métabolisme énergétique musculaire.

Toutes les comparaisons réalisées entre phénotypes ou génotypes RN (Monin *et al* 1992, Estrade 1994, Lundström *et al* 1996, Enfält *et al* 1997a, Lebret *et al* 1998) montrent que les muscles LD ou Sm des animaux porteurs de l'allèle majeur RN$^-$ présentent une teneur en eau plus forte (+ 0,5 à 1 écart type du caractère) et une teneur en protéines plus faible (– 1 à – 1,5 écart type) par rapport aux animaux non porteurs. Cette élévation très significative du rapport eau/protéines associée à la présence de RN$^-$ avait été observée antérieurement chez les animaux de race Hampshire (Monin *et al* 1986, Barton-Gade 1988). La réduction de la teneur en protéines du muscle a été, avec la baisse du pH ultime de la viande, l'un des deux phénomènes ayant conduit à la mise en évidence de l'allèle majeur HF$^-$ par Wassmuth *et al* (1991). Enfin, il ne semble pas que le gène RN ait un effet notable sur le taux de lipides intramusculaires (Monin *et al* 1992, Lebret *et al* 1998).

Le rendement à la cuisson et le pouvoir de rétention d'eau, caractères associés au pH ultime de la viande, sont négativement liés au PG.

7.2 / Activités enzymatiques et caractéristiques des fibres musculaires

Le rapport des activités des enzymes lactate déshydrogénase (LDH) et citrate synthase (CS) est un indicateur de l'importance relative des voies glycolytique (LDH) et oxydative (CS) du métabolisme énergétique musculaire. Les données de Le Roy *et al* (1996) mettent en évidence une corrélation phénotypique significativement négative (de l'ordre de – 0,40) entre le PGPM des muscles LD et SM et le rapport LDH/CS du muscle LD (à la fois inter et intra génotypes RN). Selon Larzul *et al* (1997a), les liaisons phénotypiques sont très faibles entre le PG et les caractéristiques des fibres musculaires (pourcentages et surfaces relatives des différents types de fibres : voir Lefaucheur 1989). Toutefois, une corrélation négative, voisine de – 0,30, a été trouvée par Le Roy *et al* (1996 et non publié) entre le PGPM et le pourcentage de fibres de type αW (rapides glycolytiques).

Selon Larzul *et al* (1998a), il existe une corrélation génétique fortement négative entre le PGIV et le rapport LDH/CS dans le muscle LD. Les estimées des corrélations génétiques entre le PG et les caractéristiques des fibres musculaires sont parfois discordantes selon qu'on considère le PGIV ou le PGPM. Il apparaît cependant que l'augmentation du PGIV est génétiquement associée à une diminution du rapport des surfaces relatives occupées par les fibres αW et αR (rapides oxydo-glycolytiques). Au total, cette importance moindre des fibres αW, au profit des fibres αR, comme la diminution du rapport LDH/CS et l'augmentation de la teneur en pigment traduisent globalement une orientation vers un métabolisme énergétique musculaire plus oxydatif chez les porcs à PG génétiquement plus élevé. Ceci est en accord avec les résultats de plusieurs études concernant la race Hampshire (Essen-Gustavsson et Fjelkner-Modig 1985, Monin *et al* 1986, Ruusunen et Puolanne 1997) ou le gène RN (Estrade 1994, Lebret *et al* 1998). On peut toutefois noter que, dans l'étude de Lebret *et al* (1998), la diminution du rapport LDH/CS chez les porteurs de l'allèle RN$^-$ a été observée dans le muscle blanc LD mais pas dans le muscle rouge SC.

7.3 / Qualité de la viande

Le tableau 7 résume les valeurs moyennes des corrélations phénotypiques et génétiques entre le PG et les principaux caractères de qualité de la viande. Il n'y a pas de liaison vraiment notable entre le PG et la valeur du pH mesurée 1 heure *post mortem* (pH_1). En revanche, les caractères connus pour être associés au pH_u (rendement à la cuisson et, de façon moins étroite, couleur et pouvoir de rétention d'eau) le sont également au PG, avec des valeurs absolues des corrélations phénotypiques et génétiques allant respectivement de 0,10 à 0,40 et 0,20 à 0,70 pour le PGIV et de 0,20 à 0,45 et 0,35 à 0,75 pour le PGPM. Comme cela a été souligné précédemment à propos du pH ultime, les relations entre le PG et les autres caractères de qualité de la viande peuvent varier en fonction du niveau moyen du PG dans la population étudiée. Ainsi, dans les études de Le Roy *et al* (1996) et Lundström *et al* (1996), la corrélation phénotypique entre le PGPM (muscles LD ou Sm) et le rendement Napole (muscle Sm) est en moyenne de – 0,50 chez les animaux non porteurs de l'allèle majeur RN$^-$, mais seulement de – 0,10 chez les animaux porteurs de RN$^-$.

Tableau 7. *Corrélations phénotypiques (r_p) et génétiques (r_g) entre le potentiel glycolytique de muscles de type blanc (*Longissimus dorsi *: LD, ou* Semimembranosus *: Sm) et des caractères de qualité de la viande. GS :* Gluteus superficialis*, AF :* Adductor femoris*, BF :* Biceps femoris*.*

Caractère de qualité de la viande (muscles concernés)	Potentiel glycolytique musculaire				Références [1]
	in vivo (LD)		*post mortem* (LD ou Sm)		
	r_p	r_g	r_p	r_g	
pH1 (LD)	0,10	0,05	– 0,05	– 0,25	3,6,8
pH_u (LD, Sm, GS, BF, AF)	– 0,40	– 0,50	– 0,55	– 0,90	1,3,5,6,7,8
Réflectance (LD, GS, BF)	0,20	0,30	0,40	0,50	1,3,6,7,8
Pouvoir de rétention d'eau (LD, GS, BF) [2]	– 0,10	– 0,20	– 0,20	– 0,35	1,3,6,7,8
Rendement Napole (Sm) ou rendement technologique « jambon cuit »	– 0,40	– 0,70	– 0,45	– 0,75	1,2,3,4,6,7,8
Force de cisaillement [3]	–	–	– 0,20	–	7

[1] Références : 1 – Sellier *et al* (1988 et non publié), 2 – Fernandez *et al* (1990), 3 – Guéblez *et al* (1993 et non publié), 4 – Le Roy *et al* (1994), 5 – Przybylski *et al* (1994), 6 – Le Roy *et al* (1996 et non publié), 7 – Lundström *et al* (1996), 8 – Larzul *et al* (1998a et non publié).
[2] Temps d'imbibition ou perte d'exsudat de la viande fraîche.
[3] Mesure mécanique de la dureté de la viande.

Les mécanismes responsables du moindre rendement à la cuisson de la viande provenant de porcs à PG génétiquement augmenté (notamment les animaux porteurs de RN^- ou de race Hampshire) ont été discutés par Fernandez *et al* (1991) et Sellier et Monin (1994). Il est vraisemblable que les effets de deux facteurs s'additionnent. Le premier de ces facteurs est l'abaissement du pH ultime dont le rôle est bien connu. Pour le jambon supérieur cuit en moule individuel, son effet peut être estimé à environ 1 point de rendement par 0,1 unité pH (Ollivier et Potier 1975). Il agit par une réduction de l'espace intramyofibrillaire dans lequel est retenue la plus grande part de l'eau du muscle, mais peut-être aussi en modifiant les propriétés du gel de protéines formé lors de la cuisson et qui contribue à la rétention de l'eau (Offer et Knight 1988). Ceci n'explique qu'une partie des diminutions de rendement, de l'ordre de 4 à 6 %, observées dans ces conditions de cuisson. Le deuxième effet en cause serait un effet direct de la plus forte teneur en glycogène du muscle. L'eau associée au glycogène musculaire (2 à 4 g d'eau par g de glycogène) est vraisemblablement libérée au cours de la glycogénolyse *post mortem* et de la cuisson, et cette eau libre se trouve en excès par rapport aux protéines avec lesquelles elle est susceptible de se lier, d'où un accroissement substantiel de la perte d'eau pendant la cuisson (Monin *et al* 1987b).

Quant aux relations entre le PG et les qualités sensorielles de la viande, elles n'ont été étudiées à ce jour qu'à travers l'effet du génotype RN. Les résultats de Le Roy *et al* (1996) et Lundström *et al* (1996) concordent sur un point, à savoir une meilleure note de flaveur de la viande associée à l'allèle RN^-. Par contre, alors que Lundström *et al* (1996) et Enfält *et al* (1997c) ont mis en évidence un léger avantage des porteurs de RN^- pour la force de cisaillement, Le Roy *et al* (1996) ont montré que l'allèle RN^- a un effet défavorable sur la texture de la viande appréciée par analyse sensorielle (notes de tendreté et de moelleux).

8 / Relations avec les caractères de croissance et de composition corporelle

8.1 / Vitesse de croissance

Aucune association vraiment notable entre le potentiel glycolytique musculaire et la vitesse de croissance n'a été mise en évidence, tant au niveau phénotypique que génétique (Le Roy *et al* 1994, Larzul 1997). Cependant, la tendance va dans le sens d'une liaison très légèrement positive entre PG et vitesse de croissance : ainsi, Larzul (1997) a trouvé en race Large White une corrélation génétique de 0,15 ± 0,07 entre le PGIV du muscle LD et le gain moyen quotidien. Concernant l'effet du gène RN, Le Roy *et al* (1996) n'ont pas trouvé de différence entre les génotypes homozygotes RN^-RN^- et rn^+rn^+ pour le gain moyen quotidien, alors que le gain moyen quotidien des animaux hétérozygotes RN^-rn^+ était supérieur à celui des animaux rn^+rn^+. Ce dernier résultat a été confirmé par les travaux de Enfält *et al* (1997a).

8.2 / Composition corporelle

Il existe une bonne concordance entre les études réalisées à ce jour pour indiquer que le PG est phénotypiquement lié de façon positive au rapport muscle/gras de la carcasse. Cette liaison est statistiquement significative mais reste assez modeste : les valeurs absolues des estimées de corrélations phénotypiques entre le PG (PGIV ou PGPM) et les indicateurs usuels de composition corporelle (taux de muscle, épaisseur de lard dorsal) sont comprises pour la plupart d'entre elles entre 0,10 et 0,25 (Sellier *et al* 1988, Le Roy *et al* 1994 et 1996, Larzul 1997). Il en est de même pour les corrélations génétiques entre les mêmes caractères (Le Roy *et al* 1994, Larzul 1997). On peut toutefois relever les valeurs positives particulièrement élevées (en moyenne 0,60) trouvées par Larzul (1997) pour les corréla-

tions génétiques entre le PGIV ou le PGPM du muscle LD et certains indicateurs du développement de ce muscle (surface de noix de côtelette, nombre total de fibres). Selon Sellier (1998), la valeur moyenne de la littérature est de l'ordre de – 0,15 pour la corrélation génétique entre pH_u et taux de muscle.

Le PG est lié positivement au taux de muscle de la carcasse.

La liaison génétique positive entre PG et taux de muscle est corroborée par les résultats des comparaisons entre génotypes RN : les porteurs de l'allèle RN^-, à l'état homozygote ou hétérozygote, présentent un taux de muscle supérieur de 1 à 1,5 point (soit 0,3 à 0,5 écart type du caractère) par rapport aux homozygotes rn^+rn^+ selon Le Roy *et al* (1996) et Enfält *et al* (1997a). Selon ces derniers auteurs, l'accroissement du développement musculaire touche uniquement, dans le jambon, les muscles à métabolisme principalement glycolytique. L'effet du gène RN sur le rapport muscle/gras de la carcasse provient plus de l'augmentation du développement musculaire (poids de la longe et du jambon) que de la réduction de l'adiposité de la carcasse (poids de la bardière et de la panne) d'après les résultats de Le Roy *et al* (1996). Remarquons enfin que Enfält *et al* (1997c) n'ont pas trouvé de différence notable de composition corporelle entre porteurs et non porteurs de RN^- au sein de la race Hampshire.

Conclusion

Le rôle joué par les faibles réserves en glycogène du muscle au moment de l'abattage était connu depuis longtemps pour expliquer l'apparition de viandes à pH ultime très élevé. Toutefois, le véritable développement de la notion de potentiel glycolytique du muscle est relativement récent, puisqu'il remonte à une quinzaine d'années. L'intérêt de ce caractère, en tant que facteur explicatif d'une partie des variations de la qualité de la viande de porc, est aujourd'hui établi, à travers l'effet Hampshire et le gène majeur RN. Dans la mesure où le potentiel glycolytique du muscle peut être déterminé sur l'animal vivant, il est devenu un critère de sélection d'utilisation plus facile. Dans le cas particulier des populations porcines où le gène majeur RN est en ségrégation, l'intérêt de ce critère a été démontré par Le Roy *et al* (1994) pour l'éradication de l'allèle RN^- responsable d'une élévation très importante du potentiel glycolytique. Comme l'a montré l'étude prospective de Larzul *et al* (1998b), l'utilisation de ce critère de sélection présente également un intérêt dans d'autres programmes d'amélioration génétique de la qualité de la viande de porc (populations indemnes de l'allèle RN^-).

Remerciements

Une part importante des résultats récents cités dans cet article provient du projet « régulation du potentiel glycolytique musculaire », conduit dans le cadre du programme INRA-Agrobio lancé en 1990. Nous remercions toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce projet, notamment A. Talmant et P. Vernin (SRV Theix), J. Gogué et son équipe (Domaine de Bourges - Avord), J.C. Caritez et son équipe, H. Juin (Domaine du Magneraud), H. Lagant (SGQA Jouy en Josas), L. Lefaucheur, P. Ecolan, B. Lebret et J. Mourot (SRP Saint-Gilles), B. Jacquet (CTSCCV Maisons Alfort) et J.M. Elsen (SAGA Toulouse).

Références bibliographiques

Barton-Gade P.A., 1988. The effect of breed on meat quality characteristics in pigs. In : Proc. 34th Int. Congr. Meat Sci. Technol., Brisbane, part B, 568-570.

Bendall J.R., 1973. *Post mortem* changes in muscle. In : G.H. Bourne (ed), Structure and Function of Muscle, 243-309. Academic Press, New York.

Burlot T., 1994. Etude de la variabilité génétique du potentiel glycolytique du muscle dans deux lignées synthétiques porcines. Mémoire de fin d'études, ISA Beauvais, 43 p.

Charpentier J., 1968. Glycogénolyse *post mortem* du muscle *longissimus dorsi* de porc. Ann. Zootech., 17, 429-443.

Charpentier J., Monin G., Ollivier L., 1971. Correlations between carcass characteristics and meat quality in Large White pigs. In : Proc. 2nd Int. Symposium on Condition and Meat Quality of Pigs, 255-260. Pudoc, Wageningen.

Dalrymple R.H., Kastenschmidt L.L., Cassens R.G., 1973. Glycogen and phosphorylase in developing red and white muscle. Growth, 37, 19-34.

Enfält A.C., Lundström K., Hansson I., Johansen S., Nyström P.E., 1997a. Comparison of non-carriers and heterozygous carriers of the RN^- allele for carcass composition, muscle distribution and technological meat quality in Hampshire-sired pigs. Livest. Prod. Sci., 47, 221-229.

Enfält A.C., Lundström K., Hansson I., Lundeheim N., Nyström P.E., 1997b. Effects of outdoor rearing and sire breed (Duroc or Yorkshire) on carcass composition and sensory and technological meat quality. Meat Sci., 45, 1-15.

Enfält A.C., Lundström K., Karlsson A., Hansson I., 1997c. Estimated frequency of the RN^- allele in Swedish Hampshire pigs and comparison of glycolytic potential, carcass composition, and technological meat quality among Swedish Hampshire, Landrace, and Yorkshire pigs. J. Anim. Sci., 75, 2924-2935.

Essen-Gustavsson B., Fjelkner-Modig S., 1985. Skeletal muscle characteristics in different breeds of pigs in relation to sensory properties of meat. Meat Sci., 13, 33-47.

Essen-Gustavsson B., Lindholm A., 1984. Fiber types and metabolic characteristics in muscles of wild boars, normal and halothane sensitive Swedish Landrace pigs. Comp. Biochem. Physiol., 78A, 67-71.

Estrade M., 1994. Etude de l'expression métabolique du gène RN^-. Thèse de Doctorat, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 132 p.

Feddern E., Krieter J., Kalm E., 1994. Verlauf der postmortalen Glykogenolyse und Merkmale des Fleischbeschaffenheit bei Hampshire-Reinzuchttieren und verschieden Kreuzungskombinationen. Arch. Tierz., 37, 229-243.

Fernandez X., Guéblez R., 1992. Relationship between lactate and glycogen contents and pH values in *post mortem Longissimus* muscle of the pig. In : Proc. 38th Int. Congr. Meat Sci. Technol., Clermont-Ferrand, vol. 3, 355-358.

Fernandez X., Tornberg E., 1991. A review of the causes of variation in muscle glycogen content and ultimate pH in pigs. J. Muscle Foods, 2, 209-235.

Fernandez X., Naveau J., Talmant A., Monin G., 1990. Distribution du potentiel glycolytique dans une population porcine et relation avec le rendement Napole. Journées Rech. Porcine en France, 22, 97-100.

Fernandez X., Lefaucheur L., Guéblez R., Monin G., 1991. Paris ham processing : technological yield as affected by residual glycogen content of muscle. Meat Sci., 29, 121-128.

Fernandez X., Lefaucheur L., Candek M., 1995. Comparative study of two classifications of muscle fibres : consequences for the photometric determination of glycogen according to fibre type in red and white muscle of the pig. Meat Sci., 41, 225-235.

Guéblez R., Sellier P., Fernandez X., Runavot J.P., 1993. Comparaison des caractéristiques physico-chimiques et technologiques des tissus maigre et gras de trois races porcines françaises (Large White, Landrace Français et Piétrain). 1 – Caractéristiques du tissu maigre. Journées Rech. Porcine en France, 25, 5-11.

Hedrick H.B., Leavitt R.K., Alexander M.A., 1968. Variation in porcine muscle quality of Duroc and Hampshire barrows. J. Anim. Sci., 27, 48-52.

Jacquet B., Ollivier L., 1971. Résultats d'une expérience de croisement Piétrain x Large White. II. Aptitude du jambon à la transformation en jambon de Paris. Journées Rech. Porcine en France, 3, 23-33.

Janss L.L.G., Van Arendonk J.A.M., Brascamp E.W., 1997. Bayesian statistical analyses for presence of single genes affecting meat quality traits in a crossed pig population. Genetics, 145, 395-408.

Kocwin-Podsiadla M., Przybylski W., Kuryl J., Talmant A., Monin G., 1995. Muscle glycogen level and meat quality in pigs of different halothane genotypes. Meat Sci., 40, 121-125.

Krieter J., Lang J.J., Looft C., Kalm E., 1990. Verlauf der postmortalen Glykogenolyse beim Schwein. Fleischwirtschaft, 70, 1097-1098.

Laborde D., Talmant A., Monin G., 1985. Activités enzymatiques métaboliques et contractiles de 30 muscles du Porc. Relations avec le pH ultime atteint après la mort. Reprod. Nutr. Dévelop., 25, 619-628.

Larzul C., 1997. Variabilité génétique d'une mesure *in vivo* du potentiel glycolytique musculaire chez le porc. Relations avec les performances, les caractéristiques du muscle et la qualité technologique des viandes. Thèse de Doctorat, INA-PG, 119 p + annexes.

Larzul C., Lefaucheur L., Ecolan P., Gogué J., Talmant A., Sellier P., Le Roy P., Monin G., 1997a. Phenotypic and genetic parameters for *Longissimus* muscle fiber characteristics in relation to growth, carcass and meat quality traits in Large White pigs. J. Anim. Sci., 75, 3126-3137.

Larzul C., Le Roy P., Guéblez R., Talmant A., Gogué J., Sellier P., Monin G., 1997b. Effect of halothane genotype (*NN, Nn, nn*) on growth, carcass and meat quality traits of pigs slaughtered at 95 kg or 125 kg live weight. J. Anim. Breed. Genet., 114, 309-320.

Larzul C., Le Roy P., Gogué J., Talmant A., Jacquet B., Lefaucheur L., Ecolan P., Sellier P., Monin G., 1998a. Selection for reduced muscle glycolytic potential in Large White pigs. II – Correlated responses in meat quality and muscle compositional traits. Genet. Sel. Evol., soumis pour publication.

Larzul C., Le Roy P., Sellier P., Jacquet B., Gogué J., Talmant A., Vernin P., Monin G., 1998b. Le potentiel glycolytique du muscle mesuré sur le porc vivant : un nouveau critère de sélection pour la qualité de la viande ? Journées Rech. Porcine en France, 30, 81-85.

Lawrie R.A., 1955. Residual glycogen at high ultimate pH in horse muscle. Biochem. Biophys. Acta, 17, 282-290.

Lebret B., Le Roy P., Monin G., Lefaucheur L., Caritez J.C., Talmant A., Elsen J.M., Sellier P., 1998. Influence of the three RN genotypes on chemical composition, enzyme activities and myofiber characteristics of porcine skeletal muscle. J. Anim. Sci., soumis pour publication.

Lefaucheur L., 1989. Les différents types de fibres musculaires chez le porc. Conséquences sur la production de viande. INRA Prod. Anim., 2, 205-213.

Le Roy P., Naveau J., Elsen J.M., Sellier P., 1990. Evidence for a new major gene influencing meat quality in pigs. Genet. Res., Camb., 55, 33-40.

Le Roy P., Przybylski W., Burlot T., Bazin C., Lagant H., Monin G., 1994. Etude des relations entre le potentiel glycolytique du muscle et les caractères de production dans les lignées Laconie et Penshire. Journées Rech. Porcine en France, 26, 311-314.

Le Roy P., Monin G., Elsen J.M., Caritez J.C., Talmant A., Lebret B., Lefaucheur L., Mourot J., Juin H., Sellier P., 1996. Effect of the RN genotype on growth and carcass traits in pigs. In : Proc. 47th Ann. Meet. Eur. Assoc. Anim. Prod., Lillehammer, vol. 2, 311 (abstr.).

Le Roy P., Larzul C., Gogué J., Talmant A., Monin G., Sellier P., 1998. Selection for reduced muscle glycolytic potential in Large White pigs. I – Direct responses. Genet. Sel. Evol., soumis pour publication.

Lundström K., Andersson A., Hansson I., 1996. Effect of the RN gene on technological and sensory meat quality in crossbred pigs with Hampshire as terminal sire. Meat Sci., 42, 145-153.

Maassen-Francke B., Krieter J., Kalm E., 1991. Vergleichende Untersuchungen über Wachstum, Fleischbeschaffenheit und postmortale Glykogenolyse bei verschiedenen Schweinerassen. Züchtungskunde, 63, 366-374.

Mariani P., Lundström K., Gustafsson U., Enfält A.C., Juneja R.K., Andersson L., 1996. A major locus (RN) affecting muscle glycogen content is located on pig chromosome 15. Mammal. Genome, 7, 52-54.

Marinova P., Lefaucheur L., Fernandez X., Monin G., 1992. Relationship between metabolism and glycogen content in skeletal muscle fibers of Large White and Hampshire crossbred pigs. J. Muscle Foods, 3, 91-97.

Milan D., Le Roy P., Woloszyn N., Caritez J.C., Elsen J.M., Sellier P., Gellin J., 1995. The RN locus for meat quality maps to pig chromosome 15. Genet. Sel. Evol., 27, 195-199.

Milan D., Woloszyn N., Yerle M., Le Roy P., Bonnet M., Riquet J., Lahbib-Mansais Y., Caritez J.C., Robic A., Sellier P., Elsen J.M., Gellin J., 1996. Accurate mapping of the « acid meat » RN gene on genetic and physical maps of pig chromosome 15. Mammal. Genome, 7, 47-51.

Monin G., 1988. Evolution *post mortem* du tissu musculaire et conséquences sur les qualités de la viande de porc. Journées Rech. Porcine en France, 20, 201-214.

Monin G., Sellier P., 1985. Pork of low technological quality with a normal rate of muscle pH fall in the immediate *post-mortem* period : the case of the Hampshire breed. Meat Sci., 13, 49-63.

Monin G., Sellier P., Ollivier L., Goutefongea R., Girard J.P., 1981. Carcass characteristics and meat quality of halothane negative and halothane positive Piétrain pigs. Meat Sci., 5, 413-423.

Monin G., Gruand J., Laborde D., Sellier P., 1984. L'effet Hampshire sur les qualités technologiques de la viande de porc. Journées Rech. Porcine en France, 16, 59-64.

Monin G., Talmant A., Laborde D., Zabari M., Sellier P., 1986. Compositional and enzymatic characteristics of the *Longissimus dorsi* muscle from Large White, halothane-positive and halothane-negative Piétrain, and Hampshire pigs. Meat Sci., 16, 307-316.

Monin G., Mejenes-Quijano A., Talmant A., Sellier P., 1987a. Influence of breed and muscle metabolic type on muscle glycolytic potential and meat pH in pigs. Meat Sci., 20, 149-158.

Monin G., Talmant A., Valin C., 1987b. A possible relation between muscle residual glycogen and yield of meat processing by curing and cooking. In : Proc. 33rd Int. Congr. Meat Sci. Technol., Helsinki, 6-21.

Monin G., Brard C., Vernin P., Naveau J., 1992. Effects of the RN^- gene on some traits of muscle and liver in pigs. In : Proc. 38th Int. Congr. Meat Sci. Technol., Clermont-Ferrand, vol. 3, 391-394.

Monin G., Sellier P., Bonneau M., 1998. Trente ans d'évolution de la notion de qualité de la carcasse et de la viande de porc. Journées Rech. Porcine en France, 30, 13-27.

Naveau J., 1986. Contribution à l'étude du déterminisme génétique de la qualité de viande porcine. Héritabilité du rendement technologique Napole. Journées Rech. Porcine en France, 18, 265-276.

Naveau J., Pommeret P., Lechaux P., 1985. Proposition d'une méthode de mesure du rendement technologique : la « méthode Napole ». Techni-porc, 8(6), 7-13.

Offer G., Knight P., 1988. The structural basis of water-holding in meat. Part 1 : General principles and water uptake in meat processing. Develop. Meat Sci., 4, 63-172.

Ollivier L., Meslé L., 1963. Résultats d'un contrôle de descendance portant sur la qualité de la viande chez le porc. Ann. Zootech., 12, 173-179.

Ollivier L., Potier D., 1975. L'amélioration de la qualité de la viande porcine par la sélection. Journées Rech. Porcine en France, 7, 293-301.

Przybylski W., Vernin P., Monin G., 1994. Relationship between glycolytic potential and ultimate pH in bovine, porcine and ovine muscles. J. Muscle Foods, 5, 245-255.

Reinsch N., Looft C., Rudat I., Kalm E., 1997. The Kiel RN experiment : final porcine chromosome 15 mapping results. J. Anim. Breed. Genet., 114, 133-142.

Ruusunen M., Puolanne E., 1997. Comparison of histochemical properties of different pig breeds. Meat Sci., 45, 119-125.

Sayre R.N., Briskey E.J., Hoekstra W.G., 1963. Comparison of muscle characteristics and *post mortem* glycolysis in three breeds of swine. J. Anim. Sci., 22, 1012-1020.

Schöberlein L., 1976. Die Schussbiopsie : eine neue Methode zur Entnahme von Muskelproben. Monatsh. Vet. Med., 31, 457-460.

Sellier P., 1982. Le choix de la lignée mâle du croisement terminal chez le porc. Journées Rech. Porcine en France, 14, 159-182.

Sellier P., 1998. Genetics of meat and carcass traits. In : M.F. Rothschild and A. Ruvinsky (eds), The Genetics of the Pig, 463-510. CAB International, Wallingford Oxon, UK.

Sellier P., Jacquet B., 1973. Comparaison de porcs Hampshire x Large White et Piétrain x Large White. Journées Rech. Porcine en France, 5, 173-180.

Sellier P., Monin G., 1994. Genetics of pig meat quality : a review. J. Muscle Foods, 5, 187-219.

Sellier P., Monin G., Houix Y., Dando P., 1984. Qualité de la viande de quatre races porcines : relations avec la sensibilité à l'halothane et l'activité créatine phosphokinase plasmatique. Journées Rech. Porcine en France, 16, 65-74.

Sellier P., Mejenes-Quijano A., Marinova P., Talmant A., Jacquet B., Monin G., 1988. Meat quality as influenced by halothane sensitivity and ultimate pH in three porcine breeds. Livest. Prod. Sci., 18, 171-186.

Talmant A., Fernandez X., Sellier P., Monin G., 1989. Glycolytic potential in *Longissimus dorsi* muscle of Large White pigs, as measured after *in vivo* sampling. In : Proc. 35th Int. Congr. Meat Sci. Technol., Roskilde, Denmark, vol. 3, 1129-1132.

Terlouw C., Rybarczyk P., Fernandez X., Blinet P., Talmant A., 1997. Comparaison de la réactivité au stress des porcs de races Large White et Duroc. Conséquences sur des indicateurs de qualités des viandes. Journées Rech. Porcine en France, 29, 383-390.

Tribout T., Garreau H., Bidanel J.P., 1996. Paramètres génétiques de quelques caractères de qualité de la viande dans les races porcines Large White et Landrace français. Journées Rech. Porcine en France, 28, 31-38.

Warriss P.D., Bevis E.A., Ekins P.J., 1989. The relationships between glycogen stores and muscle ultimate pH in commercially slaughtered pigs. Brit. Vet. J., 145, 378-383.

Wassmuth R., Glodek P., 1992. Einfluss des « Hampshirefaktors » und der Standzeit auf das glykolytische Potential und die Fleischbeschaffenheit bei Schweinen. Fleischwirtschaft, 72, 1299-1302.

Wassmuth R., Surmann H., Glodek P., 1991. Untersuchungen zum « Hampshirefaktor » in der Fleischbeschaffenheit von Schweinen. Züchtungskunde, 63, 445-455.

Abstract

Genetic variability of muscle glycolytic potential in pigs.

This review presents the current state of knowledge on the genetic variability of muscle glycolytic potential (GP) in pigs. This trait refers to the *intra vitam* glycogen content of muscle, and is defined as the potential of lactic acid production during *post mortem* glycolysis. Muscle GP depends on the muscle considered, and is higher in white than in red muscles. Muscle GP also depends on the time of measurement : it is higher when the muscle sample is removed by biopsy on resting live animals than when it is removed from the carcass within one hour after slaughter. The relationship of ultimate pH of meat with GP is linear, up to a plateau occurring beyond a muscle-dependent GP threshold value. Muscle GP is strongly influenced by the RN major gene (« acid meat » gene) which is at the origin of the particular position occupied in this respect by the Hampshire breed (« Hampshire effect »). The RN^- allele, responsible for the large increase in GP (+ 70 %) in fast-white muscles (e.g. *Longissimus dorsi*), is almost completely dominant. Independently of the RN gene, GP shows an appreciable polygenic variability (heritability of 20-25 %). This trait is positively related to carcass lean to fat ratio and to residual glycogen content of meat, whereas it is negatively related to ultimate pH and cooking yield of meat. The RN^- carriers show an increased water to protein ratio in muscle. There are indications that the energetic metabolism of muscle is more oxidative in animals with a genetically higher GP. Muscle glycolytic potential, which can be assessed on the live animal (*Longissimus dorsi* biopsy), is a criterion of selection to be taken into consideration for genetic improvement of pig meat quality.

Larzul C., Le Roy P., Monin G., Sellier P., 1998. Variabilité génétique du potentiel glycolytique du muscle chez le porc. INRA Prod. Anim., 11, 183-197.