HAL
open science

Métabolisme énergético-protéique des tissus musculaires

Isabelle Ortigues Marty, Véronique Santé-Lhoutellier, Didier Remond, Jean-François J.-F. Hocquette, Isabelle Savary-Auzeloux

To cite this version:

Isabelle Ortigues Marty, Véronique Santé-Lhoutellier, Didier Remond, Jean-François J.-F. Hocquette, Isabelle Savary-Auzeloux. Métabolisme énergético-protéique des tissus musculaires. Muscles et Viande des Ruminants, Editions Quae, 306 p, 2010, 978-2-7592-0877-7. hal-02817220

HAL Id: hal-02817220

https://hal.inrae.fr/hal-02817220

Submitted on 6 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.

Muscle et viande de ruminant

Muscle_Viande.indd II 07/09/2010 12:52:53

Muscle et viande de ruminant

D. Bauchart,
B. Picard,

coordinateurs

Éditions Quæ
c/o Inra, RD 10, 78026 Versailles Cedex

Collection Synthèses

Gestion participative des forêts d'Afrique centrale
Daou Véronique Joiris, Patrice Bigombé Logo, coord.
2010, 248 p.

Introductions d'espèces dans les milieux aquatiques.
Faut-il avoir peur des invasions biologiques ?
Jean-Nicolas Beisel et Christian Lévêque
2010, 248 p.

Les espaces du vent
Jean Riser
2010, 264 p.

Les invasions biologiques, une question de natures et de sociétés
Robert Barbault et Martine Atramentowicz, coord.
2010, 192 p.

Hétérosis et variétés hybrides en amélioration des plantes
André Gallais
2009, 376 p.

Éthologie appliquée.
Comportements animaux et humains, questions de société
Alain Boissy, Minh-Hà Pham-Delègue et Claude Baudoin, coord.
2009, 264 p.

© Éditions Quæ, 2010
ISBN : 978-2-7592-0877-7 ISSN : 1777-4624

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6e.

Préface

Les ouvrages en langue française faisant le point des connaissances scientifiques sur la production, la caractérisation et la qualité de la viande sont suffisamment rares pour que soit saluée l'initiative de Dominique Bauchart et Brigitte Picard, directeurs de recherche au centre Inra de Clermont-Ferrand/Theix, qui ont coordonné cet ouvrage collectif consacré au muscle et à la viande de ruminants. Cette situation contraste fortement avec celle qui prévaut de longue date dans la littérature de langue anglaise, où sont régulièrement publiés, dans ce domaine, de nombreux ouvrages de synthèse, auxquels sont certes souvent associés des chercheurs français, mais qui ne donnent qu'une vue fragmentaire de leur expertise.

L'ouvrage *Muscle et viande de ruminant* fera donc date au même titre que quelques ouvrages traitant de la production, de la transformation ainsi que de la qualité des viandes et produits carnés et publiés au cours des années 1980, parmi lesquels on peut citer :

Hygiène et technologie de la viande fraîche. Coordonné par Bernard-Louis Dumont (Inra) et publié par le CNRS en 1982, cet ouvrage fut le fruit des travaux d'une commission spécialisée du CNERNA (Centre national d'études et de recommandations sur la nutrition et l'alimentation) ;

Production de viande bovine. Coordonné par Didier Micol (Inra) et édité en 1986 par l'Inra, cet ouvrage fut le fruit des XVes Journées du « Grenier de Theix » tenues à Clermont-Ferrand ;

Technologie de la viande et des produits carnés, coordonné par Jean-Pierre Girard (Inra) et publié par Tec et Doc (Lavoisier) en 1988.

L'ouvrage *Muscle et viande de ruminant* présente l'originalité de regrouper l'ensemble des domaines scientifiques, allant de la production jusqu'à la consommation de la viande. Toutefois, compte tenu de l'étendue du domaine considéré, une sélection a dû être réalisée pour ne traiter que les secteurs dans lesquels des avancées significatives des connaissances ont été récemment réalisées et pour décrire la situation actuelle de la production et de la consommation des viandes de ruminants en France. L'ouvrage est ainsi constitué de vingt chapitres structurés en cinq parties, dont une large part a été rédigée principalement par les chercheurs du centre Inra de Clermont-Ferrand/Theix, témoignant ainsi de l'expertise accumulée sur ce site depuis une quarantaine d'années dans le domaine de la production et de la transformation des viandes. Deux unités, Recherche sur les herbivores (URH) et Qualité des produits animaux (Quapa), ont particulièrement contribué à la rédaction des chapitres portant sur :

la diversité des systèmes de production bovine et ovine et leurs incidences sur les caractéristiques liées à l'animal et la qualité de la carcasse et de la viande ;

Muscle_Viande.indd V 07/09/2010 12:52:53

l'identification de l'origine raciale et des régimes alimentaires des animaux à l'aide de traceurs moléculaires, isotopiques, optiques ou génomiques dans la perspective du suivi des cahiers des charges de production et d'une meilleure information du consommateur ;

l'état des connaissances sur l'ontogénèse du muscle, sa structure et ses métabolismes lipidique et protéique en relation avec les propriétés de la viande, principalement sa tendreté ;

les apports de la génomique fonctionnelle pour identifier de nouveaux marqueurs (gènes ou protéines) des qualités sensorielles de la viande, afin de mieux les contrôler et d'en diminuer la variabilité ;

les qualités nutritionnelles en relation avec les facteurs d'élevage, avec une attention particulière sur la composition qualitative et quantitative en acides gras polyinsaturés non conjugués (dont les oméga 3 et oméga 6) et conjugués (acides linoléiques conjugués) ayant un fort impact sur la santé humaine ;

les nouvelles connaissances sur la valeur santé des protides de la viande, en relation avec la présence de peptides à activité biologique et avec la cinétique rapide de digestion des protéines de la viande, facteur limitant de la fonte musculaire chez la personne âgée ;

l'impact des traitements technologiques sur les qualités de la viande, et notamment sur les phénomènes d'oxydation des lipides et des protéines au cours de la conservation et de la cuisson.

En outre, des chercheurs d'autres unités Inra, auxquels ont été associés des partenaires extérieurs, ont aussi contribué à cet ouvrage pour leurs compétences complémentaires dans les domaines de la sécurité microbiologique (Micalis, centre de Jouy-en-Josas), de l'économie de la consommation (Aliss, centre d'Ivry), de la santé humaine (Xénobiotiques, centre de Toulouse) et de la génomique (Gabi, centre de Jouy-en-Josas).

La publication de cet ouvrage intervient dans un contexte très difficile pour les filières bovine et ovine. Depuis le milieu des années 1980, période au cours de laquelle elle avait atteint sa valeur maximale, la consommation de viande de ruminant a chuté en France de manière quasi continue. La consommation de viande bovine (bœuf et veau) a ainsi chuté de 25 % en vingt-cinq ans, et la situation est encore plus délicate pour la viande ovine. Outre le prix élevé de la viande de ruminant et la variabilité de sa qualité sensorielle, la dégradation de l'image de cette viande pour des raisons de santé (incidence sur les maladies cardio-vasculaires et le cancer colorectal), éthiques (utilisation passée d'hormones et de farines animales dans l'alimentation, souffrance à l'abattage), de sécurité sanitaire (toxi-infections par des *Escherichia coli* entéro-hémorragiques) et plus récemment d'impact environnemental, a certainement joué un rôle majeur dans la diminution de sa consommation.

Les travaux de recherche conduits au cours des dernières années, mettant en œuvre les plus récents développements scientifiques, ouvrent des voies prometteuses pour assurer la viabilité des filières de production de ruminant. Les résultats de ces travaux décrits dans cet ouvrage montrent que des moyens existent pour adapter les systèmes de production à la demande, améliorer les qualités sensorielles

Muscle_Viande.indd VI 07/09/2010 12:52:53

et nutritionnelles de la viande, tracer les modes de conduite et garantir la sécurité du consommateur. À ce titre, cet ouvrage devrait intéresser non seulement un très large public d'enseignants, de chercheurs et d'étudiants en agriculture, en sciences animales (physiologie, génétique, nutrition), en nutrition humaine et en technologie de la viande, mais aussi tous les acteurs professionnels des filières bovine et ovine depuis la sélection des animaux jusqu'au consommateur.

Joseph Culioli

Directeur de recherche Inra

Muscle_Viande.indd VII 07/09/2010 12:52:53

Table des matières

Préface V

PARTIE 1. SYSTÈMES DE PRODUCTION DE VIANDE

1. Viande bovine en France. Quels types de production pour quel produit ? 3
Didier Micol et Michel Lherm

Les volumes de production bovine 3

Des types divers de production 4

Conclusion 13

2. Viande ovine en France. Quels systèmes de production pour quels produits ? 15
Marc Benoit et Sophie Prache

Introduction 15

Une grande diversité de races et de systèmes de production 16

Les modalités d'élevage des agneaux et leurs conséquences 19

Des systèmes d'élevage ovin durables 23

Conclusion 24

3. Facteurs de variation liés à l'animal et prédiction des caractéristiques de la carcasse des bovins 27
Florence Garcia-Launay et Didier Micol

De l'animal vivant à la carcasse 27

Prédiction de la croissance et de la composition de la carcasse : un modèle mécaniste 31

Conclusion 38

4. Traçabilité analytique des produits carnés : origine et alimentation de l'animal 39
Sophie Prache et Hubert Levéziel

Introduction 39

Traçabilité de l'alimentation 39

Traçabilité de l'origine 47

Muscle_Viande.indd IX 07/09/2010 12:52:53

Conclusion 50

Références bibliographiques 53

PARTIE 2. STRUCTURE, CROISSANCE ET MÉTABOLISME DES TISSUS MUSCULAIRES

5. Structure et fonction des constituants du muscle squelettique 63
Catherine Jurie et Anne Listrat

Le tissu conjonctif 63

Caractéristiques des fibres musculaires 67

Caractéristiques et distribution des différents types de fibres musculaires 69

Compatibilité entre les différentes classifications 71

6. Ontogenèse du muscle et prédiction des propriétés musculaires 73
Isabelle Cassar-Malek, Anne Listrat, Florence Garcia-Launay et Brigitte Picard

La myogenèse 73

Prédiction des propriétés musculaires 77

7. Métabolisme lipidique des tissus musculaires et adipeux 81
Muriel Bonnet, Dominique Gruffat et Jean-François Hocquette

Introduction 81

Les types de lipides 81

Les voies métaboliques de la synthèse et du stockage des lipides 84

Les voies métaboliques de la dégradation des lipides 86

Les facteurs de variation du métabolisme des lipides 87

Conclusion 90

8. Métabolisme énergético-protéique des tissus musculaires 91
Isabelle Ortigues-Marty, Véronique Santé-Lhoutellier, Didier Rémond, Jean-François Hocquette et Isabelle Savary-Auzeloux

Caractéristiques anatomiques et métaboliques des muscles squelettiques 91

Fourniture de nutriments aux tissus musculaires 93

Métabolisme des acides aminés *in vivo* 94

Métabolisme énergétique *in vivo* 98

Métabolisme post mortem 102

Conclusion 104

Références bibliographiques 105

Muscle_Viande.indd X 07/09/2010 12:52:53

PARTIE 3. ÉLABORATION DES QUALITÉS DES VIANDES

9. Qualité nutritionnelle des viandes et abats de bovin 117
Dominique Bauchart et Gilles Gandemer

Introduction 117

Les composants tissulaires majeurs des viandes et abats..... 119

Les micronutriments minéraux 121

Les micronutriments vitaminiques du groupe B 122

Une teneur en lipides fortement dépendante de celle en triglycérides.... 123

Les acides gras de la viande : un contenu significatif en acides gras polyinsaturés à chaîne longue..... 124

Conclusion..... 132

10. Facteurs d'élevage et valeur santé des acides gras des viandes 133
Dominique Bauchart et Agnès Thomas

Introduction 133

Effets de l'âge, du sexe et de la race sur les teneurs en lipides des viandes 134

Effets des facteurs d'alimentation..... 135

Conclusion..... 144

11. Marqueurs biologiques de la qualité sensorielle des viandes bovines ... 145
Brigitte Picard, Jean-François Hocquette, Isabelle Cassar-Malek

Caractéristiques musculaires et tendreté 145

Identification de nouveaux marqueurs biologiques 148

Conclusion..... 151

12. La sélection des bovins pour une amélioration génétique de la qualité de la viande..... 153
Gilles Renand et Sophie Allais

Introduction 153

Variabilité génétique des qualités de la viande et des caractéristiques musculaires associées 154

Recherche de marqueurs moléculaires 157

13. Qualités sensorielles de la viande bovine. Impacts des facteurs d'élevage ? 165
Didier Micol, Catherine Jurie et Jean-François Hocquette

Qualités sensorielles de la viande bovine 165

Impacts des facteurs d'élevage 167

Conclusion..... 173

Références bibliographiques..... 175

Muscle_Viande.indd XI 07/09/2010 12:52:53

PARTIE 4. IMPACTS TECHNOLOGIQUES SUR LES QUALITÉS DES VIANDES

14. Stabilité oxydative et qualités des viandes 185
Denys Durand, Philippe Gatellier et Émilie Parafita

Introduction 185

Rappels concernant les mécanismes biochimiques impliqués dans la stabilité oxydative des viandes 186

Effets des modes d'élevage et des modes de conservation-conditionnement 189

Conclusions et perspectives 197

15. Cuisson et sensibilité à la peroxydation des viandes 199
Philippe Gatellier et Véronique Santé-Lhoutellier

Introduction 199

Mécanismes biochimiques impliqués dans l'oxydation des lipides et des protéines de la viande lors des traitements thermiques 200

Oxydation et dénaturation de la myoglobine lors de la cuisson de la viande, conséquences sur la couleur 203

Oxydation des lipides lors de la cuisson de la viande 203

Oxydation des protéines lors de la cuisson de la viande 206

Conclusion 209

16. Effet des traitements technologiques sur les qualités des viandes 211
Thierry Astruc, Stéphane Portanguen, Samuel Oillic et Alain Kondjoyan

Introduction 211

Les transformations à basse température 212

La cuisson des viandes 214

17. Sécurité microbiologique de la viande bovine 223
Marie Champomier-Vergès, Jamila Anba, Stéphane Chaillou et Monique Zagorec

Les caractéristiques microbiologiques du muscle et de la viande 223

Principales espèces bactériennes de la viande bovine 224

Place de la viande bovine dans les toxi-infections alimentaires 229

Les différents modes de conservation de la viande bovine 230

Les nouveaux développements pour la conservation de la viande 232

Références bibliographiques 234

Muscle_Viande.indd XII 07/09/2010 12:52:53

PARTIE 5. CONSOMMATION DES VIANDES ET SANTÉ DU CONSOMMATEUR

18. Viandes rouges et risques de cancer du côlon 245
Denis E. Corpet, Nadia Bastide et Fabrice Pierre

Cancer colorectal : études épidémiologiques 245
Viande et cancer colorectal : hypothèses sur les mécanismes 248
Cancer colorectal : études expérimentales chez des rongeurs 249
Autres cancers et viande 252
Discussion et conclusion 253

19. Viande et nutrition protéique 257
Didier Rémond, Marie-Agnès Peyron et Isabelle Savary-Auzeloux

Besoins en protéines de l'homme 257
Propriétés nutritionnelles des protéines de la viande 260
Place de la viande dans une alimentation équilibrée 263
Valeur santé des protides de la viande : les peptides bioactifs 264
Conclusion 267

20. Consommation de viande de ruminant : entre renouveler l'offre finale et communiquer sur les systèmes de production 269
Pierre Sans et Guy de Fontguyon

Introduction 269
Les sources d'information sur la consommation des viandes 269
Évolution de la consommation 272
Déterminants des évolutions 274
Conclusion 282

Références bibliographiques 283

Liste des auteurs 291

Muscle_Viande.indd XIII 07/09/2010 12:52:53

Partie I

Systèmes de **production** de viande

Muscle_Viande.indd 1 07/09/2010 12:52:53

Muscle_Viande.indd 2 07/09/2010 12:52:53

Chapitre 1

Viande bovine en France. Quels types de production pour quel produit ?

Didier Micol et Michel Lherm

Les types de production de viande d'herbivores pratiqués dans un pays dépendent largement de ses conditions climatiques et de ses ressources fourragères. Elles dépendent également de ses structures de production au niveau de l'exploitation agricole, de l'organisation et de la politique des filières, mais aussi de ses habitudes de consommation. En matière de production de viande bovine, la France a la particularité de présenter un troupeau laitier spécialisé et un troupeau allaitant également spécialisé qui contribuent à part sensiblement égale à nos productions de viande, tout en respectant une distribution sur le territoire national selon les ressources nécessaires et les traditions d'élevage.

Les volumes de production bovine

La France détient le plus important troupeau bovin du l'Union européenne, avec environ 19,5 millions de têtes, chiffre stabilisé après une lente décroissance depuis plus de dix ans (FranceAgriMer, 2009). Elle est ainsi le premier producteur de viande bovine de l'Union européenne avec, en 2008, 3,5 millions de têtes de gros bovins abattus, devant l'Allemagne, l'Italie et le Royaume-Uni ; 3,5 millions de têtes, dont 2,1 millions de femelles (61 %) et 1,3 million de mâles (39 %) (Office de l'élevage, 2008a). Ce volume d'abattage se traduit en France par une production d'environ 1,3 million tec (tonne équivalent carcasse), soit 19 % de l'Union européenne à vingt-cinq, devant l'Allemagne (1,1 M tec), l'Italie et le Royaume-Uni (0,9 M tec) (Office de l'élevage, 2008b). Ces valeurs sont bien inférieures aux grands producteurs mondiaux de viande bovine, États-Unis (12 M tec), Brésil (9,5 M tec), Chine (7,5 M tec) et Australie (2,2 M tec), le continent américain fournissant à lui seul 50 % de la production mondiale de viande bovine (Office de l'élevage, 2008c).

Muscle_Viande.indd 3 07/09/2010 12:52:53

Le tableau 1.1 précise pour la France la production et les abattages contrôlés de gros bovins finis sur la base, en partie estimée, de 2008 selon le type de bovin. En effet, nos productions se basent sur des femelles âgées de réforme, de jeunes génisses, de jeunes bovins mâles gardés entiers et des animaux mâles castrés abattus plus âgés. Les vaches de réforme représentent la part la plus importante, bien que leur contribution ait chuté régulièrement depuis une dizaine d'années avec le recul du troupeau laitier, en partie compensé par l'augmentation des mères allaitantes. Les génisses de boucherie occupent une place limitée, également en régression depuis 2000. Le nombre et la production de jeunes bovins mâles entiers représentent une part croissante au fil des années, qui a pu atteindre au total 40 % de notre production. La contribution des bœufs est limitée, en chute régulière et parallèle au profit des jeunes bovins. En résumé, en France, l'abattage des femelles a toujours représenté la part la plus importante (55 % à 66 % des tonnages). Cette forte proportion de femelles dans les abattages de gros bovins est issue de l'orientation différente des mâles, dont une grande partie alimente la filière veau de boucherie, à partir des types laitiers, ou est exportée en vif sous forme de broutard maigre ou de jeune bovin, pour les types à viande. Au niveau national, le rapprochement assez grossier du nombre de têtes et du poids des carcasses contrôlées permet de situer globalement le poids de carcasse des femelles (vaches et génisses) vers 350 kg de carcasse et celui des mâles (jeunes bovins et bœufs) vers 390-400 kg. Soulignons à cet endroit que notre pays a une tradition, par ses habitudes bouchères et les races utilisées, de production de carcasse et de produits viande lourds, voire très lourds, et de production d'animaux âgés, qui se distingue des autres pays européens et du reste du monde.

Tableau 1.1. Production et abattage contrôlés de gros bovins en France (base 2008) (source : Office de l'élevage, 2008a).

Type	Production 1 000 têtes (en %)	Abattage 1 000 têtes (en %)	Abattage 1 000 tec (en %)
Vaches	1 666 (47)	1 677 (49)	588 (47)
Génisses	445 (13)	427 (12)	151 (12)
Jeunes bovins	1 161 (33)	1 105 (32)	434 (34)
Bœufs	237 (7)	237 (7)	93 (7)
Total	**3 509**	**3 447**	**1 266**

Des types divers de production

La diversité des types de production de viande bovine en France a deux origines principales : les génotypes ou races utilisés, le plus souvent conduits en race pure en liaison avec leur spécialisation laitière ou allaitante (viande), et leur type de conduite, du jeune bovin mâle entier au bœuf, à la génisse et à la vache de réforme.

Des races

La figure 1.1 tente de résumer, sur les bases 2007, la répartition entre races des bovins présents pouvant contribuer à notre production de viande bovine, en y intégrant

Muscle_Viande.indd 4 07/09/2010 12:52:53

les différents types de bovins, vaches, génisses et mâles. La race spécialisée laitière Prim'Holstein occupe le premier rang, suivie par la montbéliarde et la normande pour les races laitières (40 % au total). La race Charolaise est la première race à viande en France, devant la Limousine et la Blonde d'Aquitaine, contribuant toutes trois à 40 % du total. Les races rustiques (Salers, Aubrac et autres) représentent 10 %. Les animaux croisés atteignent 9 % à 10 %, essentiellement par la présence de mâles et de génisses avec peu de femelles de souche.

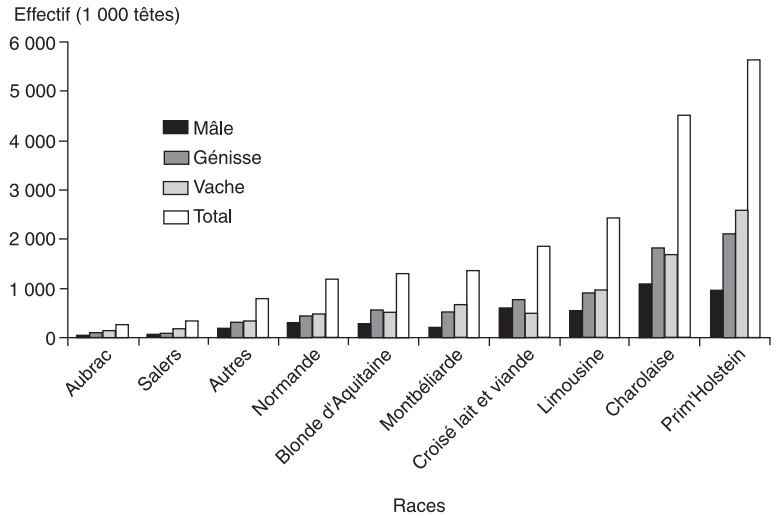

Figure 1.1. Parts des effectifs de bovins, par race, incluant les différents types (vaches, génisses, mâles) (d'après Base de données nationale de l'identification : BDNI, 2009).

L'utilisation de différentes races ou génotypes dans nos conditions se traduit par des types de produits (caractéristiques de carcasse, poids, état d'engraissement) différents. Les animaux à fort potentiel de développement (races à viande) atteignent des poids d'abattage élevés avec un degré de maturité (proportion du poids adulte) moindre et présentent donc une moindre adiposité. À âge d'abattage identique, les animaux à plus faible potentiel de développement (races laitières ou mixtes) acquièrent un degré de maturité plus élevé et présentent une adiposité (état d'engraissement) plus élevée (Ménissier *et al.,* 1986 ; Robelin, 1986).

Des types de conduite

Au fil des années, notre production de viande bovine s'est modifiée, sous l'emprise de la demande et des politiques agricoles, dans son volume et sa répartition entre différents types de bovins, tout en restant très diversifiée. La production de jeunes bovins mâles s'est régulièrement accrue, car de mieux en mieux maîtrisée, organisée et aidée. La production de bœufs a corrélativement diminué au profit des jeunes bovins mâles entiers. La prédominance de notre production à partir des femelles persiste, malgré la régression importante du troupeau laitier et de ses orientations, compensée par un accroissement important du cheptel souche de vaches allaitantes.

Muscle_Viande.indd 5 07/09/2010 12:52:53

Le jeune bovin

Cette production à partir de mâles bovins entiers s'est progressivement développée dans notre contexte et a été le support d'une certaine « intensification » de notre production de viande bovine, alors déficitaire. Elle prend cependant son origine dans nos traditions de jeunes bovins de boucherie (veaux de Lyon ou de Saint-Étienne ou jeunes taureaux produits en Alsace ou en Bretagne). Le principe de production de ce type d'animal est simple. Le but est de raccourcir la durée de vie productive en utilisant un jeune bovin entier, manifestant son maximum de potentiel de croissance autour de la puberté, ce qui permet un abattage entre 14 et 17 mois selon la race et le poids de commercialisation recherché. La contrepartie de cette vitesse de production est l'utilisation de rations alimentaires riches en énergie et équilibrées sur l'ensemble des nutriments nécessaires. Ainsi, différents types de rations ont été ou sont utilisés : luzerne déshydratée, ensilage de maïs (principalement), ensilage d'herbe, sous-produits… et céréales en rations sèches, distribuées en général à volonté, se traduisant par une efficacité alimentaire élevée de la part de l'animal (Geay, 1986).

Ces jeunes bovins ou taurillons ont bénéficié, dès leur apparition, d'une évolution continue des techniques de production et d'une convergence d'efforts de soutien, d'organisation et d'aides, du moins durant la phase initiale de développement de cette production. À partir de très nombreux essais de conduite et d'alimentation, le tableau 1.2, issu d'une compilation récente, résume les modalités techniques de production de ce type de bovin.

Tableau 1.2. Illustration de types de production de jeunes bovins (d'après Institut de l'élevage-Chambres d'agriculture Pays de la Loire-Bretagne-Arvalis, 2008).

Type	Poids (kg)	Âge (mois) début	Objectifs de carcasse (kg)	Objectifs d'âge (mois)	Conduite Durée (j)-GMQ (g/j) Ingestion totale (kg)[1] - Efficacité alimentaire[2]
Jeune bovin Charolais (maïs ensilage)	300	7,5	435	18	320-1370 2988-6,8
Jeune bovin Charolais (100 % céréales)	300	7,5	420	17	290-1450 2751-6,6
Jeune bovin Limousin (maïs ensilage et concentrés)	290	7,5	420	17	290-1330 2590-6,7
Jeune bovin Blond d'Aquitaine (100 % céréales : mash)	275	7,0	435	16	275-1490 2329-5,7
Jeune bovin Normand ou Montbéliard (maïs ensilage)	145	3,5	350	17	412-1210 3278-6,6
Jeune bovin Prim'Holstein (maïs ensilage)	155	3,5	350	18	442-1180 3584-6,9

[1] L'ingestion totale est exprimée en kg de matière sèche sur la période de production.
[2] L'efficacité alimentaire est traduite par l'indice de consommation, en kg de matière sèche ingérée par kg de gain de poids vif, fourrage et concentrés compris.

Muscle_Viande.indd 6 07/09/2010 12:52:53

La viande de jeune bovin est un produit à la fois d'exportation et de consommation sur notre marché intérieur (17 % environ de notre consommation). On lui reproche des poids de carcasse parfois trop lourds. Ce manque de maîtrise des poids est également renforcé par une hétérogénéité et une planification des sorties insuffisante, car cette production est encore saisonnée, ce qui génère une offre irrégulière. Au niveau de la consommation, on a reproché à cette viande bovine sa faible aptitude à la conservation (maîtrise du pH), une couleur trop claire par rapport à nos habitudes de consommation, des pertes importantes à la cuisson et des qualités gustatives acceptables, bien qu'inférieures à celles des productions bovines traditionnelles.

Le bœuf

La production des bœufs se caractérise par un âge d'abattage des animaux compris globalement entre 2 et 3 ans, et historiquement davantage. Dans ce cas, les animaux ne sont pas conduits dans le but d'atteindre leur potentiel de croissance, mais dans celui de valoriser au mieux les ressources fourragères disponibles. La courbe de croissance de ces animaux est discontinue, elle est réalisée en partie au pâturage au cours d'une ou plusieurs saisons. Les périodes d'alimentation hivernale correspondent à des phases de croissance modérée, hormis une période ultime de finition à l'auge dans de nombreux cas. Ainsi ces modes de conduite de bovins castrés permettent d'utiliser des aliments moins coûteux et plus disponibles que les rations nécessaires à la production intensive de jeunes bovins, notamment des fourrages pâturés ou conservés. Selon la place occupée par le pâturage, ces productions s'adaptent bien aux exploitations et aux zones herbagères. Les cycles les plus longs se rencontrent dans les zones en herbe obligatoire, où les disponibilités en aliments de finition pour les bovins sont faibles (Micol, 1986).

La production de bœufs, mâles castrés d'origine laitière ou allaitante, a connu depuis plus de vingt ans une chute continue, et représente aujourd'hui moins de 10 % du total de notre production bovine. Cette production résiste dans les zones herbagères de l'Ouest au Nord-Est à partir de races laitières (Normande). La production traditionnelle de la zone charolaise a reculé devant les jeunes bovins, et particulièrement la production de broutards. Les exploitations productrices de bœufs sont surtout herbagères et laitières. La caractéristique commune des zones productrices de bœufs est la prédominance des surfaces herbagères rendues obligatoires par diverses contraintes : nature des sols, climat froid, pentes, éloignement et dispersion des parcelles (Bastien et Mourier, 2000).

Le tableau 1.3, issu d'une compilation sur la production de bœufs en France, résume les modalités techniques de production de ce type de bovin selon la période de naissance et le type génétique.

Notre marché intérieur représente le principal débouché pour cette production et valorise la diversité de types de bœuf. Les bœufs les plus lourds et les mieux conformés, parfois reconnus sous signe de qualité, approvisionnent les rayons des boucheries artisanales ou de certaines grandes surfaces. Les bœufs les plus légers se retrouvent en rayon libre service ou en promotion. Un des problèmes réside dans le manque d'étalement de la production, l'irrégularité des poids et de l'état d'engraissement de ces animaux. Enfin, on reproche aux bœufs de présenter des viandes de

Muscle_Viande.indd 7 07/09/2010 12:52:53

moindre tendreté que les femelles, et surtout de tendreté très variable (Bastien et Mourier, 2000).

Tableau 1.3. Illustration de types de production de jeunes bœufs (d'après Bastien et Mourier, 2000, Institut de l'élevage).

Type génétique	Période de naissance	Type de finition	Âge d'abattage (mois)	Poids de carcasse (kg)
Laitiers ou croisés lait x viande (type Normand)	Automne	Herbe	24-26	325
		Auge	28-30	365-370
		Herbe	34-35	380
Laitiers ou croisés lait x viande	Hiver ou printemps	Auge	25-26	340
		Herbe	30	360
		Auge	34-36	390
Viande (type Charolais)	Hiver ou printemps	Herbe	30-32	415-420
		Auge	34-36	450
Viande	Automne	Herbe	32-34	430

La vache de réforme

Malgré le recul du troupeau laitier, plus de la moitié des vaches abattues en France est de type laitier, dont une majorité de Prim'Holstein, suivie par la Normande et la Montbéliarde. La vache à viande Charolaise atteint à elle seule environ 20-25 % des effectifs, devant les autres races à viande (Limousine, Blonde d'Aquitaine ou encore Salers) (Bastien, 2001a). En races laitières, les âges moyens d'abattage dans les grands bassins de production laitière sont de l'ordre de 6 à 7 et comparables entre races. En races à viande, les vaches sont abattues plus âgées (7-11 ans), avec des différences sensibles entre bassins, de 7 ans pour la Charolaise à près de 11 ans pour les Salers. Un gradient de poids et de conformation est manifeste, des races laitières aux races à viande, de 310 kg de carcasse chez la Holstein ou la Montbéliarde à 400 kg et plus pour la Charolaise ou la Blonde d'Aquitaine (tableau 1.4). La proportion de carcasses appréciées trop grasses est faible chez les races à viande et parfois trop importante chez les races laitières (25 % chez la race Normande).

Tableau 1.4. Caractéristiques moyennes des carcasses de vaches de réforme selon la race (d'après Bastien, 2001b).

	Holstein	Normande	Montbéliarde	Charolaise	Limousine	Blonde d'Aquitaine
Poids de carcasse (kg)	314	346	310	395	354	416
Conformation (1 à 15)	3,6	5,1	5,7	8,4	10,7	9,0
Classement Europ	P +/O –	O =	O =/O +	R =/R +	U –/U =	R +
% de carcasses grasses (notes Europ 4 et 5)	9	24	1	5	5	1

Muscle_Viande.indd 8 07/09/2010 12:52:53

Des vaches de réforme correctement alimentées au cours de leurs lactations successives, et ayant déjà convenablement reconstitué leurs réserves corporelles mobilisées au début de leur dernière lactation, fournissent sans finition ou préparation spéciale des carcasses correctes en fin de lactation (Malterre, 1986a), bien que l'état d'engraissement et la conformation soient jugés trop faibles à partir du troupeau laitier spécialisé (Prim'Holstein) (Richard *et al.,* 2008). Les vaches de réforme maigres et taries sont capables, en finition (60-100 j), de reprendre du poids vif (50-70 kg pour les types laitiers, près de 100 kg pour les types viande), d'augmenter leur poids de carcasse et surtout de présenter un meilleur état d'engraissement à l'abattage pour les plus maigres et un poids de muscles plus élevé chez les races à viande (Malterre, 1986a). Des apports alimentaires récents recommandés par l'Inra permettent de raisonner les possibilités de finition de ce type d'animal compte tenu de ses différentes caractéristiques, race, format, âge et état initial (Garcia *et al.,* 2007).

Les carcasses de races à viande spécialisées (Limousine, Blonde d'Aquitaine) se valorisent dans le circuit de la boucherie traditionnelle. Pour la race Charolaise, qui correspond plus au marché standard, un problème de débouché apparaît pour les plus lourdes, dont le nombre augmente. Le cahier des charges des GMS ou de l'industrie de la filière viande (UVCI) tend à réduire davantage la limite de poids maximum accepté (Richard *et al.,* 2008). Globalement, l'offre de vaches laitières de réforme devient inférieure à la demande en viande bon marché. Les carcasses sont souvent trop maigres et trop légères ou trop peu conformées. La sélection génétique laitière a conduit à des animaux de plus en plus grands, sans gain de conformation et de masse musculaire.

La génisse

La production spécialisée de génisses de boucherie, bien qu'en chute (450 000 têtes), reste cependant maintenant supérieure à la production de bœufs. Elle regroupe des types d'animaux très différents, conduits de façon intensive et abattus jeunes (10-12 mois) ou très âgés (3 ans et plus) en conditions extensives. Les trois quarts des génisses de boucherie sont de race à viande : Charolaise 35 %, Limousine 18 %, et croisé x viande 12 % (Richard *et al.,* 2008). Les génisses de type laitier participent assez peu à ces productions (12 % de Prim'Holstein), car elles sont essentiellement conservées pour le renouvellement du troupeau, alors qu'une partie des génisses allaitantes sont produites spécifiquement pour leur viande. La production intensive de jeunes femelles est caractérisée par un âge d'abattage n'excédant pas 20 mois, une croissance soutenue proche du potentiel de croissance et une alimentation à forte concentration énergétique distribuée à l'auge.

Les types d'alimentation sont proches de ceux utilisés pour les jeunes bovins, ensilage de maïs par exemple. Cette production découle de productions traditionnelles telle que le veau de Saint-Étienne à partir de la race Limousine. Les systèmes de production de génisses de 24-26 mois ou 30 mois et plus permettent à l'animal d'acquérir au cours de sa vie productive un développement squelettique et musculaire suffisant avant d'être engagé dans une phase de finition à l'auge ou au pâturage. Les animaux ne sont pas alimentés dans le but d'atteindre sans cesse leur potentiel de croissance

Muscle_Viande.indd 9 07/09/2010 12:52:53

maximum, leur alimentation est moins énergétique selon les différentes périodes d'élevage, notamment sous forme d'herbe pâturée ou conservée (Malterre, 1986b). Ces génisses sont produites classiquement dans les zones allaitantes de plaine herbagère ou de demi-montagne.

La viande de génisses majoritairement issues des races à viande et des bassins traditionnels de production représente le haut de gamme de nos produits, souvent associée à un signe de qualification (comme le Label rouge). Les génisses ont l'avantage de fournir une viande bovine rouge (précocité de la femelle), tout en étant jeunes. Les qualités organoleptiques de la viande, notamment la tendreté liée au sexe et à l'âge, sont ainsi supérieures à celles des bœufs et des jeunes mâles, et sont des atouts importants sur les marchés de qualité.

Caractéristiques principales des exploitations agricoles de viande bovine

Une typologie, très élaborée, des exploitations contribuant à notre production de viande bovine rappelle la très grande diversité de l'élevage bovin français (Chatellier *et al.,* 1997). Les exploitations laitières, qui représentent plus de 55 % des exploitations bovines et qui détiennent environ 60 % des UGB (pour unité de gros bétail) bovines, assureraient plus de 50 % de la production de viande bovine vive (animaux maigres et finis). Les élevages laitiers spécialisés de plaine ou de montagne contribuent essentiellement à notre production bovine par la réforme des femelles (20 %), les veaux mâles étant vendus très jeunes. Les exploitations laitières ayant une production complémentaire de mâles entiers ou de bœufs représentent plus de 15 % des exploitations laitières. Le système laitier avec engraissement de jeunes bovins domine dans les zones très favorables à la culture du maïs fourrage (Bretagne, Pays de la Loire, Basse-Normandie), les veaux mâles engraissés proviennent essentiellement de l'exploitation (une vingtaine par an). Moins performant, le système laitier avec engraissement de bœufs est de dimension plus réduite que les autres, avec une culture de maïs fourrage moindre conduisant à une production de 10-15 bœufs par an. Les exploitations laitières associent souvent (soit près de 20 % des exploitations laitières) un troupeau allaitant spécialisé (exploitations laitières dites mixtes). Ces exploitations produisent en premier lieu des bovins à viande maigre, ou associent un atelier de jeunes bovins ou de bœufs dans une moindre mesure. On les rencontre surtout en zones de plaine avec culture de maïs fourrage (Pays de la Loire), où le troupeau de mères allaitantes valorise les surfaces toujours en herbe. En zone de montagne (Massif central, Sud-Ouest), les troupeaux mixtes sont majoritairement de type naisseur, sans production de bovins finis sur l'exploitation. Les troupeaux mixtes avec engraissement de jeunes bovins sont localisés dans le Grand Ouest et dans les zones mixtes du Nord et de l'Est, reposent sur des structures importantes d'exploitation et produisent une vingtaine de mâles par an, issus du troupeau laitier et à viande. Les troupeaux mixtes avec engraissement de bœufs sont peu représentés et se rencontrent en Basse-Normandie et Pays de la Loire.

Les trois quarts des exploitations allaitantes en France sont orientées vers l'activité de naisseur, elles produisent des veaux, des broutards, précoces vendus

Muscle_Viande.indd 10 07/09/2010 12:52:53

après leur sevrage ou « repoussés » sur l'exploitation à l'issue d'une période de croissance modérée. Ils sont destinés à la vente et au départ de l'exploitation en animaux vivants maigres, soit vers les pays partenaires (Italie, Espagne…), soit à l'approvisionnement intérieur des ateliers de jeunes bovins (Liénard *et al.,* 1996). Ces exploitations contribuent essentiellement à notre volume de production de viande bovine par la réforme des mères allaitantes et, dans une moindre mesure, par la production de génisses de boucherie finies sur l'exploitation. Les exploitations allaitantes de type naisseurs et engraisseurs, moins nombreuses que les naisseurs stricts, se caractérisent par la production et la commercialisation de jeunes bovins (17-24 mois) ou de bœufs de 30 mois et plus. Ces animaux sont nés sur l'exploitation et sont destinés à un abattage dans notre filière viande bovine pour une consommation intérieure, mais aussi pour une exportation de viande fraîche, principalement vers les pays de l'Union européenne. Elles sont localisées dans les régions du Grand Ouest, les zones mixtes de culture du Nord et de l'Est et, de façon moindre, dans les bassins allaitants traditionnels (Limousin, Bourgogne). Le maïs fourrage, mais aussi les sous-produits (Nord) et les céréales de l'exploitation jouent un rôle important dans l'alimentation des jeunes bovins. Certaines exploitations de naisseurs-engraisseurs peuvent également acquérir des veaux supplémentaires auprès des naisseurs stricts et produire des lots de jeunes bovins annuellement importants (Ouest, Vendée). Les naisseurs-engraisseurs orientés vers la production de bœufs sont moins nombreux et localisés pour une grande part dans les régions du Grand Ouest, du Nord et de l'Est.

Le tableau 1.5 résume quelques caractéristiques moyennes de structure des exploitations agricoles, productrices de viande bovine, selon les différentes orientations introduites ci-dessus.

Tableau 1.5. Caractéristiques des différents systèmes bovins-viande (d'après Institut de l'élevage, 2010) et résultats 2008 des exploitations bovins-viande (d'après Agreste Enquêtes Structure, 2005 ; BDNI, 2009).

	Effectif	UMO (Nb)	SAU (ha)	SFP (ha)	Maïs % SFP	UGB (nb)	Nb vaches	Chargement
Naisseurs spécialisés	34 500	1,6	84	78	2	82	51	1,1
Veaux sous la mère et d'Aveyron	3 900	1,6	54	48	2	53	40	1,1
Naisseurs-engraisseurs spécialisés en bœufs	800	1,6	90	83	4	95	45	1,1
Naisseurs-engraisseurs spécialisés en jeunes bovins	4 800	1,7	98	84	11	127	67	1,5
Engraisseurs de jeunes bovins	900	1,9	105	25	41	61	108	2,5
Bovins-viande et hors sol	3 000	2,0	63	47	10	63	36	1,4
Naisseurs + cultures	18 000	1,7	110	43	5	43	34	1,2
Naisseurs-engraisseurs + cultures	4 300	1,9	128	52	11	82	41	1,6
Total	**76 300**	**1,7**	**91**	**62**	**4**	**72**	**43**	**1,2**

Muscle_Viande.indd 11 07/09/2010 12:52:53

De nombreux déterminants des résultats économiques qui évoluent

Les résultats économiques des producteurs bovins-viande dépendent de la conjonction de diverses composantes :
– un choix de système bien adapté aux potentialités du milieu (chargement, cultures fourragères) ;
– une taille de troupeau suffisante, sauf dans le cas d'une valorisation particulière comme la vente directe ou le veau sous la mère, qui demande un travail supplémentaire ;
– une bonne maîtrise de la reproduction (suivi, alimentation, génétique, sanitaire) ;
– une croissance soutenue avec un maximum de fourrages produits sur place (autonomie, choix génétique) ;
– la maîtrise des charges, en particulier celles de mécanisation (Cuma : Coopérative d'utilisation de matériel agricole, matériel en commun, travail par entreprise) ;
– la valorisation des produits vendus en état optimal au bon moment.

Ces composantes fluctuent sous le double effet des conditions climatiques de la campagne, qui peuvent néanmoins être minimisées par des stocks de fourrage de sécurité, et des prix soumis à de plus en plus de dérégulation (et de crises : ESB, FCO) ; la gamme de produits commercialisés (vaches de réforme, génisses, mâles) peut atténuer ces fluctuations.

Les soutiens directs aux producteurs de viande ont atteint une très grande part au niveau des résultats économiques : ils représentent près de 40 % du produit (1,2 €/kg vif pour 1,9 € de prix moyen de vente des bovins en charolais en 2008) et plus de 100 % du résultat courant de l'exploitation depuis 1995. Le soutien est principalement basé sur la PMTVA (prime au maintien des troupeaux de vaches allaitantes), créée dès 1980 pour compenser, à l'époque, une moindre rentabilité des bovins-viande par rapport aux bovins-lait et pour éviter qu'une part de ces productions passe en production laitière, déjà excédentaire (avant la mise en place des quotas en 1984). La PMTVA a été progressivement réévaluée, en particulier en 1992 où des références individuelles ont été instaurées ; elle est la dernière rescapée de l'importante vague de découplage des récentes réformes de la PAC.

Sur une longue période, le revenu des éleveurs de viande bovine a réussi à peu près à se maintenir, malgré la chute tendancielle (– 54 % en monnaie constante) des cours, partiellement compensée par les primes des différentes réformes de la PAC (– 29 % après compensation) grâce à une forte augmentation de productivité du travail (de 13 t en 1978 à 26 t de viande vive produite par travailleur sur un groupe de 23 éleveurs de charolais). Ce gain de productivité provient essentiellement de la croissance de la taille des troupeaux (+ 75 % sur le même échantillon), avec une réduction de la longueur du cycle de production (disparition des bœufs) largement compensée par le cheptel reproducteur (qui passe de 26 à 54 vaches allaitantes par travailleur). Cette forte hausse n'a pas occasionné de baisse des performances individuelles des animaux, les résultats de reproduction se sont maintenus, alors que le poids de vente des animaux augmentait, le plus spectaculaire étant le poids de carcasse des vaches de réforme qui a augmenté, dans le même échantillon, de 357 à 420 kg en trente

Muscle_Viande.indd 12 07/09/2010 12:52:53

ans sous le double effet de l'amélioration génétique et de la conduite alimentaire. Les broutards en plus grand nombre sont également commercialisés beaucoup plus lourds mais plus âgés, et bénéficient d'une forte complémentation en concentré.

Conclusion

La production de viande bovine en France a connu un lent fléchissement lié à la diminution des effectifs de troupeaux de souche présents, mais compensé en volume d'abattage par une augmentation globale des performances par animal. Notre production reste toujours basée sur une part importante de femelles essentiellement de réforme. La chute de l'effectif de vaches laitières a été compensée en bonne partie par l'augmentation des mères allaitantes. La production de jeunes bovins mâles entiers (taurillons), aidée et organisée, représente la part la plus importante de notre production de viande spécialisée. Elle reste préférentiellement un produit d'exportation, mais s'impose également sur notre marché intérieur par les voies actuelles de la filière viande et de la grande distribution. La production d'animaux castrés (bœufs) est en réel déclin, et couvre des types d'animaux très divers ; du haut de gamme sous signe de qualité au produit basique. La production spécialisée de génisses de boucherie se maintient mieux, en se situant dans un créneau de qualité, mais recouvre aussi des valorisations très diverses. Les exploitations agricoles contribuant à ces productions de viande bovine, dont l'élevage laitier spécialisé, reposent sur une très large diversité de situations et d'orientations techniques.

Muscle_Viande.indd 13 07/09/2010 12:52:53

Chapitre 2

Viande ovine en France. Quels systèmes de production pour quels produits ?

Marc Benoit et Sophie Prache

Introduction

La France est le troisième pays producteur de viande ovine de l'Union européenne, avec 111 000 tonnes équivalent carcasse (tec), derrière le Royaume-Uni (326 000 tec) et l'Espagne (205 000 tec). Cependant, son taux d'auto-approvisionnement en viande ovine n'est que de 48 %, et il n'a cessé de diminuer depuis les années 1980 du fait de la diminution du cheptel (il atteignait 81 % en 1981). L'approvisionnement du marché est assuré par des importations provenant essentiellement du Royaume-Uni (61 000 tec), d'Irlande (23 900 tec) et de Nouvelle-Zélande (31 300 tec, dont 42 % sous forme de frais et réfrigéré) (GEB-Institut de l'élevage, 2009).

Le cheptel ovin français régresse en effet constamment depuis une vingtaine d'années. Il a connu son effectif maximum en 1980, avec 12,8 millions de têtes, dont 9,2 millions de brebis. Malgré la mise en place de primes spécifiques[1], l'effectif a régulièrement baissé pour atteindre 5,9 millions de brebis en 2008, dont 4,3 millions de brebis allaitantes, lesquelles sont les plus concernées par cette diminution (– 39 % depuis 1990). Cette régression a coïncidé avec celle des exploitations mixtes (ovins-bovins en particulier) et la spécialisation des troupeaux. L'évolution du nombre d'exploitations ovines est fortement liée aux conditions économiques difficiles rencontrées dans ce secteur. Depuis plus de vingt ans, le revenu agricole moyen par actif non salarié en production ovine est régulièrement parmi les plus faibles des productions agricoles françaises ; il n'atteignait que 72 % du revenu moyen au début des années 1990, et seulement 51 % en 2009. Néanmoins, les annonces récentes (début 2009) de soutien spécifique à cette production devraient conduire à

1. Prime compensatrice ovine (PCO) en 1982 ; Prime à la brebis et à la chèvre (PBC) en 2002.

Muscle_Viande.indd 15 07/09/2010 12:52:53

une augmentation substantielle du revenu, lequel pourrait se rapprocher, en 2010, du niveau moyen de revenu agricole (Chatellier et Guyomard, 2009).

En 2008, 54 247 exploitations agricoles détenaient des brebis allaitantes et 4 910, des brebis laitières, ces dernières contribuant également à la mise en marché d'agneaux, parfois vendus légers, mais le plus souvent après engraissement en ateliers spécialisés.

En 2008, la France est ainsi au 6e rang européen pour l'ensemble du cheptel reproducteur ovin, avec 6,2 millions de têtes, loin derrière l'Espagne (16,8 millions), le Royaume-Uni (14,8 millions), et proche de l'Italie (7,3 millions), de la Roumanie (7,2 millions) et de la Grèce (6,6 millions). À titre d'information, le cheptel reproducteur est de 70 millions de têtes pour l'Union européenne à vingt-sept membres, les cheptels de l'Australie, de la Nouvelle-Zélande et de la Chine étant respectivement de 80, 34 et 146 millions de têtes.

Au-delà de l'érosion de ses effectifs, l'une des spécificités de la production ovine française réside dans la diversité de ses systèmes de production et sa répartition dans des zones particulières du territoire, souvent parmi les plus difficiles d'un point de vue pédoclimatique, et en lien avec une grande richesse de races attachées à ces contextes.

Une grande diversité de races et de systèmes de production

À l'hétérogénéité du territoire agricole français correspond une grande diversité de races ovines, une cinquantaine environ (AgroParisTech, 2009), dont beaucoup sont attachées à un terroir.

Un premier groupe est utilisé en zones de plaine et sélectionné pour la conformation. La moitié nord de la France est le berceau des races d'herbage, de grand format, telles que la Texel, la Rouge de l'Ouest et la Bleu du Maine. Plus au sud, dans les plaines du Bassin parisien, les troupeaux de race Île-de-France et Berrichon sont particulièrement bien adaptés aux systèmes pratiquant les grandes cultures. Dans les zones difficiles du Centre-Ouest, la race Charmoise, de taille moyenne mais très rustique, a servi de base à des croisements. Le mouton Vendéen est utilisé dans les zones plus arrosées de l'Ouest. Plus à l'est (jonction Bourgogne-Auvergne), le mouton Charolais, race de taille moyenne, fournit des mâles de croisement.

Dans la moitié sud du pays, où l'élevage ovin tend à se concentrer, le cheptel est constitué de brebis rustiques, de poids inférieur et moins bien conformées, mais avec un anoestrus saisonnier en général peu marqué qui permet une reproduction à contre-saison. Ces races sont bien adaptées aux terres difficiles du Haut Limousin (Limousine), de l'Auvergne (Rava, Bizet), des Causses du Lot (race du même nom), de Lozère (Blanche du Massif central, Lacaune), des Préalpes (Grivette, Préalpes) et des Pyrénées (Tarasconnaise).

Par ailleurs, la Mérinos est encore représentée (Mérinos d'Arles, Mérinos de l'Est et Mérinos précoce), et certaines races d'origine anglaise, bien conformées, sont

Muscle_Viande.indd 16 07/09/2010 12:52:54

également utilisées, en particulier la Suffolk, mais également la Hampshire et la Dorset Down.

À cette grande diversité de races et de conditions pédoclimatiques correspondent des systèmes d'élevage très variés.

Historiquement, la production ovine était souvent associée à d'autres productions. Cela demeure en partie vrai aujourd'hui. À partir d'enquêtes dans 1 680 exploitations, l'Institut de l'élevage (2008) a décrit six systèmes spécialisés correspondant à des conditions pédoclimatiques spécifiques et trois systèmes mixtes (ovins-cultures, ovins-bovins allaitants, ovins-bovins lait) (tableau 2.1).

Les élevages mixtes avec cultures sont largement distribués en France, depuis le Centre-Ouest en passant par l'Est, le Sud-Ouest et le Sud-Est. Les élevages avec bovins allaitants sont en majorité localisés en périphérie nord et ouest du Massif central (Allier, Limousin, Aveyron). Les élevages avec vaches laitières sont particulièrement représentés dans le Massif central. En moyenne, pour les systèmes spécialisés, la surface agricole utile est de 72 hectares (+ 38 ha de parcours) pour 393 brebis et 9 hectares de cultures. Après une augmentation régulière de la taille des troupeaux depuis les années 1970-1980, la dimension moyenne des élevages spécialisés s'est stabilisée autour de 400 brebis, avec très peu de troupes très importantes (> 1 000 brebis).

Les surfaces d'exploitations sont très variables : les plus faibles se trouvent dans les systèmes « herbe intensif de l'Ouest », avec 41 hectares en moyenne, et les plus importantes dans les systèmes mixtes (> 100 ha), mais également dans les systèmes spécialisés herbagers du Centre et de l'Est (104 ha). Ces derniers comptent la plus grosse troupe ovine, avec 429 brebis en moyenne, au même niveau que les systèmes pastoraux (427 brebis en moyenne). La principale spécificité de ces derniers est d'utiliser une surface de parcours équivalente à la SAU de base. Il faut signaler que les parcours sont présents dans la quasi-totalité des systèmes. Dans les systèmes spécialisés « pastoraux » et « haute montagne », leur importance nécessite une organisation spécifique du système d'élevage (périodes de reproduction) pour faire coïncider les disponibilités en ressources fourragères, souvent restreintes dans le temps, avec les besoins des animaux. En général, les brebis assurent une bonne valorisation des surfaces non mécanisables et à faible potentiel, en particulier dans les systèmes mixtes ovins-bovins lait.

Le chargement de la surface fourragère (en incluant les parcours) est globalement faible, reflet des potentialités des surfaces utilisées, avec des extrêmes de 2,8 brebis par hectare (système « pastoral ») et de 8,9 brebis par hectare (système « herbe intensif de l'Ouest »).

Muscle_Viande.indd 17 07/09/2010 12:52:54

Tableau 2.1. Caractéristiques de quelques grands systèmes ovins allaitants étudiés dans la base de données nationale 2006 de l'Institut de l'élevage (Institut de l'Elevage 2008).

	Systèmes spécialisés						Systèmes mixtes		
Dénomination des systèmes (numéro)	Avec cultures (1)	Herbe intensif Ouest (2)	Herbe Centre et Est (3)	Pastoral Causses et Sud-Est (4)	Montagnes humides (5)	Haute montagne (6)	Ovins-cultures (7)	Ovins-bovins allaitants (8)	Ovins-bovins lait (9)
Nombre d'exploitations	151	142	172	286	117	119	295	342	56
UGB ovines/UGB totales (%)	100	99	99	99	99	99	99	46	43
SAU (ha)	61	41	104	84	59	62	120	110	109
SFP (hors parcours)/SAU (%)	87	83	89	85	92	91	35	82	79
Surface en parcours (ha)	20	0	3	83	14	73	15	6	15
Brebis/ha SFP (y compris parcours)	5,6	8,9	4,5	2,8	5,4	3,0	7,3	7,1	6,6
Nombre de brebis	406	299	429	427	365	382	414	316	289
Productivité numérique	1,10	1,33	1,07	1,18	1,24	0,90	1,18	1,16	1,16
Poids de carcasse moyen des agneaux (kg)	17,7	17,6	18,2	16,8	17,1	16,1	18,5	18,1	18,1
Aliments concentrés utilisés (kg/brebis)	153	194	156	165	170	79	189	166	153
Marge brute (€/brebis)	61	70	58	59	64	45	69	63	63

Muscle_Viande.indd 18 07/09/2010 12:52:54

Les modalités d'élevage des agneaux et leurs conséquences

Les différentes modalités d'élevage

À cette diversité de systèmes de production correspond une diversité des modalités d'élevage et d'engraissement des agneaux, avec des conséquences importantes sur la qualité de la carcasse et de la viande (Aurousseau *et al.,* 2004 ; 2007 ; Pottier *et al.,* 2009 ; Priolo *et al.,* 2002 ; Rousset-Akrim *et al.,* 1997). On distingue les agneaux de bergerie et les agneaux d'herbe, bien que cette classification soit très schématique, puisque les agneaux élevés à l'herbe sont fréquemment complémentés au pâturage avec des aliments concentrés et/ou finis en bergerie.

L'élevage des agneaux en bergerie se pratique dans les régions céréalières (systèmes « ovins-cultures » par exemple) et en zones de montagne (systèmes « montagnes humides » ou « ovins-bovins » par exemple), où la saison de végétation est courte et les besoins hivernaux en fourrages élevés. Ces agneaux sont allaités jusqu'à environ 80 jours, puis engraissés avec des aliments concentrés (à base de céréales, tourteaux, pois, etc.) et des fourrages (foin ou paille), et abattus à l'âge de 4 mois environ. Ils sont ainsi souvent appelés « agneaux de 100 jours » et fournissent le marché pendant l'hiver et le printemps.

L'élevage des agneaux à l'herbe se pratique dans les régions où le climat est plus favorable à la pousse de l'herbe (par exemple, systèmes « ovins-bovins allaitants » et « herbe intensif de l'Ouest ») (Bellet *et al.,* 2008). Ce type d'élevage est plus délicat et contraignant à conduire que l'élevage en bergerie, car il nécessite de fournir, en quantité suffisante, une herbe de bonne qualité aux animaux et de maîtriser le parasitisme (Prache et Thériez, 1988). Les agneaux sont sevrés à environ 4 mois (parfois plus précocement pour les agneaux à faible croissance) (Prache *et al.,* 1986) et sont abattus à l'âge de 5 à 6 mois, voire plus, pendant l'été et l'automne. Les performances de croissance des agneaux d'herbe sont souvent beaucoup plus variables que celles des agneaux de bergerie (Prache *et al.,* 1986), ce qui a des conséquences importantes sur la variabilité des qualités bouchères, sensorielles et nutritionnelles de la viande et de la carcasse (Aurousseau *et al.,* 2004 ; Rousset-Akrim *et al.,* 1997). Une complémentation au pâturage avec des céréales est souvent pratiquée, pour maintenir les niveaux de croissance, limiter les effets d'aléas climatiques et réduire les risques parasitaires. Cette complémentation est d'autant plus efficace que les disponibilités en herbe sont faibles ou que le niveau de contamination parasitaire des prairies est élevé (Prache *et al.,* 1992). Pour les agneaux d'herbe à faible vitesse de croissance sous la mère, l'engraissement précoce en bergerie après sevrage est souvent conseillé pour limiter le coût de leur production (Prache *et al.,* 1986) et les défauts de qualité du produit (Rousset-Akrim *et al.,* 1997).

La part des agneaux engraissés à l'herbe s'est réduite ces dernières années, du fait :
– de sécheresses marquées et récurrentes ;
– du prix des céréales, qui a fortement baissé avec la mise en place de la PAC en 1992 ;

Muscle_Viande.indd 19 07/09/2010 12:52:54

– de la pratique plus fréquente de la reproduction sexuelle à contre-saison, la filière souhaitant un approvisionnement en viande ovine tout au long de l'année (Bellet *et al.,* 2008).

La mise en marché des agneaux français est ainsi assez étalée dans l'année, avec une prédominance d'agneaux dits de « contre-saison », qui sont vendus au cours du premier semestre. Néanmoins, la volatilité du prix des céréales et des aliments concentrés, avec une très forte augmentation en 2007 et 2008, ainsi que les préoccupations environnementales autour de la raréfaction des énergies fossiles renforcent l'intérêt d'augmenter la part de l'herbe dans l'alimentation des animaux pour à la fois réduire les charges d'alimentation et améliorer l'efficacité énergétique des systèmes d'élevage.

Les qualités de la carcasse et de la viande

La nature de l'alimentation influence fortement les qualités nutritionnelles et sensorielles de la viande d'agneau. Par rapport à l'alimentation en bergerie avec du concentré et du foin, l'élevage à l'herbe des agneaux est favorable à la valeur santé pour l'homme des acides gras déposés dans la viande, avec une moindre proportion d'acide palmitique (C16:0), proathérogène, et une plus grande proportion d'acides gras de la famille des oméga 3 et des CLA (acide linoléique conjugué) (Aurousseau *et al.,* 2004). L'augmentation de la proportion de CLA chez les agneaux d'herbe est d'autant plus marquée que les conditions de pâturage sont favorables (herbe de bonne qualité disponible à volonté). Par ailleurs, en cas de finition en bergerie après une phase de pâturage, l'effet sur la composition en acides gras des lipides de la viande dépend de la durée de la finition : elle est faible si la durée de finition est courte (3 semaines), auquel cas l'effet de l'alimentation à l'herbe sur les qualités nutritionnelles est globalement maintenu ; elle est forte si la durée de finition est plus longue (6 semaines), auquel cas la composition en acides gras des lipides de la viande se rapproche plutôt de celle d'agneaux de bergerie (Aurousseau *et al.,* 2007).

Les qualités sensorielles de la carcasse renvoient à la fermeté et à la couleur du tissu adipeux de couverture, que l'on souhaite ferme et blanc (Prache *et al.,* 1990 ; Thériez *et al.,* 1997a). Les agneaux de bergerie présentent un gras de couverture moins ferme que les agneaux d'herbe (Priolo *et al.,* 2002a). Dans les régimes riches en concentré, en effet, une partie importante des acides gras (AG) polyinsaturés échappe aux hydrogénations ruminales, et l'augmentation de la production d'acide propionique dans le rumen conduit à une augmentation des proportions d'AG impairs et ramifiés dans le tissu adipeux (voir chapitre sept, « Métabolisme lipidique des tissus musculaires et adipeux »). L'augmentation des AG insaturés, impairs et ramifiés, tous à point de fusion inférieur à celui des AG saturés pairs, entraîne une diminution de la fermeté du tissu adipeux de couverture. Pour limiter ces défauts, il est recommandé d'utiliser du bon foin dans les régimes de finition des agneaux de bergerie, d'utiliser des céréales entières et non broyées en cas d'engraissement avec des régimes fermiers, et de limiter les apports de concentré en fin d'engraissement de manière à accroître la proportion de fourrage dans le régime (Thériez *et al.,* 1997b).

Muscle_Viande.indd 20 07/09/2010 12:52:54

La couleur du tissu adipeux est légèrement plus jaune chez les agneaux d'herbe, en lien avec les pigments caroténoïdes de l'herbe pâturée (Priolo *et al.,* 2002b), mais cet effet n'est souvent pas perceptible à l'œil. La viande des agneaux engraissés à l'herbe est en moyenne plus sombre (Priolo *et al.,* 2002) et présente une flaveur plus forte et moins appréciée par les consommateurs français, espagnols et italiens (à l'inverse des consommateurs anglais, irlandais et néo-zélandais) que la viande des agneaux engraissés avec un régime à base de concentré (Rousset-Akrim *et al.,* 1997 ; Sanudo *et al.,* 1998). Cependant, la différence entre les agneaux d'herbe et les agneaux de bergerie dépend beaucoup de leur vitesse de croissance et de leur âge à l'abattage : ainsi, la flaveur est peu augmentée chez les agneaux d'herbe abattus très jeunes, alors qu'elle est beaucoup plus forte chez les agneaux d'herbe âgés à l'abattage, avec une intensité de flaveurs « mouton » et « animal confiné » nettement accrue (Rousset-Akrim *et al.,* 1997).

La flaveur caractéristique de la viande ovine est liée aux acides gras à chaîne courte ramifiée, en particulier les acides 4-methyloctanoïque et 4-methylnonanoïque (Wong *et al.,* 1975). La présence simultanée de 3-méthylindole (ou scatole) accroît la perception de la flaveur de mouton. Ce composé, qui est responsable de flaveurs et d'odeurs désagréables de la viande d'agneau, est formé dans le rumen à partir de la dégradation du tryptophane. Sa concentration est plus élevée avec des rations à base d'herbe qu'avec des rations à base de concentré (Young *et al.,* 1997), et ce d'autant plus que les protéines du fourrage sont rapidement dégradées dans le rumen. C'est ce qui explique pourquoi la viande d'agneaux élevés au pâturage présente une flaveur plus intense et moins appréciée lorsque l'animal consomme un régime riche en trèfle blanc par rapport à un régime riche en graminées (Schreurs *et al.,* 2007a). Le trèfle blanc conduit en effet à des concentrations en scatole dans le tissu adipeux plus élevées que le ray-grass anglais (Schreurs *et al.,* 2007a). Ainsi, malgré leur intérêt pour la nutrition des animaux et la captation de l'azote de l'air, les prairies riches en trèfle blanc accroissent le risque de défauts de flaveur, point à souligner pour l'élevage biologique où les légumineuses sont particulièrement recherchées dans les prairies (Prache *et al.,* 2009a).

Les tannins condensés de certaines légumineuses, comme le lotier corniculé, le sulla et le lotier pédonculé, diminuent la biosynthèse ruminale de ces composés odorants, car ils ralentissent la dégradation ruminale des protéines (Schreurs *et al.,* 2007b). Ainsi, il a été observé que les concentrations en scatole dans le liquide ruminal, le plasma et le tissu adipeux intermusculaire étaient plus faibles chez des agneaux qui pâturaient du lotier corniculé que chez des agneaux qui pâturaient des prairies de ray-grass anglais/trèfle blanc (Schreurs *et al.,* 2007c). De plus, la viande des agneaux qui consomment des plantes riches en tannins est plus claire. Les tannins seraient en effet responsables d'une diminution de la biosynthèse ruminale de la vitamine B 12, un précurseur des pigments héminiques. Au-delà de leur intérêt pour la qualité des produits, la nutrition des animaux et la fertilisation naturelle des prairies, les plantes à tannins condensés, consommées en vert ou en foin, présentent par ailleurs des vertus anthelminthiques intéressantes pour maîtriser le parasitisme chez les petits ruminants (Hoste *et al.,* 2009).

La viande des agneaux d'herbe est aussi plus riche en acide linolénique (Aurousseau *et al.,* 2004), dont les produits d'oxydation lors de la cuisson (4-heptanal) ont une

Muscle_Viande.indd 21 07/09/2010 12:52:54

odeur désagréable (Elmore *et al.,* 2000). Une expérience comparant des agneaux britanniques (élevés à l'herbe) à des agneaux espagnols (élevés en bergerie) a clairement montré que l'intensité de la flaveur était liée à la teneur de la viande en acide linolénique (Sanudo *et al.,* 1998).

Ces différentes études montrent que l'élevage à l'herbe est favorable du point de vue des qualités nutritionnelles de la viande d'agneau pour l'homme, mais parfois défavorable du point de vue de ses qualités sensorielles pour les consommateurs français, en particulier du point de vue de la flaveur. Signalons cependant que, si les qualités sensorielles sont très importantes pour les consommateurs, le jugement peut sensiblement varier entre pays (Sanudo *et al.,* 1998). Il est important de rappeler également que ces différents critères de qualité sont beaucoup plus variables chez les agneaux d'herbe que chez les agneaux de bergerie, ce qui peut nécessiter des contraintes de tri supplémentaires pour gérer cette variabilité au niveau de la filière.

La vente et la consommation de viande ovine en France

Trois grands types d'agneaux sont vendus en France, en lien avec les différents bassins de production et les systèmes d'élevage correspondants, ainsi que les habitudes de consommation. Dans les zones de plaine de la moitié Nord et dans le Grand Ouest, sont produits des agneaux « lourds » de 18 à 20 kg de carcasse, issus de races bouchères souvent herbagères, l'âge à la vente variant de 120 à 180 jours (une partie de ces agneaux est engraissée à l'herbe). Dans les zones défavorisées et de montagne de la moitié Sud, les agneaux issus de races rustiques sont quasi systématiquement engraissés en bergerie, et présentent des poids de carcasse inférieurs, de 16,5 à 18 kg, l'âge à la vente variant de 120 à 150 jours. Enfin, des agneaux dits « légers » peuvent également être produits dans ces mêmes élevages (âge à la vente de l'ordre de 70 jours, pour un poids vif d'environ 24 kg) ; ils représentent environ 15 % à 20 % de l'ensemble des agneaux nés, et sont vendus dans le Sud (sud de la France, Italie, Grèce et Espagne).

Les consommateurs français achètent peu de viande d'agneau (3,6 kg par habitant et par an). Dans les habitudes de consommation, on observe un gradient nord-sud, avec des carcasses de plus en plus légères combinées avec la recherche d'une viande claire (jusqu'à la péninsule ibérique, avec une consommation d'agneaux de 11 à 12 kg de carcasse). La viande ovine conserve l'image d'une viande « festive » et reste peu consommée par les classes d'âge jeunes. Elle demeure une viande chère à l'achat, une part importante étant vendue sous signe officiel de qualité, ce qui permet de la démarquer de la viande importée, en particulier du *chilled* néo-zélandais ou des agneaux irlandais. Les consommateurs français de viande d'agneau accordent une grande importance à la manière dont l'animal a été alimenté ainsi qu'aux aspects concernant le respect de l'environnement et le bien-être animal (Bernués *et al.,* 2003). C'est la raison pour laquelle des méthodes sont actuellement développées pour authentifier, sur la carcasse ou la viande, la manière dont l'agneau a été alimenté (voir chapitre quatre, « Traçabilité analytique des produits carnés : origine et alimentation de l'animal »).

Muscle_Viande.indd 22 07/09/2010 12:52:54

Des systèmes d'élevage ovin durables

Le revenu actuel des éleveurs dépend fortement du niveau de productivité numérique (nombre d'agneaux produits par brebis par an) et du niveau d'utilisation des aliments concentrés. La productivité numérique par brebis est un facteur clé de la marge brute dégagée par brebis (figure 2.1), elle-même facteur déterminant du revenu (Benoit *et al.,* 1999). La productivité numérique par brebis est la résultante de trois éléments : le taux de mise bas (nombre de mise bas par brebis et par an), la prolificité (nombre d'agneaux nés par mise bas) et le taux de mortalité des agneaux. En zone de plaine, la prolificité est un élément majeur, car les possibilités d'accélération du rythme de reproduction sont limitées pour les races herbagères. Par contre, en zone de montagne, le recours plus large aux races rustiques facilement désaisonnables permet d'augmenter le taux de mise bas qui devient alors un déterminant fort de la productivité numérique. En système « trois agnelages en 2 ans » (pratiqué en particulier dans le groupe « montagnes humides »), la réduction de l'intervalle entre mises bas à 8 mois permet d'obtenir des taux de mise bas de l'ordre de 135 % ; associés à des prolificités de 145 % et à des taux de mortalité de 15 %, ils permettent d'atteindre une productivité numérique de 1,66 agneau par brebis par an (Benoit *et al.,* 2009).

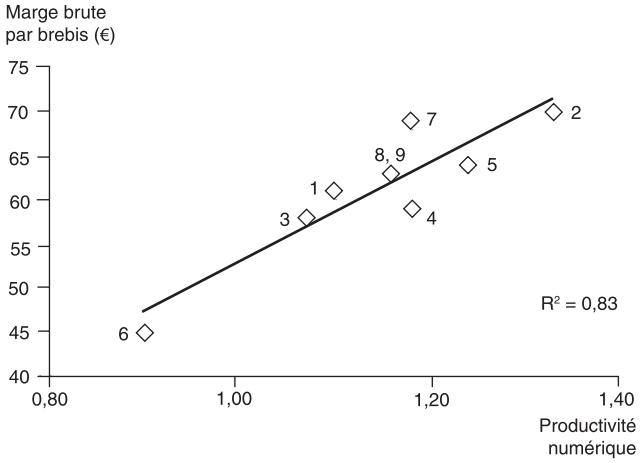

Figure 2.1. Relation entre la productivité numérique (nombre d'agneaux produits par brebis et par an) et la marge brute par brebis (€), pour les neuf grands systèmes ovins allaitants présentés dans le tableau 2.1 (Institut de l'élevage, 2008).

Les chiffres portés sur le graphique correspondent aux numéros des systèmes identifiés dans le tableau 2.1.

Le niveau d'utilisation d'aliments concentrés varie de 79 kg à 194 kg par brebis (tableau 2.1), avec une moyenne de 158 kg, soit près d'une tonne par UGB (donc de l'ordre de 50 % supérieur à ce que l'on observe en systèmes bovins allaitants). Ce niveau est très lié à la productivité numérique par brebis, la plus grande partie des aliments concentrés étant destinée à l'engraissement des agneaux, avec une moyenne

Muscle_Viande.indd 23 07/09/2010 12:52:54

est de 60 kg à 80 kg par agneau lors d'un engraissement en bergerie. Néanmoins, la consommation de concentrés par les brebis peut être importante en fin de gestation et en lactation.

L'objectif majeur aujourd'hui est de rechercher des systèmes de production à la fois productifs, économes en intrants, respectueux de l'environnement et vivables pour les éleveurs. Les expérimentations menées à l'échelle du système de production à l'Inra de Clermont-Ferrand/Theix depuis vingt ans, dont dix en agriculture biologique, montrent qu'une conduite économe qui privilégie le pâturage et limite les intrants est compatible avec des performances animales élevées. Elle permet également de maîtriser l'empreinte environnementale du système de production, car d'une part l'utilisation des ressources non renouvelables est limitée, et d'autre part les prairies utilisées permettent de séquestrer du carbone et constituent des réservoirs de biodiversité végétale et animale (Pottier *et al.,* 2009). En 2007 et 2008, le système « herbager » proposé dans ces études présentait une autonomie fourragère (part des besoins énergétiques du troupeau issus des fourrages produits sur l'exploitation) de près de 87 %, avec l'utilisation de seulement 84 kg d'aliments concentrés par brebis, tout en atteignant une productivité numérique de 1,55 agneau par brebis (Pottier *et al.,* 2009).

En élevage ovin allaitant, les principaux postes de dépenses énergétiques étant liés à la mécanisation, aux achats d'aliments et aux engrais, de tels systèmes, très herbagers, productifs et économes, affichent des performances environnementales très favorables du point de vue de leur consommation d'énergie fossile (Pottier *et al.,* 2009). Enfin, même si le mode de production biologique est encore faiblement représenté en France (Bellon *et al.,* 2009), les engagements de son cahier des charges (obligation du pâturage quand les conditions climatiques le permettent) et ses impératifs économiques liés au coût des aliments concentrés biologiques conduisent à le considérer comme un prototype pour la recherche de l'optimisation de systèmes ovins durables (Benoit *et al.,* 2009).

Conclusion

La production ovine française a connu une forte érosion depuis trente ans, mais des signes forts ont été donnés en février 2009 par le ministre français de l'Agriculture, lors du bilan à mi-parcours de la PAC, avec la redistribution des aides au profit de l'élevage ovin et des surfaces herbagères. Cette production requiert beaucoup de technicité et des charges de travail importantes. Les résultats technico-économiques observés en fermes sont très variables, avec des niveaux de consommation de concentrés en moyenne élevés, liés en particulier à l'engraissement assez généralisé des agneaux en bergerie. Les études réalisées sur des systèmes d'élevage très herbagers montrent qu'il est possible de conjuguer des niveaux de productivité animale élevés avec une réduction très significative des intrants ; de tels systèmes limitent également l'empreinte carbone de la production de viande (séquestration du carbone dans les prairies) et limitent l'utilisation de ressources non renouvelables (énergie directe et indirecte) avec une garantie de rentabilité économique de bon niveau. La contrepartie est la nécessité d'une technicité élevée (Thériez *et al.,* 1997b). Par ailleurs,

Muscle_Viande.indd 24 07/09/2010 12:52:54

malgré une plus grande variabilité des performances et de la qualité du produit dans ses différentes dimensions, ainsi qu'une flaveur accrue lorsque l'agneau est élevé à l'herbe, une part importante d'herbe dans l'alimentation des agneaux pourrait constituer un atout vis-à-vis des consommateurs, du fait d'une meilleure qualité nutritionnelle de la viande par rapport à un engraissement en bergerie.

Muscle_Viande.indd 25 07/09/2010 12:52:54

Chapitre 3

Facteurs de variation liés à l'animal et prédiction des caractéristiques de la carcasse des bovins

Florence Garcia-Launay et Didier Micol

Au sein de la filière viande bovine, la notion de qualité est variable et se décline de façon différente au cours de la transformation de l'animal vivant en carcasse puis en viande, voire en portion consommateur. La définition de la qualité de la carcasse des bovins reste un passage obligé, elle reste le produit valorisé par l'éleveur et le point de départ pour le transformateur et le distributeur de viande bovine. Les différentes composantes de cette qualité de la carcasse doivent être définies et, dans la mesure du possible, maîtrisées tout au long de la filière. Les leviers d'action, liés à l'animal et à sa conduite, sont déterminants durant sa phase de production.

De l'animal vivant à la carcasse

Les caractéristiques propres de l'animal déterminent pour une part importante celles de sa carcasse. Les plus déterminantes sont l'âge à l'abattage après sa phase de croissance et sa période de finition, sa catégorie de référence à l'abattage, qui dépend surtout de son stade physiologique/sexe (veau, génisse, vache, bœuf, jeune bovin mâle entier < 24 mois et taureau) et enfin son type racial.

Le poids de carcasse est le reflet du poids de l'animal vif sans le contenu digestif (aliments en cours de digestion dans le tractus digestif) et le cinquième quartier (peau, gras interne, abats rouges et blancs, sang, tractus digestif, parties inférieures des membres, tête, etc.). Le terme de passage du poids de carcasse par rapport au poids vif se définit comme le rendement commercial, lequel correspond réglementairement au poids de carcasse froide rapporté au poids vif final de l'animal. Compte tenu de nos conditions de production, types d'animaux, âge et type racial, ce rendement couvre une plage assez large, de 50 % pour les bovins de faible valeur

Muscle_Viande.indd 27 07/09/2010 12:52:54

Tableau 3.1. Illustration des poids de carcasse et des rendements commerciaux selon le type racial et la durée de la période de finition chez des jeunes bovins mâles, recevant des régimes à base d'ensilage de maïs (d'après Institut de l'élevage, 2008).

	Prim'Holstein			**Normand**			**Limousin**			**Charolais**			**Blond d'Aquitaine**		
Âge (mois)	18	19	20	17	17,5	18	17,5	18	18,5	17,5	18	18,5	17	17,5	18
Durée finition (j)	442	473	503	412	427	442	305	320	336	305	320	335	275	290	305
Poids final (kg)	675	700	725	645	660	670	645	660	675	720	740	755	660	675	690
Poids carcasse (kg)	350	365	380	350	360	370	390	405	415	420	435	445	415	425	435
Rendement (%)	51,9	52,1	52,4	54,4	54,6	54,8	60,7	61,0	61,2	58,3	58,6	58,8	62,9	63,1	63,3

Tableau 3.2. Illustration schématique de l'effet de la race sur la conformation moyenne des carcasses (d'après Cartier et Moevi, 2007).

Race	**Holstein**	**Normand**	**Montbéliard**	**Salers**	**Charolais**	**Limousin**	**Blond d'Aquitaine**
Conformation (Seurop)	O – à O =	O + à R –	O + à R –	R – à R =	R + à R =	U – à U +	U = à E –

Muscle_Viande.indd 28 07/09/2010 12:52:54

bouchère à plus de 65 % pour les animaux les plus lourds et les mieux conformés. Pour un animal donné, il varie avec la nature de la ration de finition qui influe sur la quantité du contenu digestif, les rations riches en aliments concentrés conduisant à des contenus plus faibles que les rations plus riches en fourrage. Entre types d'animaux, le contenu digestif pour un poids donné est plus limité chez les races à viande ayant une capacité d'ingestion faible (Blond d'Aquitaine par exemple), contrairement aux races laitières spécialisées sélectionnées en partie sur leur niveau d'ingestion volontaire (Prim'Holstein par exemple).

Par ailleurs, le rendement est modifié par les conditions de transport puis l'attente en bouverie de l'animal avant son abattage. Ces pertes de poids vif touchent essentiellement le contenu digestif (pertes de fèces, d'urine, etc.), sans induire de variations du poids de carcasse. Le tableau 3.1 illustre ces différences de rendements et de poids de carcasse attendus selon le type racial chez des jeunes bovins mâles en finition sur un régime à base d'ensilage de maïs. Les poids de carcasse et rendements augmentent des races laitières spécialisées aux races à viande. L'allongement de la durée de finition s'accompagne d'une augmentation du poids de carcasse correspondant (Institut de l'élevage, 2007) et d'une amélioration sensible des rendements en carcasse. Néanmoins, au-delà de ces facteurs qui agissent sur le poids de carcasse, une variation individuelle persiste, comme sur beaucoup d'autres critères qualitatifs. Au sein du même lot de bovins, de même race et alimentés de la même façon, des variations de poids et de critères de carcasse sont observées (Institut de l'élevage-chambre d'agriculture Pays de la Loire, 2002).

Le classement qualitatif des carcasses repose sur deux critères, la conformation et l'état d'engraissement. La conformation vise à décrire l'aspect extérieur de la carcasse pour approcher l'importance relative des masses musculaires, et donc la quantité de muscles par rapport à l'ensemble du corps. Elle s'apprécie d'après les profils de la carcasse (rebondi, droit ou concave) et les épaisseurs musculaires à différents niveaux (cuisse, dos, épaule), en rapport avec la taille de la carcasse. Réglementairement, la conformation est codifiée par le système Seurop, la classe S est la classe supérieure, E est la classe excellente (profils superconvexes à convexes) et, à l'inverse, la classe P correspond à des profils de type concave à très concave (Office de l'élevage, 2010). Les classes U, R, O sont les classes intermédiaires décroissantes. Pour affiner ce classement, chaque classe est subdivisée en trois sous-classes (+, = et –) correspondant en pratique à une notation au tiers de classe.

Le type racial est le premier facteur déterminant des variations de la conformation des carcasses et du développement relatif des masses musculaires entre animaux. En effet, les races à viande ont été sélectionnées dans le passé sur leur aptitude au travail et ensuite sur leur aptitude à produire de la viande, notamment sur le développement des muscles. Le tableau 3.2 illustre l'influence du type racial sur la conformation et le développement musculaire de nos principales races selon la grille Seurop (Cartier et Moevi, 2007). Pour une même race, la catégorie de l'animal joue sur sa conformation et son développement musculaire. Les jeunes bovins mâles sont mieux conformés que les bœufs, les génisses et les vaches, assez proches en terme de conformation. Chez les bovins jeunes encore en phase de croissance, la conformation musculaire augmente avec l'âge et le poids, plus les animaux sont lourds mieux ils sont conformés intrarace. Par

Muscle_Viande.indd 29 07/09/2010 12:52:54

contre, chez les animaux âgés ou très âgés (vaches de réforme), la conformation diminue avec l'âge, reste stable jusqu'à 6-7 ans et diminue ensuite (Bastien, 2001b).

L'état d'engraissement est le second critère réglementaire d'appréciation qualitative de la carcasse. Il a pour but de caractériser l'importance des dépôts adipeux extérieurs de la carcasse (gras de couverture) et sur la face interne de la cage thoracique (gras intercostal, grappé). Cette approche vise à estimer l'état d'engraissement de la totalité de la carcasse à partir d'une appréciation extérieure superficielle. Il est noté sur une échelle allant de 1 (pratiquement pas de gras en surface des carcasses et à l'intérieur de la cage thoracique) à 5 (toute la carcasse recouverte par du dépôt adipeux sous-cutané, les muscles intercostaux à l'intérieur de la cage thoracique pouvant être infiltrés de gras). Les classes 2, 3 e 4 correspondent aux classes intermédiaires croissantes (soit faible, moyen et fort) de l'état d'engraissement. Celles-ci sont elles-mêmes subdivisées en trois sous-classes (–, = et +).

L'état d'engraissement des carcasses dépend des caractéristiques propres de l'animal, de sa catégorie liée à son sexe et de sa précocité selon son type racial. Les jeunes bovins mâles, les bœufs, les génisses et les vaches âgées de différentes races représentent autant d'aptitudes différentes à déposer des tissus adipeux. Ces écarts s'expliquent par des différences de précocité, qui correspond à l'aptitude de l'animal à atteindre rapidement au cours du temps son statut d'adulte (âge, poids, format adultes). Un animal dépose d'autant plus de dépôts adipeux et s'engraisse d'autant plus qu'il est précoce en terme de lipogenèse (Micol *et al.,* 1993). Les femelles sont plus précoces que les mâles entiers, les mâles castrés occupent une position tout à fait intermédiaire chez les bovins. Pour un animal donné, l'état d'engraissement augmente aussi avec l'âge, donc des jeunes bovins aux bœufs (Micol, 1986), des bœufs aux génisses et des génisses aux vaches de réforme (Malterre, 1986a ; 1986b). La précocité dépend également du type racial, nos races laitières sont précoces (Prim'Holstein, Normande, Montbéliarde…), les races rustiques sont de précocité intermédiaire et nos races à viande spécialisées (Limousine, Charolaise, Blonde d'Aquitaine…) sont tardives, voire très tardives au niveau mondial (Micol *et al.,* 1993). La conduite alimentaire durant l'élevage, le niveau des apports énergétiques de la ration en particulier et la durée de la période de finition affectent l'état d'engraissement.

Les animaux déposent d'autant plus de lipides et de tissus adipeux que les apports en énergie de la ration sont élevés (Micol *et al.,* 1993). L'allongement de la période de finition s'accompagne d'un dépôt de tissu adipeux important et augmente le risque de produire des carcasses trop grasses, en particulier chez les animaux précoces tels que les génisses et les vaches de réforme. La figure 3.1 illustre schématiquement la relation entre l'augmentation du poids de carcasse et sa proportion de dépôts adipeux selon la précocité (type racial) de l'animal et le niveau des apports énergétiques de la ration au cours de sa période de finition. En résumé, des animaux tardifs, conduits sur un niveau d'alimentation limité augmente leur poids en atteignant lentement l'état d'engraissement optimal. À l'opposé, des bovins précoces ou très précoces recevant une ration très énergétique atteignent très rapidement ou dépassent l'état d'engraissement optimal à un poids de carcasse faible et à un âge relativement jeune.

Muscle_Viande.indd 30 07/09/2010 12:52:54

▸▸ Prédiction de la croissance et de la composition de la carcasse : un modèle mécaniste

Prédire la composition de la carcasse des bovins après sevrage en fonction des itinéraires de production permet de raisonner l'alimentation pour atteindre les objectifs de poids et de composition de la carcasse à l'abattage, de prévoir les durées d'engraissement nécessaires pour atteindre ces objectifs et d'estimer les coûts de production associés. Les modèles de croissance et de composition corporelle des bovins existants permettent en général d'estimer la composition chimique de la masse corporelle (protéines, lipides, eau) et son évolution au cours du temps, ce qui permet de calculer la composition du gain de masse corporelle au cours du développement. C'est le cas notamment du modèle de Robelin (1990) qui repose sur l'ajustement d'une équation de Gompertz aux différents types de bovins (sexe, race, croissance *versus* finition) et sur le paramétrage d'équations d'allométrie pour calculer la composition chimique associée.

Ce modèle sert de base aux recommandations alimentaires de l'Inra (Inra, 1988 ; 2007). D'autres approches reposent de façon plus explicite sur les mécanismes biologiques de prolifération cellulaire et d'hypertrophie qui interviennent au cours de la croissance. Le modèle d'Oltjen *et al.* (1986) repose par exemple sur l'évolution de trois compartiments corporels que sont l'ADN corporel, les protéines et les lipides dans la masse corporelle. L'évolution des quantités d'ADN rend compte des mécanismes d'hyperplasie (augmentation du nombre de cellules), tandis que l'accrétion protéique rend compte de l'hypertrophie cellulaire. L'énergie disponible après l'accrétion protéique et la couverture des besoins d'entretien servent à la synthèse lipidique. Ce modèle, grâce aux hypothèses biologiques inclues, permet de simuler l'évolution de la composition chimique et de la masse corporelle des bovins au cours de trajectoires de croissance variées (Garcia *et al.,* 2008).

Présentation du modèle MECSIC

Pour prédire la composition de la carcasse, il est nécessaire de construire un modèle qui repose sur les hypothèses biologiques fondamentales de la croissance (hyperplasie et hypertrophie cellulaires principalement) et qui contient des compartiments spécifiques de la carcasse. Le modèle MECSIC, pour modèle mécaniste de simulation de la croissance (Hoch et Agabriel, 2004a), répond à ce cahier des charges. MECSIC est composé de quatre compartiments (figure 3.1) correspondant aux protéines dans la carcasse (ProtC), aux protéines dans le cinquième quartier (Prot5Q), aux lipides dans la carcasse (LipC) et aux lipides dans le cinquième quartier (Lip5Q).

L'accrétion ou la mobilisation dans chaque compartiment est déterminée par l'équilibre instantané entre la synthèse et la dégradation. La synthèse et la dégradation des protéines sont formalisées selon un métabolisme basal, associé au renouvellement à maturité, et une synthèse associée à la croissance. Le métabolisme basal n'influence pas l'accrétion protéique pendant la croissance et est une fonction du niveau du compartiment protéique correspondant.

Muscle_Viande.indd 31 07/09/2010 12:52:54

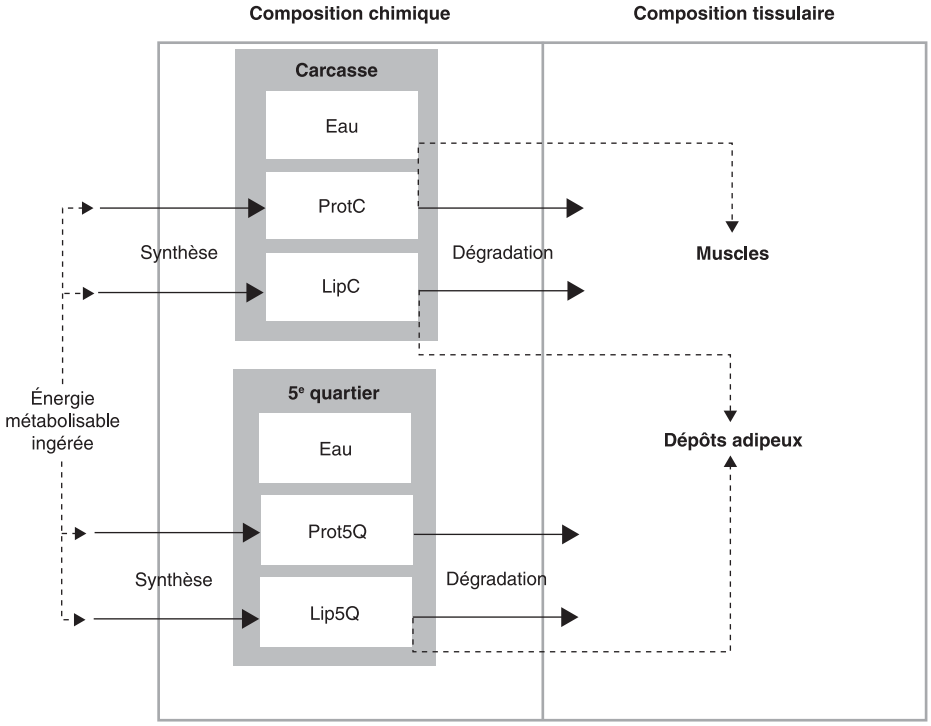

Figure 3.1. Schéma d'ensemble du modèle dynamique de croissance et de composition corporelle des bovins, MECSIC.

La synthèse protéique associée à la croissance est modélisée comme une synthèse protéique maximale modulée par l'énergie métabolisable ingérée. La synthèse protéique maximale dépend de l'âge physiologique (représenté comme une fraction des protéines à maturité) et de l'état du compartiment :

(Équation 1) $$\mathrm{SynMaxProt}_i = \alpha_i \# \mathrm{Prot}_i \# \ln\left(\frac{\mathrm{Prot}_{imax}}{\mathrm{Prot}_i}\right)$$

i correspond à C pour la carcasse et à 5Q pour les tissus du cinquième quartier. Prot_{imax} est la quantité de protéines à l'âge adulte, α_i est le coefficient du taux de synthèse paramétré pour chaque type d'animal. Lorsque la synthèse protéique maximale au-dessus du métabolisme basal tend vers zéro quand l'animal approche de l'âge adulte, la synthèse protéique tend vers le métabolisme basal et représente le turn-over des protéines à l'âge adulte. La synthèse protéique associée à la croissance est formulée de la façon suivante :

(Équation 2) $\mathrm{ProtSyn}_i = \mathrm{SynMaxProt}_i \times (\mathrm{modulationénergie}) + \mathrm{basal}$

Le facteur de modulation de la synthèse maximale en fonction de l'énergie métabolisable (MEI) est une fonction de Michaelis-Menten dont les valeurs varient entre 0 et 1 ; kE est le coefficient de demi-saturation de l'équation de Michaelis-Menten. Il dépend du poids métabolique de l'animal, ce qui permet de réguler l'efficacité de l'énergie selon le poids ; basal correspond au métabolisme basal.

Muscle_Viande.indd 32 07/09/2010 12:52:54

La dégradation associée à la croissance dépend de l'état du compartiment et de l'âge physiologique. La synthèse et la dégradation des lipides et des protéines sont formulées de la même façon pour les protéines et les lipides, mais sans niveau basal pour le turn-over des lipides. Les taux de synthèse des lipides sont exprimés pour la carcasse et le cinquième quartier. Les contenus protéiques maximaux correspondent aux contenus à maturité, alors que les quantités de lipides maximales (Lip_{imax}) sont associées au développement de l'animal. Les quantités maximales de lipides dans la carcasse et dans le cinquième quartier sont associées au poids du compartiment correspondant et augmentent linéairement avec l'âge physiologique, selon la relation quasi linéaire trouvée par Robelin et Daenicke (1980) entre le pourcentage de lipides dans la masse corporelle et le poids vif vide :

(Équation 3) $Lip_{imax} = \left(Lip_{i0} + Lip_{i1} \# \left(\frac{Prot_i}{Prot_{imax}}\right)^2\right) \# W_i$

Lip_{i0} et Lip_{i1} sont les coefficients de la relation linéaire entre le contenu maximal en lipides et l'âge physiologique dans la carcasse (i = C) et dans le cinquième quartier (i = 5Q). W_i est le poids (en kg) de chaque compartiment corporel, carcasse ou cinquième quartier.

La quantité maximale de lipides corporels à chaque âge physiologique est donc modulée par l'énergie métabolisable ingérée et peut donc se traduire par une augmentation nulle jusqu'à une augmentation à peu près quadratique de la quantité de lipides corporels.

La synthèse protéique est « tirée » par la quantité maximale de protéines à maturité, c'est-à-dire par le format adulte. L'accrétion lipidique est quant à elle poussée par l'apport en énergie métabolisable, modulateur de la synthèse lipidique.

Le modèle de composition chimique est associé à un modèle de composition tissulaire (figure 3.1) qui calcule les poids des muscles, des dépôts adipeux totaux et de la carcasse. Ce modèle repose sur des équations d'allométrie :

(Équation 4) $Y = aX^b$

Y représente le poids de muscle, la masse délipidée de la carcasse ou le poids de dépôts adipeux totaux. Dans les deux premiers cas, X correspond à la quantité de protéines dans la carcasse et, dans le dernier cas, à la quantité de lipides corporels. Le poids de carcasse est ensuite obtenu en additionnant le poids de la masse délipidée de la carcasse et la quantité de lipides dans la carcasse. Les paramètres a et b sont estimés pour chaque type d'animal.

Paramétrage du modèle

L'analyse de sensibilité mise en œuvre par Hoch et Agabriel (2004b) a montré que le modèle de composition chimique est sensible à 9 de ses paramètres sur 28. Ce sont les quantités de protéines à maturité dans la carcasse ($ProtC_{max}$) et le cinquième quartier ($Prot5Q_{max}$) ainsi que le coefficient aPM qui influencent le plus les sorties du modèle. Viennent ensuite les taux de synthèse protéique dans la carcasse (αC) et le cinquième quartier ($\alpha 5Q$), puis les taux de dégradation protéique dans la

Muscle_Viande.indd 33 07/09/2010 12:52:54

carcasse (γC) et le cinquième quartier (γ5Q). Les valeurs de Lip_0 et Lip_1 enfin sont impliquées dans une moindre mesure dans la variabilité des sorties du modèle. Les travaux de paramétrage du modèle de composition chimique à partir de données observées ont été centrés sur les paramètres $ProtC_{max}$, $Prot5Q_{max}$, αC, α5Q, Lip_0 et Lip_1 pour lesquels des valeurs différentes ont été estimées pour chaque type d'animal. Ainsi, les valeurs de paramètres retenues pour des taurillons Charolais ont été établies par Hoch et Agabriel (2004b). Les valeurs estimées pour des génisses Salers sont issues des travaux de Hoch *et al.* (2004) et de Garcia *et al.* (2008) et celles de bœufs croisés Angus-Hereford des travaux de Garcia *et al.* (2008) à partir des données de Sainz *et al.* (1995). Des valeurs pour des taurillons Montbéliards ont été proposées avec les données de la base d'Arvalis-Institut du végétal (Rigot, 2008). Comme noté par Hoch *et al.* (2004), il n'est pas réaliste de faire un tel paramétrage pour tous les types d'animaux en croissance à considérer, en raison du manque de données expérimentales et du coût pour les obtenir. Les valeurs sont donc étendues à partir de l'existant par expertise au type d'animal considéré. Ainsi, les valeurs des taurillons Charolais sont considérées comme étant représentatives des valeurs des taurillons de race tardive, celles des taurillons Montbéliards sont valables pour les taurillons de race précoce, etc. Le paramétrage doit néanmoins se poursuivre en élargissant nos collaborations aux données existant sur de jeunes bovins en engraissement.

Le modèle de composition tissulaire a également fait l'objet d'un paramétrage pour l'estimation des quantités de dépôts adipeux totaux (DAT, kg), de muscles (M, kg), ainsi que de masse délipidée dans la carcasse (MDELC, kg) et dans le cinquième quartier (MDEL5Q, kg). L'équation reliant dépôts adipeux totaux et quantité totale de lipides est issue des travaux de Robelin et Geay (1978) qui avaient ajusté cette équation à partir d'une base de données portant sur 84 bovins âgés de 3 à 19 mois :

(Équation 5) $DAT = 0{,}88 \times Lip^{1{,}008}$

Le calcul des quantités de muscles (Hoch *et al.*, 2006) à partir des quantités de protéines dans la carcasse est basé sur l'exploitation d'une base de données rassemblant 124 bovins de races variées (Charolais, Limousin, Salers, Frison, Charolais x Frison) pour laquelle il n'avait pas été observé d'effet race :

(Équation 6) $M = 3{,}532 \times ProtC^{1{,}014}$

Les équations reliant MDELC et MDEL5Q aux quantités de protéines dans la carcasse et le cinquième quartier ont été ajustées sur des données obtenues sur génisses salers (Hoch *et al.,* 2004) et sont cohérentes avec celles de Robelin et Geay (1978) sur la masse délipidée et les protéines totales :

(Équation 7) $MDELC = 5{,}653 \times ProtC^{0{,}949}$

(Équation 8) $MDEL5Q = 6{,}908 \times Prot5Q^{0{,}864}$

Les données produites par le modèle sont ensuite confrontées à des mesures (poids de la carcasse, proportion de dépôts adipeux dans la carcasse et les viscères, etc.). Plusieurs démarches d'évaluation et de validation du modèle ont été entreprises, sur génisses Salers, taurillons Charolais et bœufs croisés Angus-Hereford, avec des lots en croissance continue et en croissance discontinue (Garcia *et al.,* 2008 ; Hoch *et al.,* 2004). Elles ont permis de mieux prévoir le fonctionnement du modèle. MECSIC

Muscle_Viande.indd 34 07/09/2010 12:52:54

a montré une bonne capacité à prédire les quantités de protéines corporelles, quel que soit le type d'animal ou de trajectoire de croissance. En particulier, il estime correctement les quantités de protéines dans le cas d'une croissance compensatrice où le gain de masse corporelle est plus riche en protéines que pour une croissance continue. Il reproduit les processus associés à l'accrétion protéique dans une large gamme de situations. Bien qu'il ne prenne pas en compte l'apport en protéines dans la ration, il a fourni des estimations fiables des protéines corporelles pour les régimes expérimentaux équilibrés explorés (Garcia *et al.,* 2008).

La fiabilité et la précision des estimations sont plus faibles pour les quantités de lipides corporels, à cause de la sensibilité de l'accrétion lipidique à l'apport en énergie. MECSIC sous-estime les quantités de lipides corporels pour des bovins ayant une capacité élevée à déposer des lipides et conduits avec des apports d'énergie très élevés. Une évaluation plus récente du modèle (Rigot, 2008) sur taurillons Charolais, Limousins, Montbéliards, Normands et Blonds d'Aquitaine a confirmé sa capacité à fournir des estimations fiables des poids de carcasse à l'issue de la finition. Les futurs développements de MECSIC viseront à modifier les équations impliquées dans la synthèse lipidique pour améliorer la capacité de prédiction avec des hauts niveaux d'apports en énergie et à prendre en compte l'effet de la nature de la ration sur l'orientation des dépôts. Il s'agira également d'étendre MECSIC à la période présevrage pour aboutir à un modèle qui fonctionne de la naissance à l'abattage et qui tienne compte de l'influence de la conduite avant sevrage (complémentation ou pas) et de la production laitière de la mère sur les performances ultérieures en engraissement.

Facteurs de variation de la composition des carcasses

Les mécanismes biologiques incorporés dans MECSIC permettent de rendre compte des grands facteurs de variation de la composition des carcasses (âge, race, sexe, vitesse de croissance, trajectoire de croissance, etc.). Ce modèle a été inclus dans une version spéciale de Inration (Hoch *et al.,* 2006), dans laquelle il est associé au modèle d'ingestion des systèmes d'alimentation basé sur les unités d'encombrement (Inra, 1988). Les trajectoires de croissance suivantes simulées illustrent ces grands facteurs de variation de la composition des carcasses et de la composition corporelle. Le poids vif vide sera souvent considéré comme un ensemble de référence. Il est la somme des poids de carcasse et du cinquième quartier vide (sans contenu digestif), ceci permettant de rendre compte de l'évolution ou des variations de la masse corporelle totale de l'animal.

Effet du poids vif et de l'âge de l'animal à l'abattage

La figure 3.2 illustre l'évolution de la croissance des principaux éléments de l'animal au cours de ses périodes de croissance et de finition. Les croîts de poids vif et de poids vif vide chutent régulièrement avec la baisse du potentiel de croissance avec l'âge et la finition. Le gain de carcasse chute également, mais relativement moins vite que le gain de poids vif sous l'effet du maintien du gain de dépôts adipeux en fin de finition. Le gain de muscle est le plus important au sein de la carcasse, et chute parallèlement au potentiel de croissance. À la fin de la finition, le gain de dépôts adipeux totaux est égal au gain de muscle.

Muscle_Viande.indd 35 07/09/2010 12:52:54

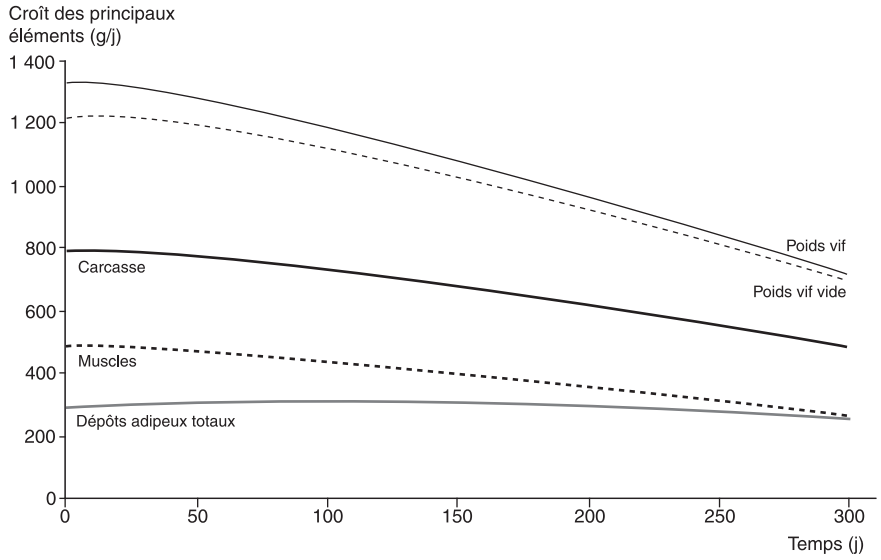

Figure 3.2. Évolution de la croissance des principaux éléments au cours de sa période de croissance et finition chez un jeune bovin mâle de race Salers de 350 kg à 700 kg de poids vif.

Effet du type racial et du niveau d'alimentation

La figure 3.3 illustre l'évolution des dépôts adipeux totaux du poids vif vide chez un jeune bovin mâle précoce (Montbéliard) ou tardif (Charolais) au cours des périodes de croissance et de finition. Le dépôt adipeux maximal est atteint par le jeune bovin

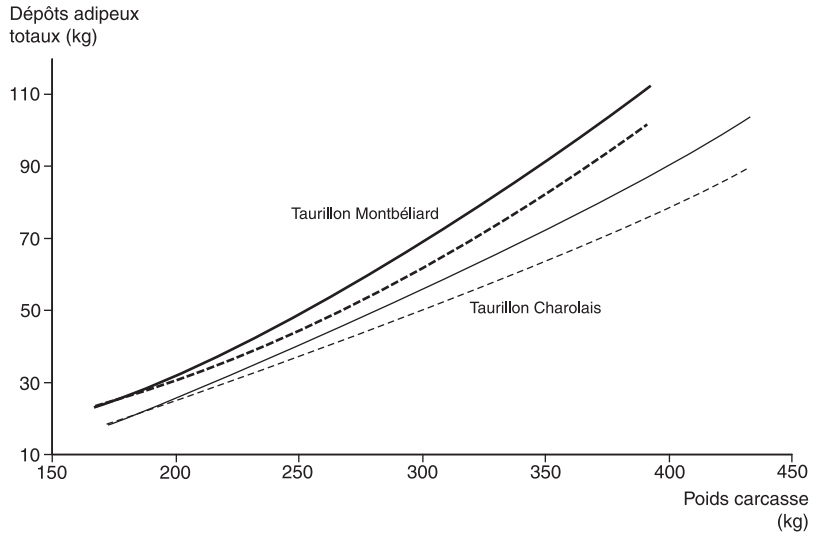

Figure 3.3. Évolution des quantités de dépôts adipeux totaux en fonction du poids de carcasse, chez des taurillons Montbéliards (trait gras) et Charolais (trait fin) conduits à un niveau d'alimentation élevé d'énergie (trait plein : 13,5 MJ/kg MS) ou bas (trait pointillé : 10 MJ/kg MS).

Muscle_Viande.indd 36 07/09/2010 12:52:54

Montbéliard conduit au haut niveau d'apport, la restriction alimentaire réduit significativement la quantité de gras dans la masse corporelle (– 15 kg). Le jeune bovin Charolais atteint un poids de carcasse plus élevé (440 kg) compte tenu de son potentiel de croissance. Cependant, même conduit sur un régime énergétique, la quantité totale de dépôts adipeux avoisine celle du jeune bovin Montbéliard, plus léger. La limitation d'apports chez le jeune bovin Charolais réduit très fortement le dépôt de graisse, ceci permettant d'envisager une finition très longue et un poids de carcasse certainement trop élevé.

Effet de la vitesse et de la trajectoire de croissance

Les variations du niveau des apports alimentaires (principalement énergétiques) permettent de modifier la vitesse de croissance pondérale atteinte, la composition du croît et, par voie de conséquence, la composition finale de la carcasse. Ces modifications s'expliquent par le fait que les parts respectives de lipides et de protéines déposées varient selon le niveau d'alimentation retenu et la trajectoire de croissance. Globalement, lorsque l'apport énergétique s'élève, la quantité de lipides déposée augmente d'autant plus vite que le gain s'accroît (Robelin et Daenicke, 1980). En conséquence, les quantités déposées de tissus adipeux et musculaire refléteront ces modifications de la composition chimique du croît de l'animal.

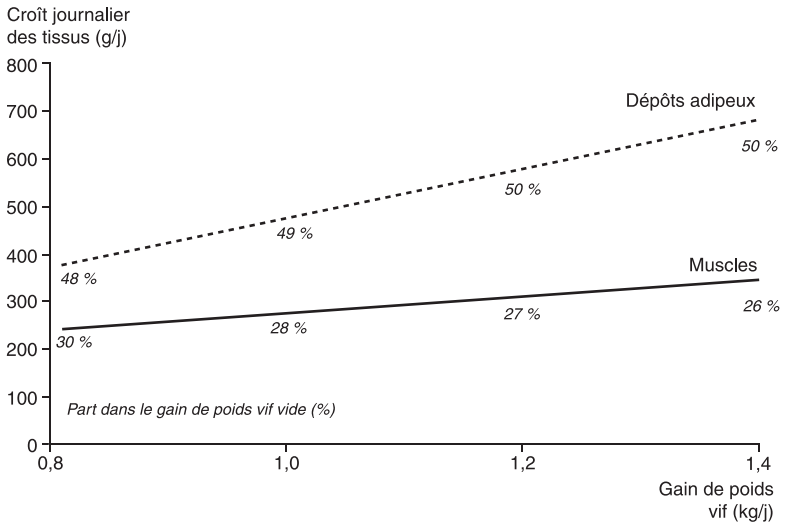

Figure 3.4. Effet simulé par MECSIC du gain de poids vif journalier sur la composition du croît et les quantités de tissus déposés chez un jeune bovin mâle laitier de 500 kg de poids vif.

Le choix du niveau alimentaire en croissance et en engraissement est donc d'importance, puisqu'il peut moduler la formation des différents tissus et permettre d'aboutir à des compositions corporelles distinctes à l'abattage. La figure 3.4 illustre ces variations en quantité et en proportion de tissus lorsque le gain s'accroît de 0,8 à 1,4 kg/j du fait du niveau d'alimentation chez un jeune bovin Salers de précocité intermédiaire. Les quantités journalières de tissu musculaire formé augmentent avec

Muscle_Viande.indd 37 07/09/2010 12:52:55

le gain de poids, mais moins vite que les dépôts adipeux. Ainsi, le dépôt de muscle, qui représente 30 % du gain de masse corporelle pour 0,8 kg/j, n'en représente plus que 26 % pour 1,4 kg/j. Pour la même augmentation de la vitesse de croissance, les dépôts adipeux ont un développement préférentiel, occupant environ 50 % du gain de masse corporelle. Même si en pourcentage du gain, les variations sont faibles, une augmentation du gain de poids vif de 400 g (entre 1,0 et 1,4 kg/j) se traduit par une augmentation du gain de dépôts adipeux de 250 g. Les variations simulées par MECSIC restent cependant plus faibles que celles proposées par le modèle de Robelin (1990) illustré par Micol *et al.* (1993). Ce point est un des domaines d'évolution du modèle à privilégier.

Conclusion

Les caractéristiques des carcasses à l'abattage résultent de la dynamique des mécanismes biologiques qui agissent pendant la croissance et l'engraissement sous la régulation des facteurs d'élevage. Le format adulte, caractérisé par les développements musculaire et squelettique, détermine largement le potentiel de croissance. Le développement des tissus adipeux, en particulier au cours de l'engraissement, est inversement proportionnel à la capacité de l'animal à déposer du muscle. Le gain de tissu adipeux représente une part de plus en plus importante du gain de masse corporelle au fur et à mesure que l'animal approche de son format adulte. Un modèle tel que MECSIC reproduit bien les mécanismes biologiques de la croissance et donne des estimations fiables des poids de carcasse, de muscle et de l'état d'engraissement de l'animal en fonction de la conduite alimentaire. Ce modèle a une vocation générique et sera étendu à l'ensemble de la croissance et paramétré pour les différents types raciaux, du plus précoce au plus tardif. Il fournira alors un outil pratique pour raisonner l'alimentation des bovins en fonction des objectifs d'abattage et de durée d'engraissement.

Muscle_Viande.indd 38 07/09/2010 12:52:55

Chapitre 4

Traçabilité analytique des produits carnés : origine et alimentation de l'animal

Sophie Prache et Hubert Levéziel

Introduction

Le champ d'application initial de la notion de traçabilité était celui de la différenciation des produits dans un contexte de segmentation des marchés et de stratégie de niche. Il s'est élargi, depuis la crise de l'ESB (*encéphalopathie spongiforme bovine),* à celui de la sécurité alimentaire, avec pour nouvel objectif de rassurer les consommateurs. Ceux-ci sont en effet de plus en plus demandeurs d'informations et de garanties sur l'origine et les conditions d'élevage des animaux, en particulier leur alimentation. Ces préoccupations et les liens établis entre la qualité du produit et ses conditions d'élaboration conduisent les filières à prendre des engagements sur les conditions d'élevage et d'alimentation des animaux qui sont spécifiés dans des cahiers des charges. Les recherches conduites sur le thème de la traçabilité analytique des produits visent à développer des méthodes permettant, à partir de l'analyse du produit, de garantir l'origine (provenance géographique, identité de l'animal, race et espèce) et les conditions d'alimentation de l'animal dont ce produit est issu. Cet article présente les avancées méthodologiques réalisées récemment et les principaux résultats obtenus.

Traçabilité de l'alimentation

Principe des méthodes analytiques et champ d'utilisation

Comme la nature de l'alimentation influence fortement la composition des produits animaux, l'idée qui sous-tend ces méthodes est d'utiliser la composition de ces

Muscle_Viande.indd 39 07/09/2010 12:52:55

produits pour tracer l'alimentation de l'animal dont le produit est issu. Deux types d'approches sont à distinguer :
– la quantification dans les produits de traceurs moléculaires ou atomiques dont la présence ou les proportions sont caractéristiques de l'alimentation consommée par l'animal ;
– des méthodes globales, telles que les méthodes spectrales qui sont basées sur les propriétés optiques des produits, et plus récemment la génomique fonctionnelle.

Traceurs moléculaires et atomiques

Les caroténoïdes forment le principal groupe de pigments naturels ; la lutéine est le seul stocké dans le tissu adipeux des ovins, les bovins accumulant également (et surtout) le ß-carotène. Leur concentration dans le tissu adipeux est très liée à la quantité de caroténoïdes ingérée par l'animal (Dian *et al.,* 2007b). L'herbe verte est très riche en ces pigments, mais la teneur du fourrage diminue avec le séchage et la durée de conservation, en liaison avec le degré d'exposition à la lumière, car ces pigments sont photodégradables. Par rapport à la teneur initiale de l'herbe verte, celle de l'ensilage, de l'enrubannage et du foin n'est plus respectivement que d'environ 30 % à 60 %, 30 % et 20 % (Nozière *et al.,* 2006). L'ensilage de maïs est pauvre en ces pigments, et la zéaxanthine, le caroténoïde présent dans les grains de maïs, n'est pas stockée par les tissus des ruminants. La plupart des aliments concentrés sont très pauvres en caroténoïdes. C'est pourquoi ces pigments ont été proposés pour discriminer, sur les produits carnés, une alimentation à l'herbe d'une alimentation à base de concentré et de foin ou à base d'ensilage de maïs (Prache et Thériez, 1999 ; Prache *et al.,* 2002).

Les acides gras (AG), dont ceux stockés dans les tissus adipeux, dépendent fortement de l'alimentation ; la composition en AG de la viande peut ainsi être utilisée en retour pour tracer l'alimentation de l'animal. Les AG à 18 atomes de carbone et plus sont issus directement de l'alimentation ou proviennent de la mobilisation des tissus adipeux. Les AG polyinsaturés (AGPI, principalement acides linoléique et linolénique) d'origine alimentaire subissent une biohydrogénation ruminale partielle, produisant des intermédiaires de la biohydrogénation et de l'acide stéarique. Les AGPI n'étant pas synthétisés par les tissus des ruminants, leur concentration dans les tissus animaux dépend des quantités absorbées dans l'intestin. Les différentes composantes de la ration (nature et mode de conservation du fourrage, rapport fourrage/concentré, teneur en amidon de la ration) et la supplémentation lipidique (nature, modalités d'apport, dose et durée de la supplémentation) sont les principaux facteurs alimentaires capables de modifier le métabolisme ruminal des AGPI et, par conséquent, d'influencer le profil des AG quittant le rumen. Ces mêmes facteurs modifient en partie la synthèse bactérienne dans le rumen des AG mineurs à chaîne impaire et (ou) ramifiée. L'ensilage de maïs, les céréales ou les concentrés et les graines oléagineuses telles que le soja et le tournesol sont riches en acide linoléique, tandis que l'herbe verte et les graines de lin sont les principales sources d'acide linolénique. Le fanage réduit les concentrations des AG totaux et de l'acide linolénique dans l'herbe, les modifications dues à l'ensilage étant intermédiaires. La combinaison des différents facteurs alimentaires induit des variations assez importantes dans la composition en AG de la viande. Ainsi, l'herbe pâturée à un stade précoce conduit

Muscle_Viande.indd 40 07/09/2010 12:52:55

à une viande plus riche en C18:3 et en acides linoléiques conjugués et plus pauvre en acide linoléique que des rations riches en concentré ou à base d'ensilage de maïs (Aurousseau et *al.,* 2004). Les AGPI et les intermédiaires de leur biohydrogénation, comme les AG mineurs d'origine bactérienne, sont ainsi susceptibles d'apporter des informations intéressantes pour tracer l'alimentation des animaux.

Les composés volatils par leur nature et leur quantité présents dans les produits et tissus des ruminants sont fortement influencés par l'alimentation (Vasta et Priolo, 2006). Il s'agit de traceurs moléculaires qui peuvent être soit des constituants volatils de la ration, soit des produits volatils du métabolisme exprimés de manière différentielle selon le régime. Ces composés sont extraits par la technique d'espace de tête dynamique, puis analysés par le couplage de la chromatographie en phase gazeuse (CPG) et de la spectrométrie de masse (SM). L'analyse directe des effluves désorbés par les produits, sans étape chromatographique, peut également fournir une information très riche, assimilable à une signature des produits. Parmi les substances volatiles désorbant des produits carnés, les terpènes ont été très étudiés. Ils ont une origine presque exclusivement végétale, et la teneur des fourrages varie beaucoup avec le stade phénologique et la composition botanique : ceux à base de graminées en sont très pauvres, alors que ceux à base de prairies diversifiées, avec un nombre élevé d'espèces dicotylédones aromatiques, en sont beaucoup plus riches. Il a ainsi été proposé que la diversité en terpènes pourrait constituer l'empreinte d'un terroir.

Les proportions d'isotopes stables de certains éléments chimiques, comme ceux de l'oxygène (oxygène de masse 18 par rapport à celui de masse 16 – $^{18}O/^{16}O$), de l'hydrogène ($^{2}H/^{1}H$), du carbone ($^{13}C/^{12}C$) et de l'azote ($^{15}N/^{14}N$), sont sujettes à variations naturelles, dont certaines présentent un intérêt pour authentifier la provenance géographique et/ou les conditions d'alimentation des ruminants. Ces variations peuvent en effet être liées aux conditions climatiques et environnementales, à l'altitude et à la latitude, comme c'est le cas pour $^{18}O/^{16}O$ et $^{2}H/^{1}H$ dans l'eau, ce qui permet d'utiliser l'analyse de la composition isotopique de l'eau des produits carnés pour obtenir des informations sur leur provenance géographique (Renou *et al.,* 2004). Néanmoins, la variabilité saisonnière de la composition isotopique de l'eau des produits doit être prise en compte pour pouvoir utiliser cette méthode à des fins d'authentification de l'origine géographique. En effet, l'eau consommée par les animaux provient préférentiellement de l'eau de boisson dans le cas d'un régime à base de fourrages secs, alors que dans le cas du pâturage, l'eau contenue dans les plantes est plus riche en ^{18}O du fait de l'évaporation préférentielle de ^{16}O, elle-même variable selon le climat.

Les variations naturelles des proportions d'isotopes stables peuvent aussi être liées à la physiologie de l'organisme végétal ou animal. Ainsi, les plantes terrestres en C4 présentent une proportion en ^{13}C plus élevée que les plantes en C3, du fait de voies métaboliques différentes lors de la photosynthèse. Les produits d'animaux alimentés avec du maïs (plante en C4) sont ainsi plus riches en ^{13}C que ceux d'animaux pâturant de l'herbe de prairies tempérées (plantes en C3) (Gebbing *et al.,* 2004 ; Piasentier *et al.,* 2003). Cependant, cette analyse ne permet pas de révéler un engraissement intensif avec d'autres céréales que le maïs, et un engraissement avec une ration à base de maïs peut également être confondu avec un engraissement sur graminées prairiales tropicales en C4 (Gebbing *et al.,* 2004 ; Schmidt *et al.,* 2005).

Muscle_Viande.indd 41 07/09/2010 12:52:55

Quant au rapport $^{15}N/^{14}N$ dans les plantes, il est modulé par la fertilisation minérale, qui augmente la teneur en ^{15}N de leurs composés azotés. La proportion en légumineuses dans les prairies a l'effet inverse, en lien avec la fixation de l'azote atmosphérique. Le rapport $^{15}N/^{14}N$ dans la viande pourrait ainsi indiquer le degré d'intensification des prairies et des cultures destinées à l'alimentation des animaux, et présenter un intérêt pour distinguer les produits carnés issus de systèmes à faibles intrants (Schmidt *et al.,* 2005).

L'alimentation de l'animal et le lieu où il vit peuvent ainsi moduler la composition isotopique de ses produits. En retour, l'analyse de celle-ci, réalisée par spectrométrie de masse des rapports isotopiques (SMRI), peut donner des informations pertinentes sur l'alimentation de l'animal et son origine. Cependant, le fait que les animaux consomment souvent des mélanges d'aliments, qu'ils peuvent subir des alternances de régimes, et qu'ils peuvent avoir été déplacés au cours de leur vie, complexifie l'application de cette méthode.

Méthodes globales

Méthodes basées sur les propriétés optiques

Les différences dans la composition des produits liées à des différences dans l'alimentation de l'animal provoquent des modifications de leurs propriétés optiques qui peuvent être utilisées pour authentifier l'alimentation. Le spectre de réflectance du tissu adipeux dans la zone du visible (VIS, 400-700 nm), mesuré à l'aide d'un spectrocolorimètre portable, puis analysé par analyse discriminante utilisant l'approche PLS-DA (pour *partial least squares discriminant analysis*), a ainsi permis de discriminer des carcasses d'agneaux d'herbe de celles d'agneaux de bergerie et d'identifier les zones spectrales d'intérêt dans la discrimination (Dian *et al.,* 2007a). Cette méthode a permis de confirmer la contribution majeure de la zone d'absorption de la lumière par les pigments caroténoïdes dans la discrimination entre agneaux d'herbe et de bergerie à partir du spectre de réflectance du tissu adipeux dans le visible. Un index spectrocolorimétrique (IS), calculé à partir du spectre, permet de quantifier la « signature » de ces pigments et d'estimer leur concentration (Prache et Thériez, 1999 ; Prache *et al.,* 2007). Un brevet a été déposé sur ce procédé, qui présente l'avantage d'être simple, portable, rapide et peu coûteux, et qui a été étendu à la viande bovine (Prache *et al.,* 2002 ; Serrano *et al.,* 2006b). Bien que moins facile d'utilisation car non portable, la spectrométrie dans le visible et le proche infrarouge (VIS-IR) permet d'améliorer la qualité de la discrimination en élargissant la gamme du spectre explorée (400-2 500 nm) (Dian *et al.,* 2008). Ces méthodes spectrales, assez simples à mettre en œuvre, ont probablement un potentiel d'application très important.

Génomique fonctionnelle

La régulation de l'expression des gènes est sous le contrôle de différents facteurs dont les nutriments. En retour, le profil d'expression des gènes pourrait donc donner des informations pertinentes sur les conditions d'alimentation de l'animal. Des techniques d'analyse de génomique fonctionnelle ont été récemment développées afin de comparer les profils d'expression des gènes (transcriptomique) ou des protéines

Muscle_Viande.indd 42 07/09/2010 12:52:55

(protéomique) dans les échantillons tissulaires d'animaux d'intérêt agronomique (Hocquette *et al.,* 2005). Des méthodes d'analyse globale des transcrits à l'aide de réseaux à ADN, ou des protéines par électrophorèse bidimensionnelle, sont utilisées afin d'identifier des ensembles de gènes et de protéines définissant une « signature moléculaire » des tissus qui pourrait être associée à certaines conditions d'alimentation des animaux.

Discrimination de régimes alimentaires contrastés

Viande ovine

Un ensemble d'expérimentations ont été conduites pour tester les traceurs potentiels de l'alimentation chez l'agneau. Deux régimes ont été comparés : pâturage exclusif d'herbe verte feuillue (H) *versus* distribution de concentré et de foin en bergerie (85 % et 15 % de la ration respectivement, B). Le niveau alimentaire des agneaux B était ajusté de manière à obtenir un profil de croissance similaire à celui des agneaux H. Le niveau de caroténoïdes ingérés par les agneaux B n'a atteint que 2-3 % de celui ingéré par les agneaux H (Prache *et al.,* 2003a). La concentration en caroténoïdes dans le sang et le tissu adipeux (Prache *et al.,* 2003a ; 2003b ; Priolo *et al.,* 2002b), en certains composés volatils dans le tissu adipeux (terpènes et 2,3-octanedione, Priolo *et al.,* 2004), et la composition en acides gras de la viande (Aurousseau *et al.,* 2004) ont chacun permis de discriminer sans erreur les agneaux H des agneaux B. Les agneaux H présentaient 5 à 6 fois plus de caroténoïdes dans le plasma, 2,4 à 4,1 fois plus de lutéine et 25 fois plus de 2,3-octanedione dans le gras que les agneaux B. Les sesquiterpènes, et en particulier le ß-caryophyllène, le trans-cadina-1(6),4-diène, l'Đ et le ß-cubébène étaient présents à des niveaux significatifs chez les agneaux H, et seulement à des niveaux basaux voire non détectables chez les agneaux B. Concernant la composition en acides gras des lipides de la viande, le rapport C18:2 n-6/C18:3 n-3 dans les phospholipides du muscle *Longissimus thoracis* variait de 10 à 25 pour les agneaux B contre 2 à 5 pour les agneaux H, permettant ainsi de les discriminer sans erreur. Dans cette expérimentation, l'IS calculé à partir du spectre de réflectance du tissu adipeux dans la zone d'absorption de la lumière par les pigments caroténoïdes a permis de discriminer sans erreur agneaux H et B. Cette mesure doit être faite de préférence sur le gras périrénal plutôt que sur le gras sous-cutané, à cause de différences de concentration entre sites de dépôts (Dian *et al.,* 2007b ; Priolo *et al.,* 2002b).

Les rapports d'isotopes stables du carbone et de l'azote ont également été utilisés chez l'agneau pour authentifier le régime alimentaire. Chez des agneaux nourris pendant la phase de finition avec soit du lait, soit de l'herbe pâturée, soit un concentré contenant du maïs grain, la combinaison des proportions d'isotopes stables $^{13}C/^{12}C$ du gras, $^{13}C/^{12}C$ et $^{15}N/^{14}N$ des protéines a permis de discriminer correctement 91,7 % des échantillons de muscle *Longissimus thoracis* (Piasentier *et al.,* 2003).

Viande bovine

Une expérimentation avec des veaux Salers élevés et engraissés sous la mère et abattus à 9-11 mois a permis de faire converger et de montrer les complémentarités entre

Muscle_Viande.indd 43 07/09/2010 12:52:55

les différentes approches analytiques (Serrano *et al.,* 2006a ; 2006b). Les animaux ont reçu deux types de fourrage (herbe de prairie naturelle offerte à l'auge *versus* foin de graminées) et deux niveaux de complémentation en concentrés (haut *versus* bas) ; un dernier lot pâturait une estive à flore très diversifiée avec une complémentation à volonté. Les caroténoïdes et la 2,3-octanedione se sont révélés bien adaptés au marquage de la nature des fourrages (vert *versus* fourrage sec) et les terpènes, au repérage de l'utilisation de pâtures à flore diversifiée (estive). La mesure de la teneur plasmatique en caroténoïdes et du spectre de réflectance des tissus adipeux à l'abattage a permis de discriminer les animaux qui recevaient de l'herbe de ceux qui recevaient du foin, le tissu périrénal étant plus discriminant, comme pour la viande ovine. Pour les composés volatils, la 2,3-octanedione était présente dans les tissus adipeux des animaux conduits à l'herbe, mais pas dans les autres régimes. Les profils terpéniques les plus riches des tissus gras, tant en diversité qu'en intensité, ont été obtenus chez les veaux pâturant les estives. Dès leur plus jeune âge, les bovins incorporent donc dans leurs tissus les marqueurs de l'alimentation, *via* le lait maternel puis l'alimentation solide.

Dans une autre expérimentation, la spectrométrie VIS-IR utilisée sur le muscle *Longissimus dorsi* a permis de discriminer des bœufs alimentés soit à l'herbe soit avec une ration à base d'ensilage de maïs, avec une réussite de 81 % (Cozzolino *et al.,* 2002).

Par ailleurs, chez des bœufs de 30 mois conduits à l'auge (ensilage de maïs) ou au pâturage, Cassar-Malek *et al.* (2005) ont cherché à identifier des gènes dont l'expression est associée à la conduite au pâturage. Le transcriptome musculaire a été analysé afin de révéler l'expression de gènes associée à la conduite au pâturage, et 225 transcrits exprimés différentiellement ont été identifiés. Ce sont majoritairement les produits de gènes codant pour des enzymes du métabolisme musculaire, des protéines contractiles et des protéines ribosomiques. Le résultat original est la détection d'une sous-expression du gène de la sélénoprotéine W associée à la conduite au pâturage, en lien avec la teneur ou la biodisponibilité du sélénium (inférieure dans l'herbe par rapport à l'ensilage de maïs) plutôt qu'avec l'exercice musculaire des animaux au pâturage. L'expression de ce gène pourrait ainsi constituer un marqueur de la conduite au pâturage.

Enfin, les profils chromatographiques des terpènes du muscle se sont avérés des marqueurs intéressants de la localisation géographique des pâturages. Ces empreintes ont en effet permis de reconnaître sans erreur quatre groupes de six bœufs élevés l'un à l'ensilage de maïs et les autres au pâturage dans trois régions de France : Auvergne, Normandie, Lorraine (Cornu *et al.,* 2001). Ces résultats prometteurs ont toutefois été obtenus avec des animaux qui ont suivi un parcours simple depuis leur naissance jusqu'à l'abattage vers l'âge de 24 mois.

Capacité à discriminer des régimes alimentaires moins contrastés

Si la comparaison de régimes alimentaires simples et contrastés est indispensable pour mettre en évidence les traceurs potentiels, la réalité des élevages est souvent

Muscle_Viande.indd 44 07/09/2010 12:52:55

plus complexe, et les cahiers des charges s'engagent sur des modalités d'alternance de régimes ou des rations de finition. Ceci nécessite d'étudier :
– les facteurs de variation de la teneur des produits en traceurs d'intérêt et la capacité des méthodes à discriminer des régimes alimentaires moins contrastés ;
– les sources de biais, puisque ces méthodes doivent *in fine* être utilisées comme outils d'aide au contrôle ;
– les phénomènes de latence d'apparition et de persistance des traceurs potentiels lors d'un changement d'alimentation.

Quelques facteurs de variation et sources potentielles de biais

Le stade phénologique des plantes peut affecter leur teneur en traceurs d'intérêt. Par ailleurs, la conduite des animaux au pâturage module leurs choix alimentaires et les quantités d'herbe qu'ils ingèrent, et donc l'ingestion des traceurs correspondants. Enfin, les facteurs de variation spécifiquement animaux, tels que la race et le niveau de production, peuvent également moduler la teneur des produits en traceurs d'intérêt (Prache *et al.,* 2010).

Loi de réponse entre la quantité de traceurs ingérée et leur concentration dans les tissus et produits

Chez l'agneau, la concentration en caroténoïdes dans le plasma et le tissu adipeux augmente linéairement avec le niveau de pigments ingérés (Dian *et al.,* 2007b), ce qui permet de donner des éléments de réponse aux questions relatives aux effets de la teneur de l'herbe en ces pigments, de la disponibilité en herbe et de la complémentation. Ces lois de réponse permettent également de préciser les limites de la seule analyse des pigments caroténoïdes dans les produits et tissus pour tracer l'alimentation à l'herbe. En effet, même s'il s'agit toujours d'herbe, l'apport à l'auge d'herbe conservée par voie humide ou déshydratée n'a pas la même image auprès des consommateurs que le pâturage, et il peut être limité, voire interdit, dans certains cahiers des charges. La mesure combinée de la concentration en caroténoïdes plasmatiques et de l'IS du gras périrénal ont permis de distinguer sans erreur les agneaux au pâturage des agneaux recevant jusqu'à 500 g de luzerne déshydratée par jour à l'auge, mais ces mesures seules ont été insuffisantes dans le cas d'un apport de luzerne supérieur. C'est alors la mise en œuvre simultanée de différentes méthodes (mesure des proportions d'isotopes stables de l'azote dans la viande, du profil terpénique du gras et de la concentration en caroténoïdes plasmatiques) qui a permis de discriminer sans erreur les agneaux élevés au pâturage de ceux qui ont reçu des quantités importantes de luzerne déshydratée (Prache *et al.,* 2009b).

Risques de biais liés à des contaminations exogènes

Les huiles essentielles, riches en terpènes, sont parfois utilisées chez les animaux d'élevage en phytothérapie et comme facteurs d'appétence dans les aliments concentrés. Ces pratiques peuvent conduire à des apports élevés, chez des animaux alimentés à l'auge, de terpènes potentiellement traceurs de l'alimentation au pâturage. De plus, certains composés volatils peuvent pénétrer dans l'organisme animal par voie cutanée ou respiratoire. Ainsi, des veaux exposés à une atmosphère

Muscle_Viande.indd 45 07/09/2010 12:52:55

enrichie en terpènes, mais qui n'en avaient pas ingéré, ont présenté des teneurs en terpènes importantes dans leurs tissus adipeux et lipides musculaires (Serrano *et al.,* 2007). Cependant, ce sont principalement les monoterpènes qui sont absorbés par voie respiratoire, les sesquiterpènes l'étant très peu. De plus, certains tissus adipeux comme le périrénal et l'intrapéritonéal semblent plus sélectifs des terpènes alimentaires que le sous-cutané (Serrano *et al.,* 2007).

Latence et persistance lors d'un changement d'alimentation

Chez des agneaux élevés à l'herbe puis finis en bergerie (HB), la teneur en caroténoïdes plasmatiques diminue de manière exponentielle avec la durée de finition, avec une persistance moyenne de 8 jours (Prache *et al.,* 2003a). La diminution de la concentration de ces pigments dans le tissu adipeux lors de la finition est liée, quant à elle, à la dilution des pigments préalablement stockés, donc plus au gain de poids déposé en finition qu'à la durée de finition *stricto sensu* (Prache *et al.,* 2003b). Le modèle que nous avons développé à partir du gain de poids en finition et de la teneur en caroténoïdes plasmatiques à la fin de la période de pâturage permet de prédire que l'index IS du gras périrénal des agneaux HB atteint celui des agneaux de bergerie après 11 kg (soit 35 jours si la croissance est de 300 g/j). La persistance des pigments caroténoïdes est donc plus longue dans le tissu adipeux que dans le plasma, ce qui encourage à combiner l'utilisation des mesures sur les deux tissus pour affiner le résultat : ainsi, lorsqu'on observe un IS élevé du gras associé à une teneur plasmatique en caroténoïdes faible, on peut en conclure qu'il s'agit d'un agneau élevé à l'herbe et fini en bergerie (Prache *et al.,* 2003b). La persistance des terpènes dans le tissu adipeux sous-cutané est faible. Une analyse discriminante à partir de quatre terpènes a permis de discriminer les agneaux d'herbe des agneaux de bergerie, mais sans permettre de distinguer les agneaux d'herbe finis en bergerie de ceux alimentés exclusivement en bergerie (Priolo *et al.,* 2004). Parmi les composés volatils, la 2,3-octanedione, qui diminue de manière exponentielle avec la durée de finition, présente l'intérêt d'être peu sensible à la variabilité interindividuelle (Priolo *et al.,* 2004).

Chez des bœufs alimentés pendant 230 jours, soit avec de l'ensilage de maïs soit avec de l'ensilage d'herbe, après une phase de pâturage, des proportions différentes d'isotopes stables du carbone dans le muscle long dorsal et le gras périrénal sont observées (Gebbing *et al.,* 2004). La durée d'engraissement à l'ensilage de maïs a cependant été insuffisante pour provoquer un turn-over complet du carbone du tissu musculaire, dont l'enrichissement en ^{13}C était lié à l'importance de la prise de poids en finition. Cette dernière liaison n'était pas observée dans le gras périrénal, probablement en lien avec un dépôt plus tardif dans ce tissu.

Une des conclusions importantes à tirer de ces exemples est que le profil de persistance peut varier selon le traceur et le tissu considérés, et qu'il peut donc être intéressant de tirer avantage de ces différences pour affiner le contrôle de la durée d'alimentation sur un régime donné.

Muscle_Viande.indd 46 07/09/2010 12:52:55

Exemples de validation à grande échelle et d'application sur le terrain

La majorité des études rapportées ci-dessus, qui ont été réalisées en situation expérimentale, montrent une grande variabilité de la réponse animale. Ceci est probablement lié à une grande variabilité dans le niveau d'ingestion et d'absorption des traceurs d'intérêt, notamment dans le cas de l'alimentation à l'herbe, aliment dont les caractéristiques et l'ingestibilité peuvent être extrêmement variables. Il est donc indispensable de valider ces méthodes à grande échelle. Un premier travail a été effectué sur environ 250 agneaux de race Limousine élevés soit à l'herbe, soit en bergerie avec du concentré et du foin (Dian *et al.,* 2008). La proportion d'agneaux correctement classés avec la méthode spectrale VIS-IR sur le gras périrénal a été de 97,5 % pour les agneaux d'herbe et de 97,8 % pour les agneaux de bergerie. La validation de cette méthode, à potentiel très important car assez simple à mettre en œuvre, se poursuit avec d'autres races ovines, la capacité à stocker certains traceurs d'intérêt pouvant avoir une composante génétique (Nozière *et al.,* 2006). Une collaboration a également démarré avec la filière « agneaux de pré-salé de la baie du Mont-Saint-Michel », qui prend des engagements spécifiques sur le processus de production des agneaux (Prache *et al.,* 2005).

▸▸ Traçabilité de l'origine

Face aux besoins des acteurs de la filière et aux demandes des consommateurs d'être pleinement informés des caractéristiques, et notamment de l'origine des produits carnés qui leur sont proposés, plusieurs types de réponses et d'organisations avaient été adoptés de longue date et ont été améliorés au cours des dernières années. Il s'agit de l'identification unique des animaux et de l'existence de documents attachés les décrivant et les suivant au cours de leur carrière, ou encore de la mise en place de signes de qualité qui reposent sur des cahiers des charges. Les travaux de recherches ont toujours visé à fournir des outils pouvant permettre de garantir et d'objectiver les informations fournies. Ainsi, les systèmes de groupes sanguins ont été largement étudiés et utilisés pour identifier les animaux et contrôler leur filiation (François *et al.,* 1992). Mais le développement de la biologie moléculaire et l'étude des génomes ont permis dès les années 1990 de modifier les capacités d'investigation et d'analyse.

À propos des méthodes et des champs d'application

La recherche de marqueurs génétiques exploitables en génétique animale a progressé avec les méthodologies d'étude du polymorphisme de l'ADN. L'arrivée de la PCR (pour *Polymerase chain reaction)*, la découverte des microsatellites, puis l'élaboration des programmes de séquençage des génomes entiers qui se sont accompagnés de la mise en évidence de très nombreux SNP (pour *single nucleotide polymorphism*) dont plus de 2,3 millions répertoriés aujourd'hui dans dbSNP (pour *database single nucleotide polymorphism*) pour les bovins, sont les éléments marquants de l'évolution des vingt dernières années. Les outils mis au point permettent une caractérisation génétique très précise des individus et autorisent la détermination aisée de particu-

Muscle_Viande.indd 47 07/09/2010 12:52:55

larités dont on peut souhaiter ou non la présence (par exemple le gène culard). À ce propos, les travaux de Charlier *et al.* (2008) illustrent parfaitement la puissance des approches maintenant disponibles pour identifier les mutations causales de maladies chez les bovins.

En ce qui concerne la traçabilité des animaux et des produits dérivés (semence, carcasses, pièces de viande), nous évoquerons les applications à la traçabilité individuelle et au contrôle de filiation, à la traçabilité raciale et à la détermination de l'espèce, qui sont des caractéristiques invariantes de l'animal. Signalons par contre que l'analyse de l'expression du génome aux niveaux transcriptomique ou protéomique, déjà évoquée et plus délicate à aborder, pourrait bénéficier en principe à d'autres champs d'application comme la détermination de l'âge, du muscle, de la durée de maturation ou encore des conditions de vie de l'animal. Les outils de vérification du sexe, reposant sur des marqueurs du chromosome Y et disponibles depuis les années 1980, ne seront pas abordés.

Exemples d'application

Traçabilité individuelle

C'est dans ce domaine que les marqueurs microsatellites, de par leur nombre et leur polymorphisme important (7 allèles en moyenne), se sont révélés très vite performants. Les travaux conduits en France par l'Inra, en collaboration avec Interbev (Association nationale interprofessionnelle du bétail et des viandes) et le CIV (Centre d'information des viandes), avaient montré que l'utilisation de 8 microsatellites au moins était nécessaire pour assurer une traçabilité parfaite des bovins (San Cristobal-Gaudy *et al.,* 2000). Les questions alors abordées concernaient le nombre de marqueurs et leur choix ; selon certains auteurs, les différences de fréquences alléliques entre races pouvaient être mises à profit pour optimiser la méthode (Orrú *et al.,* 2006).

Mais en pratique, si l'identification unique d'un individu ne pose pas de difficulté particulière dès lors qu'un ensemble de marqueurs adéquats est utilisé, l'idée de traçabilité, qui correspond à la possibilité de confronter un échantillon prélevé par exemple sur une pièce de viande chez un commerçant à un prélèvement réalisé beaucoup plus tôt, soit sur l'animal vivant avant son départ de la ferme soit au moment de son abattage ou sur sa carcasse, pour confirmer qu'ils sont bien issus du même individu, se heurte à un problème pratique de nature logistique. En effet, il faut pouvoir récolter et conserver les échantillons d'un grand nombre d'animaux afin de les analyser lorsque nécessaire pour faire la vérification désirée. Des expériences ont été tentées, par exemple par la société Auchan en partenariat avec l'Inra, Labogena et le groupe Bigard, ou par Eurofins Scientific sous l'égide de l'interprofession et de la région Pays de la Loire, mais la lourdeur et le coût des procédures n'ont pas permis leur utilisation durable.

Contrôle de filiation

Les qualités des microsatellites pour l'identification des individus ont par contre été exploitées avec un réel succès en contrôle de filiation chez les bovins d'abord (Heyen

Muscle_Viande.indd 48 07/09/2010 12:52:55

et al., 1997), notamment dans le cadre de l'ISAG (International Society for Animal Genetics) qui a recommandé l'utilisation d'un jeu commun de 16 marqueurs. Les tests « commerciaux » proposés par des sociétés comme Applied Biosystems ou des laboratoires privés (Van de Goor *et al.,* 2009) ont d'ailleurs été développés avec la même logique de collaboration pour faciliter les échanges d'information entre laboratoires. En France, Labogena utilise des microsatellites en routine chez les bovins, les ovins et les caprins.

Si l'utilisation de marqueurs AFLP avait également été suggérée (Ajmone-Marsan *et al.,* 1997), c'est la découverte des polymorphismes de type SNP, certes bialléliques mais en nombre gigantesque, qui a renouvelé l'intérêt dans le domaine. Le potentiel de ces marqueurs avait été très vite identifié (Heaton *et al.,* 2002) et, si la question du nombre de marqueurs et de leur choix demeure (Karniol *et al.,* 2009), il est facile de comprendre que le nombre de possibilités est devenu quasi infini. L'ISAG coordonne actuellement des travaux pour que les laboratoires chargés de l'identification et du contrôle de filiation substituent l'usage des SNP à celui des microsatellites, d'autant que de nombreuses technologies de génotypage hautement automatisées et à haut débit sont aujourd'hui disponibles.

Traçabilité raciale

L'objectif est ici de trouver une ou des caractéristiques communes à tous les individus d'une même race (et évidemment absentes chez tout individu de toutes les autres races), et la tâche s'est révélée plus difficile que prévu. Deux approches ont été abordées :

– la première consiste à utiliser des marqueurs génétiques pour assigner avec une certaine probabilité un animal à une race selon son génotype, et ce sont les différences de fréquences alléliques entre races qui sont mises à profit. Les microsatellites (Ciampolini *et al.,* 2000 ; Dalvit *et al.,* 2008) puis les SNP (Negrini *et al.,* 2008) ont été exploités à cette fin, et les travaux ont de plus permis d'acquérir beaucoup d'informations sur la diversité génétique (Peelman *et al.,* 1998), les relations entre races et la structuration des populations (Moazami-Goudarzi *et al.,* 1997 ; The Bovine HapMap Consortium, 2009) chez les bovins principalement, mais aussi chez le buffle (Moioli *et al.,* 2001), le zébu (Metta *et al.,* 2004), les caprins (Canon *et al.,* 2006) et les ovins (Arranz *et al.,* 2001). Pour la traçabilité raciale, le nombre de marqueurs et leur choix déterminent la qualité de l'assignation, mais le nombre de SNP utilisables aujourd'hui laisse imaginer la multitude des possibilités ;

– la seconde approche consiste à tenter d'identifier ce qui détermine génétiquement une caractéristique raciale afin de pouvoir certifier qu'un animal possède bien une particularité propre à tous les animaux d'une même race et définie par le standard de race. L'étude des gènes de coloration et de leur polymorphisme a été largement documentée chez les bovins (voir la revue de Seo *et al.,* 2007). En France, l'étude des gènes MC1R, Agouti et Silver a révélé l'existence d'allèles spécifiques de certaines races (Charolaise, Normande) ou groupes de races, et ces travaux ont permis à l'équipe Inra/Université de Limoges de proposer une première méthode d'identification raciale (Oulmouden *et al.,* 2006). En pratique, Labogena propose les tests génétiques correspondants. D'autres études ont également permis d'associer un phénotype à la présence d'une mutation particulière, comme en races Blanc-

Muscle_Viande.indd 49 07/09/2010 12:52:55

Bleue-Belge ou Shorthorn pour Roan (Seitz *et al.,* 1999) et en Dexter pour Dun (Berryere *et al.,* 2003). L'exploitation de ces connaissances, si elle ne conduit pas encore à l'identification de toutes les races, a aussi été proposée pour détecter la présence de lait d'origine raciale non souhaitée dans certaines productions (Maudet et Taberlet, 2002). Le souci des éleveurs de pouvoir protéger leur travail de sélection raciale avec des outils moléculaires devrait trouver dans le futur des réponses plus complètes, car les méthodes de génotypage à haut débit ouvrent la voie au repérage de signatures de sélection. Ainsi, plusieurs régions ont été révélées en races Holstein, Montbéliarde et Normande, avec une puce Illumina comportant 50 k SNP, et l'une d'elles correspond au locus MC1R dont différents allèles sont fixés dans ces races (Flori *et al.,* 2009). La poursuite des travaux devrait profiter à d'autres races bovines, avec en particulier l'arrivée d'une puce à 600 k SNP ; chez les ovins et les caprins, les outils sont maintenant disponibles ou vont l'être.

Détermination de l'espèce

Dans ce domaine, ce sont les investigations sur l'ADN mitochondrial qui ont été les plus profitables. Ainsi, Loftus *et al.* (1994) ont proposé l'existence de deux événements de domestication, mais diverses études de populations ont ensuite montré que l'origine des bovins était sans doute encore plus complexe (Cai *et al.,* 2007 ; Gotherstrom *et al.,* 2005). Des tests PCR permettent de différencier un grand nombre d'espèces de bovinés (Verkaar *et al.,* 2002 ; Yin *et al.,* 2009). Des méthodes ont également été élaborées pour identifier l'espèce d'origine des laits utilisés dans les fabrications fromagères (Maskova et Paulickova, 2006), et même pour identifier ou quantifier les diverses espèces composant des produits carnés crus ou cuits (Kesmen *et al.,* 2009 ; Murugaiah *et al.,* 2009) ; elles pourraient être davantage exploitées pour authentifier et certifier la qualité des produits alimentaires si un étiquetage approprié était adopté (Ballin *et al.,* 2009).

Conclusion

Les recherches sur l'authentification de l'alimentation et de l'origine des herbivores s'inscrivent dans un contexte général de demandes d'informations et de garanties sur la provenance et les conditions d'élevage des animaux. Dans ce contexte, les méthodes analytiques, qui permettent de garantir de manière objective le respect des engagements pris dans les cahiers des charges, voire de les instruire, ainsi que de légitimer et protéger les produits sous signe de qualité, sont particulièrement adaptées. Les premiers résultats indiquent qu'il est possible de discriminer certains types d'alimentation contrastés en recourant à des méthodes analytiques quantifiant des composés spécifiques ou à des méthodes plus globales. Quant à la traçabilité d'origine, les méthodologies disponibles aujourd'hui et issues des progrès de la génomique animale (Hocquette *et al.,* 2008) sont *a priori* très puissantes pour identifier et caractériser précisément un animal ou les produits qui en sont dérivés. Elles peuvent et doivent être utilisées de manière adaptée en fonction de la question posée (par exemple, identifier de manière certaine l'origine raciale d'un échantillon n'est pas la

Muscle_Viande.indd 50 07/09/2010 12:52:55

même question qu'exclure la possibilité que ce même échantillon provienne d'une ou deux races particulières).

La mise en œuvre de ces méthodes rencontre toutefois diverses limites. La discrimination des régimes alimentaires peut être imparfaite quand les méthodes sont utilisées isolément, et il peut être nécessaire d'exploiter les complémentarités/synergies entre différents outils et différents tissus animaux, par exemple du fait des différences de profils de latence et/ou de persistance observés. Le coût et la facilité de mise en œuvre varient selon les méthodes. Les méthodes spectrales, simples d'utilisation et peu coûteuses, peuvent être utilisées facilement sur un grand nombre d'échantillons. D'autres méthodes plus coûteuses et délicates à mettre en œuvre, telles que l'analyse des composés volatils, ne peuvent pas être actuellement envisagées sur un grand nombre d'échantillons, mais l'éventualité de leur utilisation peut dissuader des fraudes. Enfin, ces méthodes pourraient être couplées par paliers, les plus simples sur un plus grand nombre d'animaux, les plus coûteuses en dernier ressort. De nombreux facteurs de variation, liés par exemple à la disponibilité en herbe, à la composition botanique des prairies ou au stade phénologique des plantes, ou associés plus spécifiquement aux animaux, tels que la race et le niveau de production, peuvent également moduler l'ingestion des traceurs correspondants et donc la réponse animale. Ils seront prochainement étudiés. Cette variabilité rend également indispensables les travaux de validation à grande échelle, comme ceux en cours pour la viande ovine, avec la constitution de bases de données issues des installations expérimentales et domaines de l'Inra, mais aussi des exploitations privées en collaboration avec certaines filières intéressées par ces outils.

En ce qui concerne l'usage de marqueurs génétiques, la traçabilité individuelle se heurte à des problèmes logistiques de gestions d'échantillons et, d'une manière générale, les méthodes développées sont délicates à appliquer dans des populations d'animaux croisés. Les cas des traitements par lots ou des produits comprenant des mélanges posent d'autres difficultés. Enfin, si leur potentiel est important, les méthodes existantes ne pourront être utilisées de manière optimale que sur la base d'une concertation étroite entre les acteurs de la filière, les organismes de contrôle et les consommateurs (Dalvit *et al.,* 2007).

Muscle_Viande.indd 51 07/09/2010 12:52:55

Références bibliographiques

A

Agreste, 2005. Enquêtes Structure des exploitations 2005, <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/enquetes/structure-des-exploitations/> (consulté le 23 juillet 2010).

AgroParisTech, 2009. *Les races ovines françaises,* AgroParisTech Édition.

Ajmone-Marsan P., Valentini A., Cassandro M., Vecchiotti-Antaldi G., Bertoni G., Kuiper M., 1997. AFLP markers for DNA fingerprinting in cattle. *Animal Genetics*, 28, 418-426.

Arranz J.-J., Bayon Y., San Primitivo F., 2001. Differentiation among Spanish sheep breeds using microsatellites. *Genetics Selection Evolution*, 33, 529-542.

Aurousseau B., Bauchart D., Calichon E., Micol D., Priolo A., 2004. Effect of grass or concentrate feeding systems and rate of growth on triglyceride and phospholipid and their fatty acids in the M. *Longissimus thoracis* of lambs. *Meat Science,* 66, 531-541.

Aurousseau B., Bauchart D., Faure X., Galot A.L., Prache S., Micol D., Priolo A., 2007. Indoor fattening of lambs raised on pasture. 1. Influence of stall finishing duration on lipid classes and fatty acids in the longissimus thoracis muscle. *Meat Science*, 76, 241-252.

B

Ballin N.Z., Vogensen F.K., Karlsson A.H., 2009. Species determination – Can we detect and quantify meat adulteration? *Meat Science,* 83, 165-174.

Bastien D., Mourier C., 2000. *Le bœuf en France : marchés et production,* Institut de l'élevage, Paris, 90 p.

Bastien D., 2001a. La vache de réforme en France. Un âge très variable selon la race et le bassin de production. *Viandes et produits carnés*, 22 (1), 3-8.

Bastien D., 2001b. La vache de réforme. Un impact de l'âge sur la qualité des carcasses. *Viandes et produits carnés*, 22 (3), 63-68.

Base de Données Nationale de l'Identification (BDNI), 2009. *Chiffres clés bovins en septembre 2009, issus de la BDNI,* Institut de l'élevage, CR 00 09 78 115, 20 p.

Bellet V., Bellamy J.P., Cailleau L.M., Servière G., Tchakérian E., 2008. L'agneau d'herbe à la croisée des chemins. *Rencontres Recherches Ruminants*, 15, 143-145.

Bellon S., Prache S., Benoit M., Cabaret J., 2009. Recherches en élevage biologique : enjeux, acquis et développements. *Inra Productions animales*, 22 (3), 271-284.

Benoit M., Laignel G., Liénard G., 1999. Facteurs techniques, cohérence de fonctionnement et rentabilité en élevage ovin allaitant. Exemples du Massif central Nord et du Montmorillonnais. *Rencontres Recherches Ruminants,* 6, 19-22.

Benoit M., Tournadre H., Dulphy J.P., Laignel G., Prache S., Cabaret J., 2009. Comparaison de deux systèmes d'élevage biologique d'ovins allaitants différant par le rythme de reproduction : une approche expérimentale pluridisciplinaire. *Inra Productions animales*, 22 (3), 207-220.

Bernués A., Olaizola A., Corcoran K., 2003. Extrinsic attributes of red meat as indicators of quality in Europe: an application for market segmentation. *Food Quality and Preference*, 14, 265-276.

Berryere T.G., Schmutz S.M., Schimpf R.J., Cowan C.M., Potter J., 2003. TYRP1 is associated with dun coat colour in Dexter cattle or how now brown cow? *Animal Genetics,* 34, 169-175.

C

Cai X., Chen H., Lei C., Wang S., Xue K., Zhang B., 2007. mtDNA diversity and genetic lineages of eighteen cattle breeds from *Bos taurus* and *Bos indicus* in China. *Genetica*, 131, 175-183.

Muscle_Viande.indd 53 07/09/2010 12:52:55

Canon J., Garcia D., Garcia-Atance M. A., Obexer-Ruff G., Lenstra J.A., Ajmone-Marsan P., Dunner S., Econogene Consortium, 2006. Geographical partitioning of goat diversity in Europe and the Middle East. *Animal Genetics*, 37, 327-334.

Cartier P., Moevi I., 2007. *Le point sur… La qualité des carcasses et des viandes de gros bovins.* Institut de l'élevage. Compte rendu final n° 17 05 32 022, 70 p.

Cassar-Malek I., Bernard C., Jurie C., Barnola I., Gentès G., Dozias D., Micol D., Hocquette J.F., 2005. Pasture-based beef production systems may influence muscle characteristics and gene expression. *In: Indicators of Milk and Beef Quality* (J.F. Hocquette, S. Gigli, eds), EAAP Publication 112, Wageningen Academic Publishers, Wageningen, The Netherlands, 385-390.

Charlier C., Coppieters W., Rollin F., Desmecht D., Agerholm J.S., Cambisano N., Carta E., Dardano S., Dive M., Fasquelle C., Frennet J.-C., Hanset R., Hubin X., Jorgensen C., Karim L., Kent M., Harvey K., Pearce B.R., Simon P., Tama N., Nie H., Vandeputte S., Lien S., Longeri M., Fredholm M., Harvey R.J., Georges M., 2008. Highly effective SNP-based association mapping and management of recessive defects in livestock. *Nature Genetics*, 40, 449-454.

Chatellier V., Colson F., Arnaud F, Guesdon J.C., Kemft M., Legendre J., Perrot C., 1997. La diversité des systèmes d'élevage bovin en France et leur contribution à la production de viande bovine, *Inra Productions animales*, 10 (3), 227-240.

Chatellier V., Guyomard H., 2009. Le bilan de santé de la PAC et son application en France. Simulations et réflexions sur les décisions du 23 février 2009 du ministre français de l'Agriculture et de la Pêche. *In : Séminaire « José Rey » du ministère de l'Agriculture et de la Pêche,* Inra, 68 p.

Ciampolini R., Levéziel H., Mazzanti E., Grohs C., Cianci D., 2000. Genomic identification of the breed of an individual or its tissue. *Meat Science*, 54, 35-40.

Cornu A., Kondjoyan N., Begnaud F., Micol D., Renou J.P., Berdagué J.L., 2001. Les terpènes des viandes, traceurs de l'alimentation et de l'origine géographique des animaux. *Rencontres Recherches Ruminants*, 8, 61.

Cozzolino D., De Mattos D., Vaz Martins D., 2002. Visible/near infrared reflectance spectroscopy for predicting composition and tracing system of production of beef muscle. *Animal Science*, 74, 477-484.

D

Dalvit C., De Marchi M., Cassandro M., 2007. Genetic traceability of livestock products: a review. *Meat Science*, 77, 437-449.

Dalvit C., De Marchi M., Dal Zotto R., Gervaso M., Meuwissen T., Cassandro M., 2008. Breed assignment test in four Italian beef cattle breeds. *Meat Science*, 80, 389-395.

Dian P.H.M., Andueza D., Barbosa C.P., Amoureux S., Jestin M., Carvalho P.C.F., Prado I.N, Prache S., 2007a. Methodological developments in the use of visible reflectance spectroscopy for discriminating pasture-fed from concentrate-fed lamb carcasses. *Animal*, 1, 1198-1208.

Dian P.H.M., Chauveau-Duriot B., Prado I.N., Prache S., 2007b. A dose-response study relating the concentration of carotenoid pigments in blood and fat reflectance spectrum characteristics to the carotenoid intake level in sheep. *Journal Animal Science*, 85, 3054-3061.

Dian P.H.M., Andueza D., Jestin M., Prado I.N, Prache S., 2008. Comparison of visible and near infrared reflectance spectroscopy to discriminate between pasture-fed and concentrate-fed lamb carcasses. *Meat Science,* 80, 1157-1164.

E

Elmore J.S., Mottram D.S., Enser M., Wood J.D., 2000. The effects of diet and breed on the volatile compounds of cooked lamb. *Meat Science*, 55, 149-159.

F

Flori L., Fritz S., Jaffrézic F., Boussaha M., Gut Y., Heath S., Foulet J.-L., Gautier M., 2009. The genome response to artificial selection: a case study in dairy cattle. *PLoS One*, 4, e6595.

FranceAgriMer, 2009. *Filière bovine,* Les cahiers de FranceAgrimer/Données statistiques/Élevage, 17 p.

François D., Boscher M.-Y., Mériaux J.C., Nguyen T.C., 1992. Apports actuels et futurs des marqueurs génétiques dans l'amélioration des populations animales. Le contrôle de filiation dans les populations. *Inra Productions animales*, hors série, 273-276.

G

Garcia F., Agabriel J., Micol D., 2007. *Alimentation des bovins en croissance et à l'engrais.*

Muscle_Viande.indd 54 07/09/2010 12:52:55

Alimentation des bovins, ovins et caprins, Tables Inra 2007, Editions Quae, 89-120.

Garcia F., Sainz R.D., Agabriel J., Barioni L.G., Oltjen J.W., 2008. Comparative analysis of two dynamic mechanistic models of beef cattle growth. *Animal Feed Science and Technology,* 143 (1-4), 220-241.

Geay Y., 1986. La production de viande de taurillons. *In : Production de viande bovine* (D. Micol, ed), Inra, Paris, 151-167.

GEB-Institut de l'élevage (2009). *Chiffres clés 2009, Productions ovines lait et viande,* GEB-Institut de l'élevage, 12 p.

Gebbing T., Schellberg J., Kühbauch W., 2004. Switching from grass to maize changes the C isotope signature of meat and fat during fettening of steers. *In: Proceedings 20th General Meeting of the European Grassland Federation* (A. Lüscher, B. Jeangros, W. Kessler, O. Huguenin, M. Lobsiger, N. Millar, D. Suter, eds), Lucerne, Suisse, 1130-1132.

Gotherstrom A., Anderung C., Hellborg L., Elburg R., Smith C., Bradley D.G., Ellegren H., 2005. Cattle domestication in the Near East was followed by hybridization with aurochs in Europe. *Proceedings Biological Science*, 272, 2345-2350.

H

Heaton M.P., Harhay G.P., Bennett G.L., Stone R.T., Grosse W.M., Casas E., Keele J.W., Smith T.P.L., Chitko-McKown C.G., Laegreid W.W., 2002. Selection and use of SNP markers for animal identification and paternity analysis in US beef cattle. *Mammalian Genome*, 13, 272-281.

Heyen D.W., Beever J. E., Da Y., Evert R. E., Green C., Bates S. R. E., Ziegle J. S., Lewin H.A., 1997. Exclusion probabilities of 22 bovine microsatellite markers in fluorescent multiplexes for semi-automated parentage testing. *Animal Genetics*, 28, 21-27.

Hoch T., Agabriel J., 2004a. A mechanistic dynamic model to estimate beef cattle growth and body composition. 1. Model description. *Agricultural Systems*, 81 (1), 1-15.

Hoch T., Agabriel J., 2004b. A mechanistic dynamic model to estimate beef cattle growth and body composition. 2. Model evaluation. *Agricultural Systems,* 81 (1), 17-35.

Hoch T., Pradel P., Agabriel J., 2004. Modélisation de la croissance de bovins : évolution des modèles et applications. *Inra Productions animales*, 17 (4), 303-314.

Hoch T., Pradel P., Champciaux P., Agabriel J., 2006. Simulating chemical and tissue composition of growing beef cattle: from the model to the tool. *In: Nutrient Digestion and Utilization in Farm Animals: Modelling Approaches* (E. Kebreab, J. Dijkstra, A. Bannink, W.J.J. Gerrits, J. France, eds), CABI Publishing, 447 p.

Hocquette J.F., Boichard D., Cassar-Malek I., Laville E., Levéziel H., Picard B., 2008. Des avancées en génomique fonctionnelle et positionnelle chez les bovins à viande : programmes en cours et potentialités. *Viandes et produits carnés*, hors série, 101-108.

Hocquette J.F., Cassar-Malek I., Listrat A., Picard B., 2005. Current genomics in cattle and application to beef quality. *In: Indicators of Milk and Beef Quality* (J.F. Hocquette, S. Gigli, eds), EAAP Publication 112, Wageningen Academic Publishers, Wageningen, The Netherlands, 65-79.

Hoste H., Cabaret J., Grosmont G., Guitard J.P., 2009. Alternatives aux traitements anthelminthiques en élevage biologique de ruminants. *Inra Productions animales*, 22 (3), 245-254.

I

Inra, 1988. Alimentation des ruminants : révision des systèmes et des tables Inra. *Bulletin technique du CRZV Theix*, 70, 222 p.

Inra, 2007. *Alimentation des bovins, ovins et caprins. Tables Inra 2007,* Éditions Quae-Inra, 89-120.

Institut de l'élevage, 2007. Allègement des poids de carcasse des jeunes bovins. Compte rendu d'étude Ofival, 9 p.

Institut de l'élevage, 2008. Les systèmes ovins-viande en France ; résultats économiques ettechniques des exploitations de la base des données nationales « appui technique » et du « socle national » des réseaux d'élevage (campagne 2006). Synthèse d'avril 2008. Institut de l'élevage, 24 p.

Institut de l'élevage, 2009. *Chiffres clés des productions ovines lait et viande en 2009,* Institut de l'élevage, 12 p.

Institut de l'élevage, 2010. Résultats 2008 des exploitations bovins-viande, estimations des revenus pour 2009. Agreste Enquêtes Structure 2005-BDNI, 34 p.

Institut de l'élevage-Chambre d'agriculture du Pays de la Loire, 2002. Engraissement des jeunes bovins blonds d'Aquitaine. Comparaison de trois régimes : ensilage de maïs, blé ou concentré du commerce. Compte rendu d'étude, 22 p.

Institut de l'élevage-chambres d'agriculture Pays de la Loire-Bretagne-Arvalis, 2008.

Muscle_Viande.indd 55 07/09/2010 12:52:55

Production de jeunes bovins de races à viande et de races laitières. Treize fiches de référence sur les itinéraires techniques. Office de l'élevage, 34 p.

K

Karniol B., Shirak A., Baruch E., Singrün C., Tal A., Cahana A., Kam M., Skalski Y., Brem G., Weller J.I., Ron M., Seroussi E., 2009. Development of a 25-plex SNP assay for traceability in cattle. *Animal Genetics*, 40, 353-356.

Kesmen Z., Gulluce A., Sahin F., Yetim H., 2009. Identification of meat species by TaqMan-based real time PCR assay. *Meat Science*, 82, 444-449.

L

Loftus R.T., MacHugh D.E., Bradley D.G., Sharp P.M., Cunningham P., 1994. Evidence for two independent domestications of cattle. *Proceedings National Academy of Science,* 91, 2757-2761.

Liénard G., Lherm M., Bébin D., 1996. Les exploitations d'élevage bovin allaitant en zones défavorisées : évolution, question. *Inra Productions animales,* 9, 285-297.

M

Malterre C., 1986a. La production de viande de génisses. *In : Production de viande bovine* (D. Micol, ed), Inra, Paris, 201-246.

Malterre C., 1986b. La production de viande de vache de réforme. *In : Production de viande bovine* (D. Micol, ed), Inra, Paris, 247-269.

Maskova E., Paulickova I., 2006. PCR-based detection of cow's milk in goat and sheep cheeses marketed in the Czech Republic. *Czech Journal of Food Science*, 24, 127-132.

Maudet C., Taberlet P., 2002. Holstein's milk detection in cheeses inferred from Melanocortin Receptor 1 (*MC1R*) gene polymorphism. *Journal of Dairy Science*, 85, 707-715.

McPhee M.J., Oltjen J.W., Famula T.R., Sainz R.D., 2006. Meta-analysis of factors affecting carcass characteristics of feedlot steers. *Journal of Animal Science,* 84, 3143-3154.

Ménissier F., Renand G., Colleau J.J., Gaillard J., 1986. Amélioration génétique de la production de viande bovine : orientations, objectifs et méthodes de sélection des aptitudes bouchères. *In : Production de viande bovine* (D. Micol, ed), Inra, Paris, 101-146.

Metta M., Kanginakudru S., Gudiseva N., Nagaraju J., 2004. Genetic characterization of the Indian cattle breeds, Ongole and Deoni *(Bos indicus),* using microsatellite markers – a preliminary study. *BMC Genetics*, 5, 16-20.

Micol D., 1986. La production de viande de bœufs et de jeunes taureaux. *In : Production de viande bovine* (D. Micol, ed), Inra, Paris, 151-167.

Micol D., Robelin J., Geay Y., 1993. Composition corporelle et caractéristiques biologiques des muscles chez les bovins en croissance et à l'engrais. *Inra Productions animales*, 6 (1), 61-69.

Moazami-Goudarzi K., Lalouë D., Furet J.P., Grosclaude F., 1997. Analysis of genetic relationship between 10 cattle breeds with 17 microsatellites. *Animal Genetics*, 28, 338-345.

Moioli B., Georgoudis A., Napolitano F., Catillo G., Giubilei E., Ligda C., Hassanane M., 2001. Genetic diversity between Italian, Greek and Egyptian buffalo populations. *Livestock Production Science*, 70, 203-211.

Murugaiah C., Noor Z.M., Mastakim M., Bilung L.M., Selamat J., Radu S., 2009. Meat species identification and Halal authentification analysis using mitochondrial DNA. *Meat Science,* 83, 57-61.

N

Negrini R., Nicoloso L., Crepaldi P., Milanesi E., Colli L., Chegdani F., Pariset L., Dunner S., Levéziel H., Williams J.L., Ajmone Marsan P., 2008. Assessing SNP markers for assigning individuals to cattle populations. *Animal Genetics*, 40, 18-26.

Nozière P., Graulet B., Lucas A., Martin B., Grolier P., Doreau M., 2006. Carotenoids in ruminants: from forage to dairy products. *Animal Feed Science Technology*, 131, 418-450.

O

Office de l'élevage, 2008a. *Le marché des produits laitiers, carnés et avicoles en 2008. Le marché des gros bovins en France,* Office de l'élevage, 167-175.

Office de l'élevage, 2008b. *Les chiffres clés 2007 bovins dans l'Union européenne,* Office de l'élevage, 92-112.

Office de l'élevage, 2008c. *Les chiffres clés 2007 bovins dans l'Union européenne et dans le monde,* Office de l'élevage, 157-161.

Office de l'élevage, 2010. Pesée/classement/marquage : guide technique et réglementaire. Grille communautaire des carcasses de gros bovins. Office de l'élevage, février, 12 p.

Muscle_Viande.indd 56 07/09/2010 12:52:55

Oltjen J. W., Bywater A. C., Baldwin R. L. 1986. Evaluation of a model of Beef Cattle growth and composition. *Journal of Animal Science*, 62, 98-108.

Orrú L., Napolitano F., Catillo G., Moioli B., 2006. Meat molecular traceability: how to choose the best set of microsatellites? *Meat Science*, 72, 312-317.

Oulmouden A., Levéziel H., Julien R., 2006. À quoi peut bien servir de connaître les gènes qui contrôlent la couleur des bovins ? *Bovins limousins*, 167, 20-24.

P

Peelman L.J., Mortiaux F., Van Zeveren A., Dansercoer A., Mommens G., Coopman F., Bouquet Y., Burny A., Renaville R., Portetelle D., 1998. Evaluation of the genetic variability of 23 bovine microsatellite markers in four Belgian cattle breeds. *Animal Genetics*, 29, 161-167.

Piasentier E., Valusso R., Camin F., Versini G., 2003. Stable isotope ratio analysis for authentication of lamb meat. *Meat Science*, 64, 239-247.

Pottier E., Tournadre H., Benoit M., Prache S., 2009. Maximiser la part du pâturage dans l'alimentation des ovins : intérêt pour l'autonomie alimentaire, l'environnement et la qualité des produits. *Fourrages,* 199 (2), 349-371.

Prache S., Brelurut A., Thériez M., 1986. L'élevage de l'agneau à l'herbe. 1. Effets de l'âge au sevrage sur les performances d'agneaux élevés à l'herbe puis engraissés en bergerie. *Annales de zootechnie*, 35 (3), 231-254.

Prache S., Thériez M., 1988. Production d'agneaux à l'herbe. *Productions animales*, 1 (1), 25-33.

Prache S., Aurousseau B., Thériez M., Renerre M., 1990. Les défauts de couleur du tissu adipeux sous-cutané des carcasses d'ovins. *Inra Productions animales*, 3, 275-285.

Prache S., Thériez M., Béchet G., 1992. Complémentation des agneaux au pâturage pendant la phase d'allaitement. Interaction entre le niveau de complémentation et la quantité d'herbe offerte et effet sur le niveau de parasitisme. *Inra Productions animales*, 5, 137-148.

Prache S., Thériez M., 1999. Traceability of lamb production systems: carotenoids in plasma and adipose tissue. *Animal Science*, 69, 29-36.

Prache S., Priolo A., Tournadre H., Jailler R., Dubroeucq H., Micol D., Martin B., 2002. Traceability of grass feeding by quantifying the signature of carotenoid pigments in herbivores meat, milk and cheese. *In: Proceedings of the 19th General Meeting of the European Grassland Federation* (J.L. Durand, J.C. Emile, C. Huyghe, G. Lemaire, eds.), La Rochelle, France, 592-593.

Prache S., Priolo A., Grolier P., 2003a. Persistence of carotenoid pigments in the blood of concentrate-finished grazing sheep: its significance for the traceability of grass feeding. *Journal of Animal Science*, 81, 360-367.

Prache S., Priolo A., Grolier P., 2003b. Effect of concentrate finishing on the carotenoid content of perirenal fat in grazing sheep: its significance for discriminating grass-fed, concentrate-fed and concentrate-finished grazing lambs. *Animal Science*, 77, 225-233.

Prache S., Cornu A., Berdagué J.L., Priolo A., 2005. Traceability of animal feeding diet in the meat and milk of small ruminants: a review. *Small Ruminant Research*, 59, 157-168.

Prache S., Martin B., Nozière P., Engel E., Besle J.M., Ferlay A., Micol D., Cornu A., Cassar-Malek I., Andueza D., 2007. Authentification de l'alimentation des ruminants à partir de la composition de leurs tissus et produits. *Inra Productions animales,* 20 (4), 295-308.

Prache S., Ballet J., Jailler R., Meteau K., Picard B., Renerre M., Bauchart D., 2009a. Comparaison des qualités de la viande et de la carcasse d'agneaux produits en élevage biologique ou conventionnel. *Innovations agronomiques*, 4, 289-296.

Prache S., Kondjoyan N., Delfosse O., Chauveau-Duriot B., Andueza D., Cornu A., 2009b. Discrimination of pasture-fed from lambs fed dehydrated alfalfa indoors using different compounds measured in the fat, meat and plasma. *Animal,* 3 (4), 598-605.

Prache S., Larue A., Ballet J., Jailler R., Cousset C., Teuma J.B., Pourrat J., Andueza D., 2010. Ability of visible spectroscopy to authenticate claims that lambs have been pasture-fed, using a large database of three sheep breeds. *Proceedings of the 23th General Meeting of the European Grassland Federation,* Kiel, Allemagne, 3 p.

Priolo A., Micol D., Agabriel J., Prache S., Dransfield E., 2002a. Effect of grass or concentrate feeding systems on lamb carcass and meat quality. *Meat Science*, 62 (2), 179-185.

Priolo A., Prache S., Micol D., Agabriel J., 2002b. Reflectance spectrum of adipose tissue to trace grass feeding in sheep: influence of measurement site and shrinkage time after slaughter. *Journal of Animal Science,* 80, 886-891.

Muscle_Viande.indd 57 07/09/2010 12:52:55

Priolo A., Cornu A., Prache S., Krogmann M, Kondjoyan N., Micol D., Berdagué J.L., 2004. Fat volatile tracers of grass feeding in sheep. *Meat Science*, 66, 475-481.

Priolo A., Vasta V., 2007. Effects of tannin-containing diets on small ruminant meat quality. *Italian Journal of Animal Science*, 6, 527-530.

R

Renou J.P., Bielicki G., Deponge C., Gachon P., Micol D., Ritz P., 2004. Characterization of animal products according to geographic origin and feeding diet using nuclear magnetic resonance and isotope ratio mass spectrometry. 2. Beef meat. *Food Chemistry*, 86 (2), 251-256.

Richard M., Denoyelle C., Monniot C., Bastien D., 2008. Adéquation entre l'offre et la demande en viande bovine en France. *Rencontres Recherches Ruminants*, 15, 227-234.

Rigot F., 2008. Modélisation de l'ingestion et de la croissance des jeunes bovins : conception d'un prototype de simulateur. Mémoire de fin d'études ingénieur de l'ESA d'Angers, 75 p.

Robelin J., Geay Y., 1978. Estimation de la composition chimique du corps entier des bovins à partir du poids des dépôts adipeux totaux. *Annales de zootechnie*, 27, 159-167.

Robelin J., Daenicke R., 1980. Variations of net requirements for cattle growth with liveweight, liveweight gain, breed and sex. *Annales de zootechnie*, 29, 99-118.

Robelin J., 1986. Bases physiologiques de la production de viande : croissance et développement des bovins. *In : Production de viande bovine* (D. Micol, ed), Inra, Paris, 35-60.

Robelin J., 1990. Modèle de calcul du croît journalier de lipides et de protéines chez les bovins. *Reproduction Nutrition Development*, 30 (suppl. 2), s245-s246.

Rousset-Akrim S., Young O.A., Berdagué J.L., 1997. Diet and growth effects in panel assessment of sheep meat odour and flavour. *Meat Science*, 45 (2), 169-181.

S

Sainz R.D., Torre F. (de la), Oltjen J.W., 1995. Compensatory growth and carcass quality in growth-restricted and refed beef steers. *Journal of Animal Science*, 73, 2971-2979.

Sainz R.D., Bentley B.E., 1997. Visceral organ mass and cellularity in growth-restricted and refed beef steers. *Journal of Animal Science,* 75, 1229-1236.

San Cristobal-Gaudy M., Renand G., Amigues Y., Bosher M.Y., Levéziel H., Bibé B., 2000. Traçabilité individuelle des viandes bovines à l'aide de marqueurs génétiques. *Inra Productions animales*, 13, 269-276.

Sanudo C., Nute G.R., Campo M.M., Maria G., Baker A., Sierra I., Enser M., Wood J.D., 1998. Assessment of commercial lamb meat quality by British and Spanish taste panels. *Meat Science*, 48, 91-99.

Schmidt O, Quilter J.M., Bahar B., Moloney A.P., Scrimgeour C.M., Begley I.S., Monahan F.J., 2005. Inferring the origin and dietary history of beef from C, N and S stable isotope ration analysis. *Food Chemistry*, 91, 545-549.

Schreurs N.M., Marotti D.M., Tavendale M.H., Lane G.A., Barry T.N., Lopez-Villalobos N., Mcnabb W.C., 2007a. Concentration of indoles and other rumen metabolites in sheep after a meal of fresh white clover, perennial ryegrass or *Lotus corniculatus* and the appearance of indoles in the blood. *Journal of Science and Food Agriculture*, 87, 1042-1051.

Schreurs N.M., Tavendale M.H., Lane G.A., Barry T.N., Lopez-Villalobos N., Mcnabb W.C., 2007b. Effect of different condensed tannin-containing forages, forage maturity and nitrogen fertiliser application on the formation of indole and skatole in *in vitro* rumen fermentations. *Journal of Science and Food Agriculture*, 87, 1076-1087.

Schreurs N.M., Mcnabb W.C., Tavendale M.H., Lane G.A., Barry T.N., Cummings T., Fraser K., Lopez-Villalobos N., Ramirez-Restrepo C.A., 2007c. Skatole and indole concentration of fat from lambs that had grazed perennial ryegrass/ white clover pasture or *Lotus corniculatus*. *Animal Feed Science and Technology,* 138, 254-271.

Seitz J.J., Schmutz S.M., Thue T.D., Buchanan F.C., 1999. A missense mutation in the bovine *MGF* gene is associated with the roan phenotype in Belgian Blue and Shorthorn cattle. *Mammalian Genome*, 10, 710-712.

Seo K., Mohanty T.R., Choi T., Hwang I., 2007. Biology of epidermal and hair pigmentation in cattle: a mini-review. *Veterinary Dermatology*, 18, 392-400.

Serrano E., Cornu A., Andueza D., Chauveau B., Prache S., Pradel P., Micol D., 2006a. Traçabilité de l'alimentation à base de fourrages par l'empreinte des caroténoïdes, des terpènes et de la SPIR chez les jeunes bovins. *In : 11es Journées Sciences du muscle et technologies des viandes, Viandes et produits carnés,* 225-226.

Muscle_Viande.indd 58 07/09/2010 12:52:55

Serrano E., Prache S., Chauveau-Duriot B., Agabriel J., Micol D., 2006b. Traceability of grass-feeding in young beef using carotenoid pigments in plasma and adipose tissue. *Animal Science,* 82, 909-918.

Serrano E., Cornu A., Kondjoyan N., Figueredo G., Agabriel J., Micol D., 2007. Terpene accumulation in muscle and fatty tissues of veal supplemented with essential oils. *Journal of Animal and Feed Science*, 16, 168-179.

T

The Bovine HapMap Consortium, 2009. Genome-wide survey of SNP variations uncovers the genetics structure of cattle breeds. *Science,* 324, 528-532.

Thériez M., Aurousseau B., Prache S., Mendizabal J., 1997a. Les défauts de couleur du gras d'agneaux. *Rencontres Recherches Ruminants,* 4, 295-301.

Thériez M., Brelurut A., Pailleux J.Y., Benoit M., Liénard G., Louault F., De Montard F.X., 1997b. Extensification en élevage ovin viande par agrandissement des surfaces fourragères. Résultats zootechniques et économiques de cinq ans d'expérience dans le Massif central nord. *Inra Productions animales,* 10, 141-152.

V

Van de Goor L.H.P., Panneman H., van Haeringen W.A., 2009. A proposal for standardization in forensic bovine DNA typing: allele nomenclature for 16 cattle-specific short tandem repeat loci. *Animal Genetics*, 40, 630-636.

Vasta V., Priolo A., 2006. Ruminant fat volatiles as affected by diet. A review. *Meat Science*, 2 (73), 218-228.

Verkaar E.L.C., Nijman I.J., Boutaga K., Lenstra J.A., 2002. Differentiation of cattle species in beef by PCR-RFLP of mitochondrial and satellite DNA. *Meat Science*, 60, 365-369.

W

Wong E., Nixon L.N., Johnson C.B., 1975. Volatile medium chain fatty acids and mutton flavour. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 23, 495-198.

Y

Yin R.H., Bai W.L., Wang J.M., Wu C.D., Dou Q.L., Yin R.L., He J.B., Luo G.B., 2009. Development of an assay for rapid identification of meat from yak and cattle using polymerase chain reaction technique. *Meat Science*, 83, 38-44.

Young O.A., Berdagué J.L., Viallon C., Rousset-Akrim S., Thériez M., 1997. Fat born volatiles and sheep meat odour. *Meat Science*, 45, 169-181.

Young O.A., Lane G.A., Priolo A., Fraser K., 2003. Pastoral and species flavour in lambs raised on pasture, lucerne or maize. *Journal of Science and Food Agriculture,* 83, 93-104.

Muscle_Viande.indd 59 07/09/2010 12:52:55

Partie II

Structure, croissance et métabolisme des tissus musculaires

Chapitre 5

Structure et fonction des constituants du muscle squelettique

Catherine Jurie et Anne Listrat

Le tissu musculaire représente 40 % à 50 % du poids vif des animaux domestiques. Il est à l'origine de la transformation de l'énergie des nutriments en force motrice. Ce tissu représente aussi le tissu noble des animaux domestiques élevés pour la production de viande. Il est essentiellement composé de fibres musculaires enveloppées dans plusieurs niveaux de tissu conjonctif. La composition chimique du muscle squelettique est caractérisée par une forte teneur en eau (75 %) et en protéines (19 %) dont 60 % sont des protéines myofibrillaires et 10 % des protéines du tissu conjonctif, et par une faible teneur en lipides (2,5 %).

Le tissu conjonctif

Structure

Le tissu conjonctif est un tissu de soutien. De la fibre musculaire vers l'extérieur du muscle, il se situe à trois niveaux : l'endomysium, le périmysium, l'épimysium. Il comprend les composants qui forment la matrice extracellulaire (MEC), qui eux-mêmes enveloppent différents types cellulaires, des nerfs et des capillaires (figure 5.1).

L'épimysium est l'enveloppe externe du muscle. C'est une enveloppe fibreuse de tissu conjonctif. Dans la plupart des muscles, il est continu avec le tendon qui lie le muscle à l'os. Le second niveau de tissu conjonctif intramusculaire est connu sous le nom de périmysium. Il regroupe les fibres musculaires en faisceaux. Il présente plusieurs niveaux d'organisation. Le niveau le plus grossier correspond à ce qu'il est convenu d'appeler le périmysium primaire. C'est celui qui est le plus éloigné de la fibre musculaire. Le périmysium se divise ensuite en trames secondaire et tertiaire de plus en plus fines et formant un réseau plus ou moins régulier. La hiérarchie

Muscle_Viande.indd 63 07/09/2010 12:52:56

des faisceaux se décrit généralement en sens inverse de celle du périmysium. Ainsi le premier niveau de faisceaux après la fibre musculaire se dénomme faisceau primaire. Les faisceaux secondaires regroupent plusieurs faisceaux primaires, et ainsi de suite pour les faisceaux tertiaires et quaternaires (Purslow, 2005). Le dernier niveau d'organisation du tissu conjonctif intramusculaire est l'endomysium. Il individualise chaque fibre musculaire et il assure la continuité entre le périmysium et la membrane plasmique (sarcolemme) de la cellule musculaire. Il est formé d'une fine membrane basale (environ 50 nm) appelée *Basal lamina,* qui est directement liée à la membrane plasmique, et d'une couche réticulaire (0,2-1 μm) appelée *Reticular lamina,* qui est externe (Voermans *et al.*, 2008).

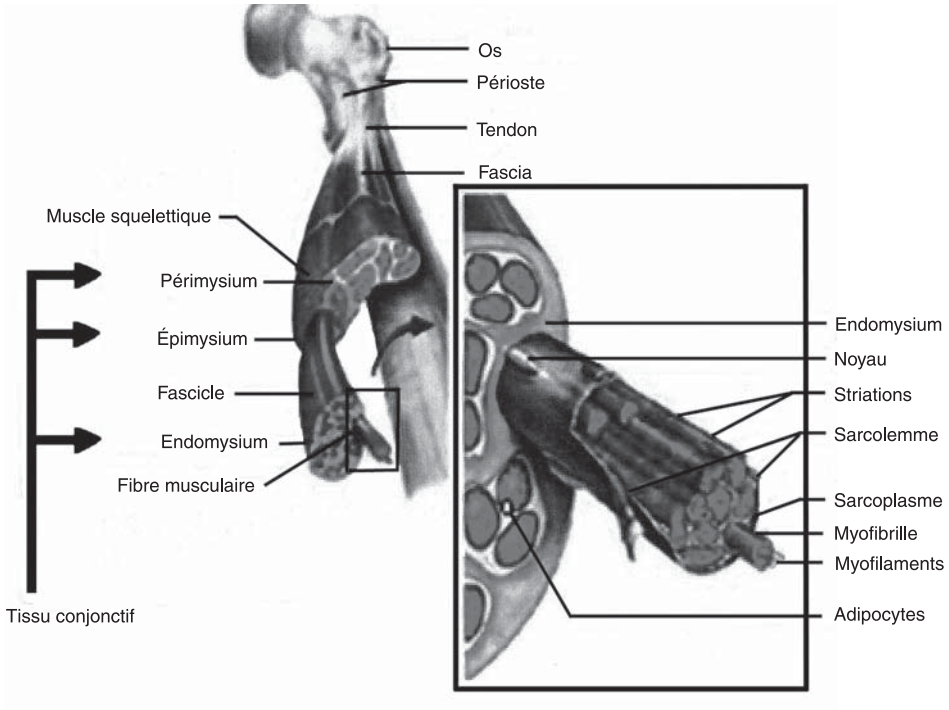

Figure 5.1. Structure du muscle squelettique.

Composition

Le tissu conjonctif qui entoure les fibres musculaires et les faisceaux musculaires est un tissu conjonctif lâche. Il se compose de cellules et d'une MEC composée de plusieurs grandes familles de molécules.

Composition cellulaire

Les cellules les plus communément observées dans le tissu conjonctif musculaire sont les fibroblastes. Ces cellules sont fusiformes. Des histiocytes (macrophages présents dans les tissus) et des mastocytes (granulocytes basophiles des tissus) sont

Muscle_Viande.indd 64 07/09/2010 12:52:56

aussi présents dans les tissus musculaires striés, les mastocytes étant le plus souvent observés autour des vaisseaux sanguins. On trouve également des cellules adipeuses, ou adipocytes, qui se regroupent en lobules et stockent les lipides intramusculaires.

Composition moléculaire

Les molécules qui constituent la MEC appartiennent principalement à la famille des collagènes et des protéoglycanes.

Les collagènes appartiennent à une famille de glycoprotéines fibreuses synthétisées et sécrétées par les cellules des tissus conjonctifs et divers autres types cellulaires. Ils représentent 25 % des protéines totales de l'organisme. Ces glycoprotéines ont un rôle essentiel dans le maintien de l'intégrité structurelle de nombreux tissus et organes.

La molécule élémentaire du collagène, ou tropocollagène, est une microfibrille longue de 300 nm, consistant en trois sous-unités : trois hélices comptant chacune 1 050 acides aminés et tournant l'une autour de l'autre en une superhélice orientée dans le sens de la main droite (l'hélice de collagène individuelle tourne dans le sens de la main gauche, mais les trois hélices tournent l'une autour de l'autre dans l'autre sens). Cette conformation spatiale est due à une séquence protéique particulière, rarement rencontrée dans d'autres protéines, où le premier acide aminé est une glycine, le deuxième une proline et le troisième une hydroxyproline. Lors de leur synthèse, les molécules de tropocollagène s'assemblent côte à côte avec un décalage de 67 nm. Des lysines de la partie N-terminale d'une molécule sont pontées de façon covalente à d'autres lysines de la partie C-terminale d'une molécule voisine par l'action de la lysyl oxydase. Cela permet aux molécules de tropocollagène de s'assembler en une fibrille de 50 nm de diamètre. Ces fibrilles s'agrègent en une fibrille d'ordre supérieur de 500 nm, qui peut à son tour former une fibre de collagène de 1 à 100 μm de diamètre. Les fibrilles sont stabilisées par des liaisons intra (ponts disulfures ou hydrogènes) ou intermoléculaires, dont la pyridinoline et la déoxypyridinoline. Ces liaisons sont aussi appelées *« cross-links »*. Lors de la cuisson, elles sont rompues par le chauffage et le collagène devient alors soluble.

Une fibre de collagène (diamètre de 10 à 100 μm) peut ne renfermer qu'un seul type de collagène, ou plusieurs, on parle alors de fibre de collagène hétérotypique (Bailey et Light, 1989). Les trois chaînes qui composent la triple hélice ne sont pas forcément identiques. À ce jour, environ vingt-cinq chaînes différentes de collagène ont été identifiées. Chacune de ces chaînes est codée par un gène différent. Même si plus de dix mille combinaisons différentes de molécules triples brins sont possibles, avec ces vingt-cinq types de chaînes, seuls vingt types de molécules de collagène ont été identifiés jusqu'à présent.

Les collagènes sont répartis en différentes catégories. Dans le muscle, on trouve : des collagènes qui forment des fibrilles (types I, III, V), telles que décrites précédemment ; des FACIT *(fibril-associated collagens with interrupted triple helice)* (types XII et XIV) qui sont des collagènes non fibrillaires ayant la propriété de se lier à la surface des collagènes fibrillaires, et des collagènes formant des feuillets dont le collagène IV ; enfin, un collagène dit en filaments perlés, le collagène VI (Van der Rest et Garrone, 1991). Ils sont localisés dans les différents niveaux d'organisation du tissu conjonctif (Listrat *et al.,* 2000) (figure 5.2, voir planche couleur 1).

Muscle_Viande.indd 65 07/09/2010 12:52:56

Un protéoglycane (PG) est une protéine liée par liaisons covalentes à plusieurs (40 à 100) chaînes de glycosaminoglycanes (GAG). Chaque PG contient habituellement 1 ou 2 GAG différents. Les GAG sont des molécules chargées négativement. Leur conformation particulière confère leur viscosité aux solutions. Ils sont localisés majoritairement à la surface des cellules ou dans la MEC. Ce sont les composants majeurs de la substance amorphe dans laquelle baignent les fibres du tissu conjonctif (Praillet *et al.,* 1998). Ils forment de grands complexes, en se liant à d'autres PG et également aux protéines fibreuses de la MEC (telles que le collagène). Ils lient les cations (tels que le sodium, le potassium et le calcium) et l'eau, ils régulent le mouvement des molécules à l'intérieur de la MEC et peuvent affecter l'activité et la stabilité des protéines et des molécules de signalisation. Il a été montré que certains, dont la décorine, jouent un rôle dans la fibrillogenèse (Nishimura *et al.,* 2002).

Les différentes fonctions des PG peuvent être attribuées soit au noyau protéique, qui est hautement variable en structure et en taille (poids moléculaire de 40 000 à 350 000), soit à la chaîne carbohydrate des GAG. Cette chaîne est composée de polysaccharides formés à partir d'unités disaccharides répétées. Les principaux PG mis en évidence dans le muscle squelettique sont la décorine, le biglycane, les syndécanes, les glypicans et le perlécane (Carrino, 1998). La décorine et le perlécane sont localisés à la fois dans le périmysium et dans l'endomysium, le biglycane est proche du sarcolemme, les syndécanes et les glypicans sont liés à la surface cellulaire.

Composition moléculaire des différents niveaux de la MEC

Tableau 5.1. Localisation des principales molécules de la MEC du muscle et principales interactions connues entre ces molécules (d'après Listrat *et al.,* 2006).

	Péri. + endo. (B.L. et R.L.)							Proche sarco.	Endo. (B.L.)	Endo. (B.L.)	Péri.	
	Col. I	**Col. III**	**Col. V**	**Col. VI**	**Perl.**	**Déc.**	**Tn X**	**Bgl.**	**Col. IV**	**Lam.**	**Col. XII**	**Col. XIV**
Col. I		X	X	X		X	X	X			X	X
Col. III						X						
Col. V					X	X	X	X		X		
Col. VI					X	X	X	X	X	X		
Perl.									X			
Déc.											X	
Bgl.												
Tn. X											X	X
Col. IV										X		
Lam.												
Col. XII												
Col. XIV												

Péri. : périmysium. Endo. : endomysium. B.L. : *Basal lamina*. R.L. : *Reticular lamina*. Sarco. : sarcolemme. Col. : collagène. Perl. : perlécane. Déc. : décorine. Tn. : ténascine. Bgl. : biglycane. Lam. : laminine.

La MEC est une structure très dynamique qui s'adapte très facilement à la demande physiologique. Un constant remodelage modifie ses propriétés mécaniques et visco-élastiques. Ceci ne peut avoir lieu que grâce aux interactions qui existent entre les

Muscle_Viande.indd 66 07/09/2010 12:52:56

molécules qui la composent et à la localisation très spécifique de ces molécules au sein de la MEC (Voermans *et al.,* 2008). Un exemple de ces interactions est illustré figure 5.3 (voir planche couleur 1). Les principales interactions connues ainsi que la localisation des principales molécules de la MEC du muscle sont présentées dans le tableau 5.1.

Les différents types de muscles contiennent des proportions très variables de collagène total et de protéoglycanes (Bailey et Light, 1989). Par contre, à notre connaissance, la proportion des molécules de chaque famille dans les différents types de muscles n'est pas connue. Les propriétés, mises en évidence *in vitro*, de plusieurs des molécules précédemment citées et nos résultats nous laissent cependant supposer que les proportions de ces différentes molécules doivent varier en fonction du type de muscle et de ses propriétés métaboliques et contractiles (Listrat *et al.,* 2006).

Caractéristiques des fibres musculaires

Les fibres musculaires

Les fibres musculaires, qui occupent de 75 % à 90 % du volume musculaire, sont des cellules multinucléées de 10 à 100 μm de diamètre, et dont la longueur peut varier de plusieurs millimètres à plus de 30 cm. Chaque fibre musculaire est constituée de myofibrilles de 1 à 2 μm de diamètre, chaque myofibrille étant elle-même constituée d'unités répétées appelées sarcomères. Ces derniers présentent une périodicité de 2 à 3 μm et sont composés d'au moins 28 protéines différentes (Choi et Kim, 2009). Observée en microscope électronique, la structure ordonnée de chaque sarcomère est basée sur l'alignement des filaments épais et des filaments fins, ces derniers s'interpénétrant entre les filaments épais. La myosine et l'actine sont les protéines majoritaires respectivement dans les filaments épais et fins. La myosine, qui représente à elle seule 50 % des protéines myofibrillaires, est composée de deux chaînes lourdes (MyHC, pour *myosin heavy chain*) et de quatre chaînes légères (MyLC, pour *myosin light chain*). Elle joue un rôle majeur dans la contraction musculaire, et particulièrement les MyHC, qui existent sous différentes isoformes et permettent de définir les principaux types de fibres musculaires. Les filaments épais sont également composés de protéines liant la myosine, à savoir les MyBP-C (pour *myosin binding protein-C*) et MyBP-H (pour *myosin binding protein-H*), la titine, la myomésine et la protéine M. Outre l'actine, les filaments fins sont composés de la tropomyosine (TM), du complexe troponine (troponine C, Tn-C ; troponine I, Tn-I ; et troponine T, Tn-T), de la nébuline et de protéines de régulation (Bottinelli et Reggiani, 2000).

Identification et classification des fibres musculaires

La classification des fibres musculaires repose sur un critère fonctionnel (la vitesse de contraction) et sur un critère métabolique (le type de métabolisme énergétique) correspondant respectivement à la vitesse d'utilisation de l'énergie au cours de la contraction et à la source principale d'énergie. La plupart des classifications décrivent au moins trois principaux types de fibres dans le muscle squelettique adulte, que l'on peut distinguer selon des techniques histochimiques, immunohistochimiques ou électrophorétiques.

Muscle_Viande.indd 67 07/09/2010 12:52:56

Deux approches histochimiques ont été utilisées afin de classer les différents types de fibres. Une des premières classifications est basée sur la sensibilité au pH acide ou alcalin de l'activité ATPasique des isoformes de chaînes lourdes de myosine. Ainsi, une distinction entre les fibres de type I, à contraction lente acido-sensible, et les fibres de type II, à contraction rapide acido-résistante, a été possible (Guth et Samaha, 1970) (figure 5.4A, voir planche couleur 2).

Par la suite, en utilisant différents pH de préincubation, Brooke et Kaiser (1970) ont complété cette classification en identifiant trois principaux types de fibres : I, IIA et IIX (figure 5.4B, voir planche couleur 2). Une classification parallèle basée sur la détermination histochimique simultanée de l'activité ATPasique (ATP : adénosine triphosphate) et des enzymes du métabolisme, par exemple une enzyme représentative du métabolisme oxydatif telle que la succinate déshydrogénase, a été introduite. Trois types de fibres ont ainsi été déterminés : les fibres de type SO, ou βR *(slow oxidative),* à contraction lente et métabolisme oxydatif, les fibres de type FOG, ou αR *(fast oxido-glycolytic,)* à contraction rapide et métabolisme oxido-glycolytique, et les fibres de type FG, ou αW *(fast glycolytic),* à contraction rapide et métabolisme glycolytique (Ashmore et Doerr, 1971 ; Peter *et al.,* 1972) (figure 5.4C, voir planche couleur 2). Plus récemment, l'utilisation des techniques d'immunohistochimie avec des anticorps poly et monoclonaux et d'hybridation *in situ* avec l'expression d'ARNm a constitué une approche puissante pour le typage des fibres. Ainsi, à partir de la révélation des isoformes de MyHC : I, IIa, IIx et IIb, quatre types de fibres I, IIA, IIX et IIB peuvent être mis en évidence. Outre ces fibres dites « pures » car ne contenant qu'un seul type de MyHC, l'utilisation d'anticorps anti-MyHC permet de distinguer des fibres appelées « hybrides » qui contiennent simultanément plusieurs isoformes de MyHC. En particulier, on distingue les fibres IIC, qui contiennent à la fois les isoformes de MyHC I et IIa, et les fibres IIAX, qui renferment les isoformes de MyHC IIa et IIx (figure 5.4D, voir planche couleur 2) (Picard *et al.,* 1998). Ces fibres hybrides sont fréquentes chez le fœtus lors de l'acquisition des propriétés contractiles des fibres (Picard *et al.,* 2006). Elles résultent de transitions dans l'expression des MyHC qui, chez les mammifères, se font selon le schéma suivant :

I ↔ IIa ↔ IIx ↔ IIb.

Ces transitions ont lieu avec l'âge, mais aussi sous l'influence de facteurs particuliers tels que l'exercice ou le régime alimentaire (Picard *et al.,* 2006). Ainsi, l'identification de ces fibres hybrides présente un intérêt pour suivre précisément ces transitions et analyser la plasticité des fibres musculaires.

Chez les mammifères, au moins huit isoformes MyHC distinctes, lentes (I ou β, α cardiaque), rapides (IIa, IIx, IIb), embryonnaire (emb), néonatale (neo), et extra-oculaire (eom), sont exprimées dans le muscle squelettique et codées par une famille multigénique (Bottinelli et Reggiani, 2000). Les quatre isoformes I, IIa, IIx et IIb sont les isoformes prédominantes dans le muscle squelettique adulte. L'isoforme MyHC I est exprimée dans les fibres de type I à contraction lente et dans le muscle cardiaque, et les trois isoformes rapides MyHC IIa, IIx et IIb sont exprimées dans les fibres respectivement IIA, IIX et IIB à contraction rapide. Initialement, chez les mammifères, les isoformes rapides MyHC IIa et IIb étaient reportées comme étant exprimées respectivement dans les fibres IIA et IIB.

Muscle_Viande.indd 68 07/09/2010 12:52:56

Cependant, une troisième isoforme rapide MyHC IIx a été identifiée dans plusieurs espèces (humain, rat, porc, bovin) (Picard *et al.,* 2002). Cette isoforme est exprimée dans les fibres appelées IIX, lesquelles ne peuvent pas être distinguées des fibres de type IIB par les techniques histochimiques classiques. C'est pourquoi pendant longtemps, et en particulier chez le bovin, les fibres IIX ont été classées en IIB, suivant la classification de Brooke et Kaiser (1970). Les propriétés contractiles et métaboliques de ces fibres IIX apparaissent intermédiaires entre celles des fibres IIA et IIB. Or les travaux de Chikuni *et al.* (2004) ont démontré que le gène MyHC IIb était présent dans le génome bovin mais n'était pas exprimé. Plus récemment, Picard et Cassar-Malek (2009) ont mis en évidence la présence de l'isoforme MyHC IIb dans le muscle squelettique de certains bovins. Ainsi, actuellement les différents types de fibres musculaires sont appelés I, IIA, IIX, et IIB lorsque l'isoforme MyHC IIb est mise en évidence.

La séparation électrophorétique des différentes isoformes de MyHC en fonction de leur poids moléculaire constitue l'approche la plus directe pour déterminer les propriétés contractiles d'un muscle donné. Cependant, ces isoformes ayant des compositions en acides aminés très voisines, leur séparation est très difficile et d'une reproductibilité délicate. Picard *et al.* (2007) ont développé une technique de séparation en minigels qui permet une bonne séparation et une bonne reproductibilité des différentes isoformes MyHC de bovin (figure 5.5), évitant ainsi la réalisation d'un gradient de polyacrylamide plus difficile à réaliser (Picard *et al.,* 1999). Ces conditions permettent également une bonne séparation des MyHC de mouton (Hemmings *et al.,* 2009). Les différentes isoformes de MyHC peuvent être ainsi quantifiées par densitométrie suite à une séparation par électrophorèse ou par dosage Elisa (pour *enzyme-linked immunosorbent assay*) (Picard *et al.,* 1994).

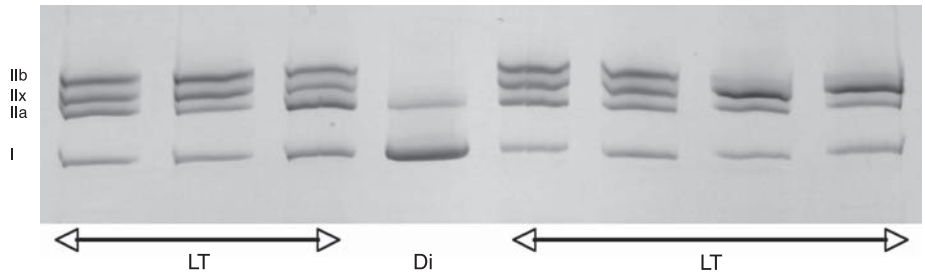

Figure 5.5. Séparation électrophorétique des différentes isoformes de chaînes lourdes de myosine (MyHC) des muscles *Longissimus thoracis* (LT) et *Diaphragma* (Di) de bovin (Picard et Cassar-Malek, 2009).

Caractéristiques et distribution des différents types de fibres musculaires

Les caractéristiques structurales, contractiles et métaboliques des trois grands types fondamentaux de fibres du muscle squelettique adulte sont présentées dans le tableau 5.2.

Muscle_Viande.indd 69 07/09/2010 12:52:56

Brièvement, les fibres de type I, à vitesse de contraction lente, possèdent une faible activité ATPasique et une activité glycolytique moins élevée que celle des fibres à contraction rapide. La vitesse de contraction des fibres rapides est trois fois plus grande que dans les fibres lentes. Les fibres rapides de type IIA et IIX présentent une vitesse de contraction similaire, mais plus lente que celle des fibres rapides de type IIB. Les fibres I sont plus riches en myoglobine, mitochondries, ce qui va de pair avec une capacité aérobie augmentée et donc un métabolisme oxydatif prépondérant. De plus, les fibres I sont plus riches en lipides et présentent un plus faible taux de glycogène et de glucose que les fibres rapides. De ce fait, les fibres rapides utilisent préférentiellement le glucose comme source énergétique (Choi et Kim, 2009).

Tableau 5.2. Caractéristiques structurales, contractiles et métaboliques des principaux types de fibres du muscle squelettique adulte (d'après Bacou et Vigneron, 1976). Nomenclature selon (1) Brooke et Kaiser, 1970 ; (2) Ashmore et Doerr, 1971 ; (3) Peter *et al.,* 1972.

	Types de fibres		
(1)	I	IIA	IIX*
(2)	ßR	αR	αW
(3)	SO	FOG	FG
Structure			
Surface de section	+	++	+++
Vascularisation	+++	+++	+
Mitochondries	+++	+++	+
Myoglobine	+++	+++	+
Couleur	Rouge	Rouge	Blanche
Contraction			
Vitesse de contraction	Lente	Rapide	Rapide
Résistance à la fatigue	Élevée	Intermédiaire	Faible
Activité de la myosine ATPase	Lente	Rapide	Rapide
Métabolisme			
Métabolisme prépondérant	Oxydatif	Oxydo-glycolytique	Glycolytique
Réserve en glycogène	+		+++
Réserve en triglycérides	+++	+++	+
Activité enzymes glycolytiques	+	++	+++
Activité enzymes oxydatives	+++	++	+

* Fibres appelées précédemment IIB.

Dans la majorité des muscles, la surface de section des fibres est classée de la façon suivante : IIX supérieure à IIA laquelle est supérieure à I (figure 5.4, voir planche couleur 2). Toutefois, dans le muscle *Rectus abdominis*, la classification inverse est observée, ce sont les fibres I qui présentent les surfaces les plus élevées (Oury

Muscle_Viande.indd 70 07/09/2010 12:52:56

et al., 2009). Les différents types de fibres peuvent donc présenter des propriétés différentes selon le muscle.

La composition en type de fibres musculaires varie d'un muscle à l'autre selon sa fonction et sa localisation anatomique, en particulier chez le bovin entre les muscles de l'avant et ceux de l'arrière (Schreurs *et al.,* 2008 ; Talmant *et al.,* 1986 ; Totland et Krivy, 1991). Le volume occupé par les fibres I est de 10 % plus élevé dans les muscles de l'avant que dans ceux de l'arrière (respectivement 41 % et 31 %), alors que celui occupé par les fibres IIX est similaire (respectivement 37 % et 38 %). De plus, un gradient intramuscle a été décrit dans la répartition des différents types de fibres. Ainsi la proportion de fibres I est plus grande dans les parties antérieures et médianes des muscles, tandis que celle des fibres IIX est plus élevée dans les parties superficielles et postérieures des muscles (Totland et Krivy, 1991). Enfin, un gradient proximal-distal, ou haut-bas, de caractéristiques contractiles et métaboliques a été décrit pour le muscle *Semitendinosus* chez les jeunes bovins qui disparaît chez les animaux plus âgés (Brandstetter *et al.,* 2002).

Compatibilité entre les différentes classifications

Comme nous l'avons abordé précédemment, plusieurs techniques – histochimique, immunohistochimique et électrophorétique – sont disponibles pour classer les différents types de fibres musculaires. Les techniques immunohistochimique et électrophorétique permettent d'identifier et de quantifier les différentes isoformes de MyHC, et par voie de conséquence les différents types de fibres I, IIA, IIX et IIB, nomenclature la plus couramment utilisée. Toutefois, il est à noter que ces deux techniques ne donnent pas d'information sur le type métabolique proprement dit. Le choix de la technique est très important, car il a été montré chez le bovin (Picard *et al.,* 1998) comme dans d'autres espèces, que les techniques en particulier histochimiques, ou histochimique et immunohistochimique, ne sont pas compatibles entre elles. Par exemple, les fibres classées FOG selon la technique de Peter *et al.* (1972) étaient considérées comme des fibres contenant l'isoforme MyHC IIa et ayant un métabolisme oxydo-glycolytique. Or il apparaît que dans certains muscles comme le *Longissimus thoracis* (LT), les fibres exprimant l'isoforme MyHC IIa (révélation immunohistochimique) sont classées en deux sous-populations en fonction de leurs propriétés métaboliques : des fibres IIA oxydatives et des fibres IIA non oxydatives (Picard *et al.,* 1998). Ces dernières sont classées en fibres FG selon la technique de Peter *et al.* (1972), donc considérées comme des fibres exprimant l'isoforme MyHC IIx et à métabolisme glycolytique. En revanche, dans un muscle comme le *Semitendinosus* (ST), les fibres IIA ont un métabolisme oxydatif et donc correspondent bien aux fibres FOG (Picard *et al.,* 1998). Dans le muscle *Rectus abdominis* (RA), l'activité succinate déshydrogénase (SDH) des fibres rapides est très faible, rendant impossible la distinction entre les fibres FOG et FG (figure 5.6, voir planche couleur 2). La classification de Peter *et al.* (1972) ne peut donc être utilisée pour ce muscle (Oury *et al.,* 2009).

Ainsi, afin de classer les fibres musculaires de manière la plus juste, nous recommandons de révéler par histochimie sur coupes sériées le type contractile à l'aide

Muscle_Viande.indd 71 07/09/2010 12:52:56

d'anticorps anti-MyHC et le type métabolique par révélation de l'activité SDH (Picard *et al.,* 1998). Toutefois, sur un nombre d'animaux trop important, sur lesquels les techniques histologiques ne peuvent être appliquées, les propriétés contractiles et métaboliques du muscle peuvent être déterminées à partir d'un homogénat respectivement par électrophorèse ou par dosage Elisa, et par mesure des activités d'enzymes représentatives des métabolismes glycolytique et/ou oxydatif (Hocquette *et al.,* 2007 ; Jurie *et al.,* 2009). Les enzymes glycolytiques les plus couramment dosées sont le lactate déshydrogénase (LDH) et la phosphofructokinase (PFK). Les enzymes du métabolisme oxydatif sont plus nombreuses, car représentatives de différentes voies métaboliques : la lipoprotéine-lipase (LPL) pour l'hydrolyse des triglycérides circulants, les enzymes de la Đ-oxydation pour le catabolisme des acides gras à chaîne longue jusqu'à l'acétyl-CoA, l'isocitrate déshydrogénase (ICDH) et la citrate synthase (CS) pour les étapes du cycle de Krebs impliquées dans le catabolisme de l'acétyl-CoA produit à partir des acides gras ou du glucose, la cytochrome c oxydase pour la chaîne respiratoire intervenant dans la synthèse d'énergie. La teneur en isoformes musculaires ou cardiaques de la protéine de liaison des acides gras (H-FABP, pour *heart type-fatty acid binding protein*), que l'on détermine par dosage Elisa, est également un indicateur du métabolisme oxydatif (Hocquette *et al.,* 1998).

Les caractéristiques musculaires (propriétés contractiles et métaboliques, collagène, MEC) impliquées dans le déterminisme des qualités sensorielles de la viande se mettent en place dès la vie fœtale, comme décrit dans le chapitre suivant.

Muscle_Viande.indd 72 07/09/2010 12:52:57

Chapitre 6

Ontogenèse du muscle et prédiction des propriétés musculaires

Isabelle Cassar-Malek, Anne Listrat,
Florence Garcia-Launay et Brigitte Picard

La myogenèse

La myogenèse est le processus de développement conduisant à la formation des muscles squelettiques. Si les principes généraux du développement musculaire sont comparables dans les différentes espèces animales, ils se déroulent selon une cinétique différente en relation avec la maturité de chaque espèce à la naissance. Au début du développement des vertébrés, des cellules de l'un des trois feuillets primordiaux de l'embryon (le mésoderme) se différencient en cellules précurseurs du muscle squelettique, et un muscle embryonnaire primordial se forme. Au sein des masses prémusculaires, les cellules se divisent activement, puis sortent du cycle cellulaire, s'allongent et fusionnent entre elles pour former des myotubes à l'origine des fibres musculaires striées. La myogenèse procède par étapes successives (figure 6.1, voir planche couleur 3) qui impliquent différents types de cellules musculaires (une fraction des cellules du muscle primordial, les myoblastes embryonnaires et fœtaux, et les cellules satellites). Ceci a pour conséquence l'hétérogénéité qui caractérise les fibres musculaires, comme présenté dans le chapitre précédent. Différentes générations de fibres sont mises en place successivement, grâce à la mise en œuvre d'un programme génétique spécifique et en relation étroite avec l'environnement des cellules précurseurs en facteurs de croissance (Biressi *et al.,* 2007).

En particulier, la myostatine, un membre de la famille TGFĐ (pour *transforming growth factor Đ*) qui contrôle négativement la masse musculaire (McPherron *et al.,* 1997b), régule l'équilibre entre la prolifération et la différenciation des cellules embryonnaires en favorisant leur différenciation et en contrôlant leur nombre (Manceau *et al.,* 2008). Ainsi, la perte de fonction de la myostatine liée à des mutations naturelles – bovins « culards » (Grobet *et al.,* 1997 ; McPherron et Lee, 1997a), mouton « Texel belge » (Clop *et al.,* 2006) – ou expérimentales (McPherron et Lee,

Muscle_Viande.indd 73 07/09/2010 12:52:57

1997b) a pour conséquence d'augmenter le nombre de cellules précurseurs, et déclenche un processus hyperplasique conduisant à une hypermuscularité (revue de Chelh *et al.,* 2009).

Mise en place des fibres musculaires

Au cours de la myogenèse, les fibres acquièrent leurs propriétés contractiles et métaboliques caractérisées respectivement par leur contenu en isoformes de chaînes lourdes de la myosine (MyHC) et par un équipement enzymatique leur permettant d'assurer leur métabolisme énergétique. Comme abordé dans le chapitre précédent, les fibres sont hétérogènes en raison de leurs différentes propriétés, à la fois morphologique (taille), et physiologiques (type contractile et métabolique). Elles sont classées en fibres lentes (type I) et rapides (IIA, IIX, IIB). La mise en place des fibres est bien documentée chez le mouton (Brameld et Daniel, 2008 ; Fahey *et al.,* 2005) et chez le bovin (Picard *et al.,* 2002). Chez le bovin, au moins deux générations successives de fibres sont mises en place. Une génération dite « primaire », issue de la fusion des myoblastes embryonnaires, est observée à partir de 30 jours après la conception et est complètement différenciée à la fin du deuxième trimestre de gestation (environ à 180 jours). Ces fibres à contraction lente deviennent des fibres de « type I » dans la plupart des muscles, sauf dans les muscles adultes exclusivement rapides (comme le muscle peaucier), dans lesquelles elles sont converties en fibres rapides (Picard *et al.,* 1994).

Une génération « secondaire », issue de la fusion des myoblastes fœtaux, est détectable à partir de la fin du premier trimestre, et est à l'origine de la plupart des fibres IIX. Après la naissance, les fibres secondaires sont converties en fibres rapides ou lentes selon les muscles (Picard *et al.,* 2002). La présence d'une troisième génération a été suggérée sur la base de l'utilisation d'anticorps spécifiques des MyHC. Elle est détectable à partir de 40 % de la période de gestation et donne lieu aux fibres rapides IIA, aux fibres lentes I et aux fibres hybrides IIC. Ce dernier type de fibre est indifférencié à la naissance, et exprime à la fois les isoformes de MyHC rapides et lentes. L'analyse de plusieurs marqueurs de différenciation montre que la maturation des propriétés contractiles et métaboliques survient principalement au cours du dernier trimestre de la gestation (Picard *et al.,* 2002). En effet, l'expression des isoformes développementales de MyHC (embryonnaire, fœtale, Ð-cardiaque, etc.) diminue au cours de cette période (Gagnière *et al.,* 1999a ; 1999b ; Hocquette *et al.,* 2006a ; Picard *et al.,* 2006). Ces isoformes sont progressivement remplacées par les isoformes adultes de MyHC rapides. L'isoforme lente de MyHC, quant à elle, est exprimée le plus tôt, et est détectée dans des myotubes dès 30 jours de gestation, puis uniquement dans les fibres issues de la première génération à partir de 180 jours. Plus tard, cette isoforme est aussi détectée dans les fibres de la deuxième et troisième génération, qui donnent naissance aux fibres de type I dans le muscle adulte. Trois semaines après la naissance, les muscles des bovins contiennent uniquement les isoformes adultes de MyHC de type I, IIa et IIx (Picard *et al.,* 2006). Ils n'expriment pas l'isoforme IIb, sauf chez certains bovins (Picard et Cassar-Malek, 2009).

Ainsi, la maturation des propriétés contractiles des muscles bovins est particulièrement avancée à la naissance, comme chez les ovins (Maier *et al.,* 1992) et les

Muscle_Viande.indd 74 07/09/2010 12:52:57

humains (Shrager *et al.,* 2000), mais contrairement aux rongeurs (Cho *et al.,* 1994). Au cours du dernier trimestre de la gestation, l'activité des enzymes du métabolisme glycolytique et oxydatif augmente fortement dans les muscles bovins (Gagnière *et al.,* 1999a ; 1999b). Chez cette espèce, les muscles peuvent être distingués sur la base de leurs propriétés métaboliques à 180-210 jours de gestation, tandis que cela n'est possible qu'au cours du mois suivant l'éclosion ou la naissance chez le poulet, le rat, le lapin et le porc (Picard *et al.,* 2002). Chez les bovins, toutes les fibres de type I présentent un métabolisme oxydatif à 210 jours de gestation. Pour les fibres IIA, le métabolisme oxydatif augmente au cours du dernier trimestre de gestation, et toutes ont un métabolisme oxydatif dès la naissance (Picard *et al.,* 2006). Les activités des enzymes impliquées dans le métabolisme glycolytique augmentent également durant cette période, parallèlement à des changements dans l'expression de leurs différentes isoformes, par exemple le remplacement des isoformes de LDH (lactate déshydrogénase) cardiaques par les isoformes squelettiques (Picard *et al.,* 2006).

Pendant le développement, le processus de la croissance musculaire est continu. Au niveau cellulaire, l'accrétion du tissu musculaire peut être définie par l'augmentation du nombre (hyperplasie), du diamètre et de la longueur (hypertrophie) des fibres. Au cours du développement fœtal, la croissance musculaire se fait tout d'abord par hyperplasie. Différentes études menées chez des fœtus de bovins ont montré que le nombre total des fibres est fixé environ à la fin du deuxième trimestre de la gestation (Picard *et al.,* 2002). La taille des fibres augmente à partir de ce stade, comme observé également chez le mouton (Greenwood *et al.,* 1999 ; 2000). Ce processus d'hypertrophie des fibres se produit ensuite au cours des périodes périnatale et postnatale (Brandstetter *et al.,* 1998 ; Jurie *et al.,* 1999). Il implique la fusion des cellules satellites avec les fibres existantes comme décrit dans d'autres espèces de vertébrés (Biressi *et al.,* 2007). Ces cellules sont détectables dès 65 jours de gestation chez le bovin (Russell et Oteruelo, 1981) et dès 85 jours de gestation chez le mouton (Greenwood *et al.,* 1999) et contribuent à la croissance et à la régénération des fibres musculaires.

Mise en place du tissu conjonctif et de la matrice extracellulaire

Il existe peu de données sur l'ontogenèse du tissu conjonctif et de la matrice extracellulaire (voir chapitre précédent) chez les animaux d'intérêt agronomique, à l'exception de la volaille (Velleman, 1999). L'essentiel des données est disponible chez le bovin (Listrat *et al.,* 2000 ; 2008 ; Nishimura *et al.,* 2002 ; 2003). Lors de la myogenèse bovine, la teneur en collagène total des muscles fœtaux augmente de 110 jours à 180-230 jours de gestation, puis diminue jusqu'à la naissance pour ensuite se stabiliser jusqu'à environ 15 jours de vie postnatale. Les différences de taux de collagène total observées entre muscles chez l'adulte sont détectables dès le début de la vie fœtale. À la fin de la vie fœtale et juste après la naissance, les quantités de collagène présent dans les muscles restent très élevées par rapport à ce qu'elles seront chez l'adulte (3 à 5 fois plus selon les muscles) (Listrat *et al.,* 1999). Les différents types de collagènes et les grandes familles de protéoglycanes (PG) présents chez l'adulte sont détectés dès 60 jours de gestation et jusqu'à la naissance (figure 6.2, voir planche couleur 4), quel que soit le type génétique des animaux.

Muscle_Viande.indd 75 07/09/2010 12:52:57

Chacune de ces molécules se met en place selon une chronologie propre principalement entre 60 jours et 180-210 jours de gestation. À ce stade, le muscle squelettique a la structure et la composition qu'il aura chez l'adulte (Listrat *et al.,* 2000). Comme chez l'adulte, le collagène majoritaire dans le muscle fœtal est le collagène de type I. Sa teneur évolue parallèlement à celle du collagène total. Le collagène de type III est présent en quantités 3 à 5 fois moins importantes selon les muscles que le collagène de type I (Listrat *et al.,* 1998).

Dès la vie fœtale, des différences entre types de bovins (normaux *versus* animaux à fort développement musculaire, possédant ou non une mutation de la myostatine ; clones *versus* conventionnels) apparaissent dans les caractéristiques du collagène et des PG (composition en types particuliers, teneur). La sélection sur la base du poids de muscle ainsi que le clonage somatique pourraient donc induire des divergences dans les mécanismes de régulation de la synthèse de certains types de collagènes et/ou de certains types de PG. En race Blonde d'Aquitaine (BA), à fort développement musculaire, l'intensité de l'immunomarquage obtenu avec des anticorps détectant les collagènes I, XIV, la décorine et la ténascine X est plus élevée qu'en race Charolaise (CH). Dans les muscles des fœtus CH, ce sont les collagènes VI et XII qui sont présents en quantité la plus importante (Listrat *et al.,* 2008). Or il a été montré *in vitro* que ces molécules sont toutes capables d'influencer la fibrillogenèse en interagissant les unes avec les autres et en créant des ponts avec les collagènes fibrillaires (Douglas *et al.,* 2006 ; Minamitani *et al.,* 2004 ; Nishimura *et al.,* 2003 ; Nishiyama *et al.,* 1994). Ainsi, des variations dans les proportions de ces différentes molécules pourraient entraîner des modifications de l'organisation des fibrilles de collagène et donc de la flexibilité de la MEC (Nishiyama *et al.,* 1994). Le versicane, un PG à chondroïtine sulfate, présente un marquage plus intense dans les muscles de BA que de CH. De par ses propriétés antiadhésives, il pourrait avoir pour rôle de faciliter l'organisation spatiale des masses prémusculaires (Snow *et al.,* 2005). Ceci est en accord avec les observations qui permettent de supposer que la mise en place de la matrice extracellulaire est en général plus avancée dans les muscles des fœtus BA que dans ceux des CH (Listrat *et al.,* 2008). Dès 60 jours de gestation, chez les bovins issus de clonage somatique, toutes les molécules précédemment citées sont présentes au même titre que chez leurs homologues non clonés (figure 6.3, voir planche couleur 3). Toutefois, les clones fœtaux présentent un retard dans la mise en place de leur matrice extracellulaire par rapport à des fœtus conventionnels (Cassar-Malek *et al.,* 2010).

Événements moléculaires au cours de la myogenèse

Les profils moléculaires ont été caractérisés au cours de la myogenèse bovine. Des analyses de « transcriptome » (Lehnert *et al.,* 2007 ; Sudre *et al.,* 2003) et de « protéome » (Chaze *et al.,* 2008 ; 2009) ont été notamment réalisées à l'Inra pour décrire, respectivement, les changements dans l'abondance des transcrits et des protéines. Sudre *et al.* (2003) ont confirmé l'importance de la fin du second tiers de la gestation comme stade de transition ontogénique, avec la mise en évidence de changements dans l'expression d'un grand nombre de gènes pendant le dernier tiers de la gestation (période de maturation contractile et métabolique comme vu ci-dessus). Chaze *et al.* (2008 ; 2009) ont décrit l'évolution de l'abondance de 250 protéines

Muscle_Viande.indd 76 07/09/2010 12:52:57

musculaires dans le muscle *Semitendinosus* de fœtus Charolais à des stades clés de la myogenèse (60, 110, 180, 210 et 260 jours de gestation). Les protéines les plus abondantes à 60 jours (par exemple, les protéines RhoGDI-α impliquées dans la viabilité cellulaire) sont principalement impliquées dans des fonctions telles que le développement embryonnaire, la régulation de la croissance cellulaire et de l'organisation, la biogenèse, et le développement des tissus. Les protéines les plus abondantes à 110 jours (comme la galectine 1) interviennent principalement dans les fonctions de prolifération, de différenciation, dont la fusion.

Différentes populations de cellules (par exemple, les fibres primaires en différenciation, les myoblastes fœtaux en prolifération) sont présentes à ce stade (Picard *et al.,* 2002). Le stade 180 jours est principalement caractérisé par des protéines impliquées dans les fonctions telles que la différenciation cellulaire, la génération des précurseurs de métabolites et de l'énergie, la signalisation cellule-cellule, le développement de la cellule et le métabolisme des vitamines. Cela est conforme à la transition ontogénique qui se produit à ce stade entre la fin de l'hyperplasie (le nombre total de fibres étant fixé à la fin du second trimestre de la gestation) et le début de la maturation terminale des fibres (Picard *et al.,* 2002). Entre 110 et 180 jours de gestation, l'abondance de la stathmine (jouant un rôle crucial dans la régulation du cycle cellulaire) et de l'annexine A1 (avec une fonction antiproliférative) est diminuée. Celle des septines 2 et 11 (impliquées dans l'organisation du cytosquelette et la division cellulaire) est stable jusqu'à 180 jours, illustrant le maintien de la prolifération jusqu'à ce stade. Au cours de cette période marquée par une augmentation du nombre des fibres (Robelin *et al.,* 1991), l'abondance de protéines impliquées dans la régulation de la prolifération et de la mort cellulaire programmée (apoptose) augmente ; ceci souligne le rôle important de l'équilibre entre la prolifération et l'apoptose dans la détermination du nombre total des fibres. Certaines d'entre elles (RuvBLike2, HnRNPK, CLIC4, PARK7, etc.) ont été décrites comme interagissant avec des proto-oncogènes régulant le cycle cellulaire comme p53 ou c-myc. L'abondance de la protéine anti-apoptotique HSP27 est également accrue, suggérant que la mort cellulaire est aussi fortement diminuée au cours de cette période. De plus, de nouveaux marqueurs spécifiques de la régulation du nombre total des fibres (telles que les protéines WARS et DJ1) ou de la prolifération des différentes générations de myoblastes (CLIC4 pour les myoblastes primaires, HnRNPK pour les myoblastes secondaires) ont été identifiés. Enfin, le troisième trimestre de la vie fœtale a été caractérisé par des changements dans l'expression et l'abondance des isoformes de protéines contractiles et métaboliques. Ainsi, une augmentation des membres de la famille de l'aldéhyde déshydrogénase, de l'énolase, de la dihydrolipoyl déshydrogénase et des chaînes légères de troponine T ou de myosine a été associée à la maturation des fibres (Chaze *et al.,* 2009).

Prédiction des propriétés musculaires

Après la naissance, la composition des muscles évolue jusqu'à l'âge adulte et explique en partie l'évolution des caractéristiques sensorielles des viandes. Les propriétés musculaires habituellement associées à la qualité sensorielle de la viande sont les proportions des différents types métaboliques de fibres, la surface moyenne des

Muscle_Viande.indd 77 07/09/2010 12:52:57

fibres, les activités des enzymes oxydatives et glycolytiques, les teneurs en collagène total et insoluble ainsi que les teneurs en lipides intramusculaires (voir chapitre onze, « Qualités sensorielles de la viande bovine. Impacts des facteurs d'élevage ? »). La synthèse des connaissances acquises par méta-analyse d'une base de données expérimentales (Schreurs *et al.,* 2008) a permis d'identifier et de hiérarchiser les facteurs intrinsèques (âge, muscle, race, sexe) qui modifient ces propriétés. L'intégration de ces connaissances dans un modèle semi-mécaniste permet la prédiction de ces différentes caractéristiques musculaires, en fonction du degré de maturité de l'animal et pour différentes catégories de muscles.

Les propriétés musculaires évoluent de la naissance jusqu'à maturité, stade auquel la composition du muscle atteint un état d'équilibre. La quasi-totalité des propriétés explorées – surface des fibres, types de fibres, activités isocitrate déshydrogénase (ICDH) et lactate déshydrogénase (LDH), teneur en collagène total, teneurs en lipides totaux, phospholipides et triglycérides – par métaanalyse évolue avec l'âge physiologique (ratio poids vif sur poids vif adulte) chez les jeunes bovins (Schreurs *et al.,* 2008). Chez les vaches, en revanche, seuls la surface des fibres, le pourcentage de fibres de type I et les teneurs en collagène total et insoluble évoluent en fonction de l'âge physiologique. La surface des fibres augmente dans le *Longissimus thoracis* (LT) des jeunes bovins, mais atteint rapidement un plateau autour de 3 500 μm^2. Elle est stable dans le *Triceps brachii* (TB) jusqu'à 30 % du poids adulte, mais augmente ensuite rapidement. La surface des fibres dans le *Semitendinosus* (ST) augmente quasi linéairement avec l'âge physiologique. La proportion de fibres IIA diminue pour les trois muscles ST, LT et TB chez le jeune bovin avant d'atteindre une moyenne entre 15 et 25 %. La proportion de fibres IIX augmente jusqu'à atteindre un plateau autour de 50 % à 60 %. La proportion de fibres I est stable dans le ST (autour de 10 %) et dans le TB (autour de 30 %), alors qu'elle augmente pour le LT jusqu'à 40 %. Toujours chez le jeune bovin, l'activité de l'enzyme ICDH diminue de la naissance à la puberté (50 % du poids adulte environ) avant d'augmenter dans les trois muscles, tandis que l'activité de l'enzyme LDH évolue de façon inverse. Chez la vache adulte, il n'y a plus d'évolution, et le TB est le plus oxydatif des trois muscles, tandis que le ST est le plus glycolytique (Jurie *et al.,* 2006 ; Schreurs *et al.,* 2008).

Les modèles développés (Hoch *et al.,* 2002), réajustés et complétés par Schreurs *et al.* (2010) pour les différentes propriétés musculaires (fibres, lipides, collagène, activité des enzymes ICDH et LDH) à partir de ces résultats, reposent sur plusieurs hypothèses qualitatives. L'âge physiologique de l'animal rend compte de son développement au cours de sa vie productive. Il permet de comparer plusieurs races et sexes à même degré de maturité. Malgré les différences observées entre les races et les sexes, les évolutions générales d'une propriété musculaire étaient similaires pour tous les types d'animaux. Ceci indique que la même équation peut être utilisée avec différentes valeurs de paramètres pour décrire les évolutions de différentes races et sexes. Les races laitières et rustiques peuvent être regroupées et faire l'objet d'un paramétrage commun qui sera différent de celui des races à viande. De la même façon, les vaches et les bœufs peuvent être paramétrés ensemble, séparément des mâles. Le modèle actuel prédit la surface moyenne des fibres, le pourcentage des fibres de type I, IIA et IIX (figure 6.4), ainsi que les activités des enzymes ICDH et LDH (figure 6.5).

Muscle_Viande.indd 78 07/09/2010 12:52:57

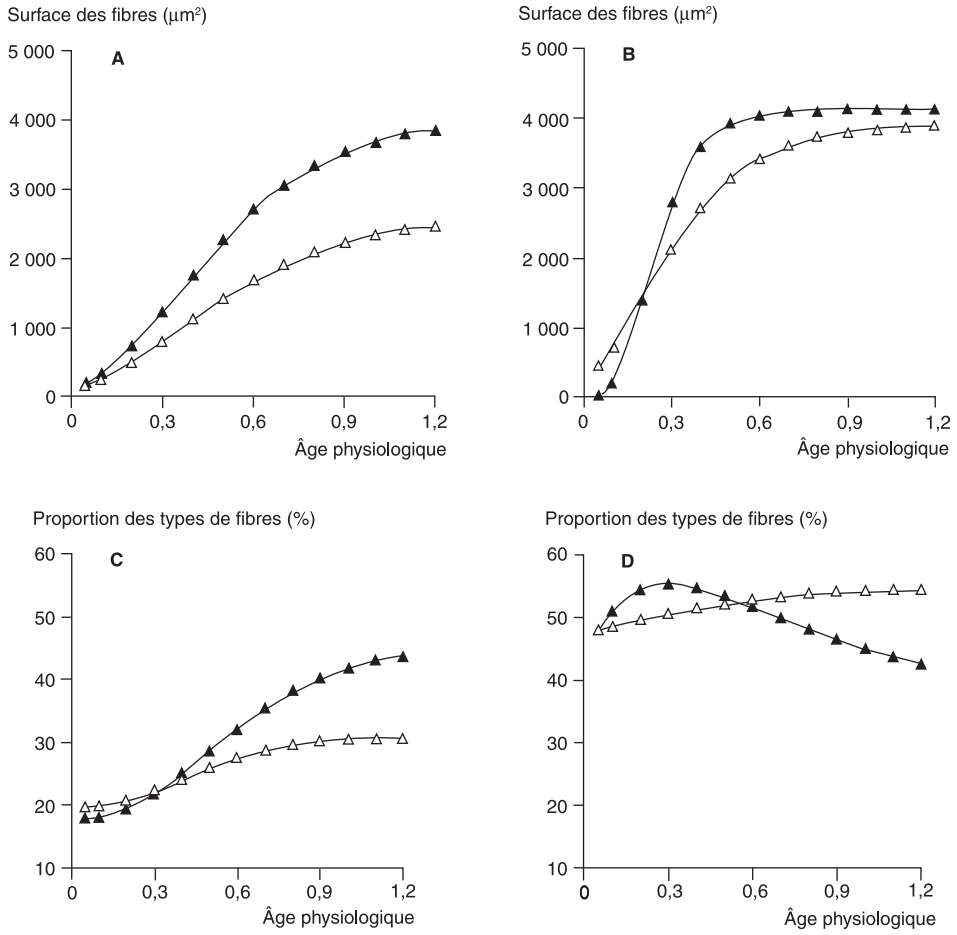

Figure 6.4. Développement prédit de la surface (A) et de la proportion (C) des fibres lentes oxydatives, de la surface (B) et de la proportion (D) des fibres rapides glycolytiques dans le muscle *Longissimus thoracis* chez les jeunes bovins (▲) et les vaches et bœufs (Δ).

La comparaison des valeurs prédites par ces modèles avec les observations issues des expérimentations a montré qu'il existe une variabilité importante des données observées, et que l'erreur faite par le modèle est presque uniquement une erreur de dispersion. Les équations de prédiction des propriétés musculaires qui ont été produites fournissent des estimations justes, qui reproduisent les phénomènes biologiques introduits dans les hypothèses (notamment hypertrophie des fibres, développement conduit par l'âge physiologique, etc.). Les travaux futurs concerneront le développement des équations de prédiction des teneurs en lipides intramusculaires et des teneurs en collagène. Ce modèle sera également complété par des équations d'allométrie et couplé avec le modèle carcasse (voir chapitre deux, « Viande ovine en France. Quels systèmes de production pour quels produits ? ») pour parvenir à un modèle complet du muscle et tenir compte de l'impact de la trajectoire de croissance sur le développement des propriétés musculaires.

Muscle_Viande.indd 79 07/09/2010 12:52:57

Ainsi, chez les ruminants et les bovins en particulier, la vie fœtale est une étape cruciale pour l'acquisition des caractéristiques musculaires (fibres, tissu conjonctif et matrice extracellulaire). Toutefois, ces caractéristiques évoluent constamment au cours de la vie postnatale, et montrent une plasticité en réponse à différents facteurs d'élevage, avec des conséquences pour les qualités sensorielles des viandes comme cela sera abordé dans le chapitre treize, « Qualités sensorielles de la viande bovine. Impacts des facteurs d'élevage ? ».

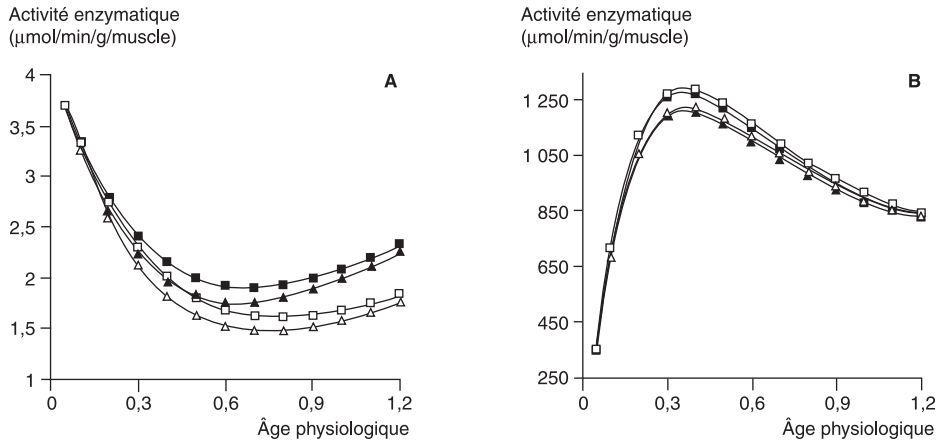

Figure 6.5. Développement prédit de l'activité (A) isocitrate déshydrogénase (ICDH) et (B) lactate déshydrogénase (LDH) dans le muscle *Longissimus thoracis* dans les races à viande (triangles) et dans les races laitières et mixtes (carrés). Les symboles noirs représentent les prédictions pour les jeunes bovins et les formes blanches pour les vaches et les bœufs.

Muscle_Viande.indd 80 07/09/2010 12:52:57

Chapitre 7

Métabolisme lipidique des tissus musculaires et adipeux

Muriel Bonnet, Dominique Gruffat et Jean-François Hocquette

Introduction

Le métabolisme lipidique des tissus musculaires et adipeux détermine en grande partie le contenu en graisse (lipides) des muscles et de la carcasse. L'accumulation de lipides dans le muscle influence les caractéristiques gustatives (goût, jutosité) et nutritionnelles de la viande. En Europe, un minimum de 3-4 % de lipides est nécessaire pour donner un goût et une jutosité à la viande. Les lipides dans le muscle influencent aussi la tendreté et contribueraient à au moins 10-15 % de la variabilité de l'appréciation globale de la viande bovine par les consommateurs (Hocquette *et al.,* 2010). En outre, l'accumulation de lipides dans la carcasse bovine participe à sa classification EUROPA et donc à sa valeur économique.

Le métabolisme lipidique résulte de trois voies métaboliques concomitantes : le prélèvement, la synthèse et la dégradation des triglycérides (TG). Ce métabolisme a lieu essentiellement dans une cellule spécialisée, l'adipocyte. Une variabilité du nombre d'adipocytes et/ou de l'équilibre entre synthèse et dégradation des lipides contribue à la variabilité de l'accumulation des lipides dans la carcasse et dans les muscles bovins. Ce chapitre présente les principes généraux du métabolisme lipidique.

Les types de lipides

La teneur en lipides de la viande bovine est très variable en fonction du morceau (par exemple, en France, la tende de tranche et l'entrecôte issues de vaches de réforme contiennent respectivement 2 g et 10 g de lipides/100 g de viande). Ces lipides sont essentiellement des triglycérides (en moyenne 85 % des lipides totaux) et, pour une moindre part, des phospholipides (PL, 12 % des lipides totaux) et du cholestérol (3 % des lipides totaux) (Bauchart *et al.,* 2008). Ces lipides sont constitués en partie

Muscle_Viande.indd 81 07/09/2010 12:52:57

d'acides gras (AG) classés en trois groupes : les AG saturés (AGS) ne possèdent aucune double liaison, les AG mono-insaturés (AGMI) ont une seule double liaison et les AG polyinsaturés (AGPI) contiennent deux à six doubles liaisons. Deux familles d'AGPI diffèrent par la position de la première double liaison située vers l'extrémité méthyle : la famille des AGPI n-6 (ou ω6) et celle des AGPI n-3 (ou ω3). De façon générale, les muscles de ruminants sont composés de 50 % d'AGS, de 40-45 % d'AGMI et de 5-15 % d'AGPI, notamment en raison de leurs particularités digestives décrites ci-dessous (voir chapitre dix, « Facteurs d'élevage et valeur santé des acides gras des viandes »).

Les origines des lipides

Chez les ruminants, les lipides sont majoritairement synthétisés dans les adipocytes à partir des acides gras volatils (principalement l'acétate) provenant des fermentations ruminales, seule une part mineure étant d'origine alimentaire. En effet, la teneur en lipides de la ration des ruminants correspond seulement à 2-5 % de la matière sèche, soit moins de 15 % de l'énergie de l'aliment sec. Les AG majoritaires sont le 18:3 n-3 dans les fourrages et le 18:2 n-6 dans les aliments concentrés (Bauchart et Aurousseau, 1981). Toutefois, les rations sont de plus en plus souvent supplémentées en lipides afin d'augmenter la valeur énergétique de la ration chez les animaux forts producteurs et de moduler la teneur et la composition en lipides de la viande, et donc sa qualité nutritionnelle (Bauchart *et al.,* 2010).

Dans le rumen, les lipides alimentaires sont quasi totalement hydrolysés, puis biohydrogénés par la flore microbienne, conduisant à la disparition de 70 % à 90 % des AGPI, qui sont transformés en AGS ou en AGMI *trans*. La digestibilité intestinale des AG alimentaires varie de 70 % à 90 % selon la quantité, la longueur de chaîne, leur degré d'insaturation, les intensités d'hydrolyse et d'hydrogénation ruminales (Doreau et Chilliard, 1997).

Dans les entérocytes, les AG sont ensuite réestérifiés en TG, PL et esters de cholestérol, puis sécrétés dans la lymphe principalement sous forme de lipoprotéines de très faible densité (VLDL, pour *very low density lipoproteins*) cas général où les AG absorbés sont relativement saturés et parfois sous forme de chylomicrons dans le cas de l'emploi de lipides protégés riches en AGPI (Bauchart, 1993). Toutefois, les teneurs plasmatiques en VLDL et chylomicrons restent très faibles en raison des particularités digestives du ruminant. Les TG plasmatiques proviennent aussi d'une sécrétion hépatique de VLDL toutefois très limitée chez le ruminant (Hocquette et Bauchart, 1999). La composition chimique et le taux de sécrétion des lipoprotéines sont parmi les principaux facteurs contrôlant l'utilisation des TG plasmatiques et, par conséquent, leur partage entre muscle, foie et tissus adipeux (TA).

L'adipocyte, une cellule spécialisée dans le métabolisme des lipides

La majorité des lipides de réserve chez les animaux est déposée sous forme de TG dans les cellules spécialisées du TA, les adipocytes. Outre leur localisation dans

Muscle_Viande.indd 82 07/09/2010 12:52:57

les TA de la carcasse (internes, sous-cutanés), les adipocytes sont aussi présents dans (entre les fibres musculaires) et autour du muscle. Ces adipocytes intra et intermusculaires respectivement sont les acteurs majeurs du métabolisme lipidique dans le muscle. Ils possèdent une vacuole (gouttelette) lipidique dont la teneur en TG atteint 80 % à 95 % des lipides totaux selon l'adiposité des bovins adultes.

Les TA ne représentent que 4 % à 7 % du poids de l'animal à la naissance (Robelin et Casteilla, 1990) et entre 7 % et 35 % à l'âge adulte en fonction des races bovines (Gotoh *et al.,* 2009). La chronologie de croissance des TA dépend de leur localisation anatomique. Les TA internes et intermusculaires ou externes apparaissent chez le fœtus respectivement à 110 jours et 180 jours après la conception (Bonnet *et al.,* 2010). La croissance du TA intramusculaire, le plus tardif, commence après la naissance (Bas et Sauvant, 2001). La croissance des TA résulte de l'augmentation du nombre (essentiellement durant la croissance fœtale) et de la taille (essentiellement durant la croissance postnatale) des adipocytes. La plasticité de la taille d'un adipocyte est très importante, puisque son diamètre passe d'environ 40 μm à la naissance à 115 μm à l'âge adulte (Robelin et Casteilla, 1990). La taille de l'adipocyte dépend essentiellement de la quantité de TG stockés, et donc du métabolisme lipidique. Les activités du métabolisme lipidique sont plus élevées, d'une part, dans les TA précoces (internes, externes) que dans les TA musculaires plus tardifs, et, d'autre part, dans les muscles oxydatifs que dans les muscles glycolytiques (Bonnet *et al.,* 2007), probablement en raison d'un nombre d'adipocytes plus élevé dans les muscles oxydatifs. Ces différences d'activités métaboliques associées à la chronologie de la croissance des TA sont à considérer pour moduler l'accumulation de lipides dans les TA de la carcasse et des muscles. Ainsi, l'apport d'une ration d'engraissement riche en énergie a un effet presque deux fois plus important sur l'accroissement des TA intramusculaires en période de finition (vers 2 ans) qu'en période de croissance (entre 6 mois et 1 an ; Bas et Sauvant, 2001). En outre, en période de finition, une ration d'engraissement aura un impact plus important, d'une part, sur l'accroissement des TA de carcasse que des TA musculaires et, d'autre part, sur les dépôts de lipides dans les muscles oxydatifs par rapport aux muscles glycolytiques.

Les adipocytes sont spécialisés dans la synthèse et le stockage des TG et dans leur mobilisation en molécules énergétiques qui sont transportées aux autres tissus par le sang. Les fibres musculaires, et notamment les hépatocytes, utiliseront ces molécules pour la production d'énergie (oxydation), le stockage, le remaniement et la sécrétion.

Le métabolisme des lipides

La teneur en TG des adipocytes résulte de l'équilibre entre les voies de stockage et de mobilisation des TG (figure 7.1). Ces activités métaboliques sont concomitantes, mais le stockage prévaut lorsque le bilan énergétique des animaux est positif. À l'inverse, la mobilisation des lipides est plus active lorsque le bilan énergétique est négatif (Bonnet *et al.,* 1998 ; 2004).

Muscle_Viande.indd 83 07/09/2010 12:52:57

Les voies métaboliques de la synthèse et du stockage des lipides

Hydrolyse des triglycérides circulants et prélèvement des acides gras

Les TG circulant dans les VLDL ou les chylomicrons sont hydrolysés par la lipoprotéine lipase (LPL), sécrétée surtout par les adipocytes et les fibres musculaires. Celle-ci libère des AG qui seront estérifiés (essentiellement dans les adipocytes) ou oxydés (essentiellement dans les fibres musculaires). Les activités LPL dans les TA et les muscles sont modulées dans le même sens chez le ruminant selon le bilan énergétique (Bonnet *et al.,* 2000 ; 2004), alors que cette activité varie de façon opposée dans les TA et les muscles chez les rongeurs et l'homme. Cette spécificité de régulation de la LPL pourrait être liée à la faible capacité de lipogenèse *de novo* et de sécrétion des TG sous forme de VLDL par le foie de ruminant (voir chapitres deux, « Viande bovine en France. Quels systèmes de production pour quels produits ? », et cinq, « Structure et fonction des constituants du muscle squelettique » ; Faulconnier *et al.,* 1999). Ainsi, par exemple, les faibles activités LPL dans les TA et les muscles sont concomitantes avec une faible triglycéridémie chez le ruminant en bilan énergétique négatif. À l'inverse, chez le rat en bilan énergétique négatif, la forte activité LPL permet aux muscles d'hydrolyser les TG, dont la teneur plasmatique reste élevée (du fait du recyclage par le foie des AG issus de la mobilisation des lipides corporels et de leur sécrétion sous forme de VLDL).

Les AG libérés sont ensuite captés par les cellules, puis liés à des protéines de liaison spécifiques, les *fatty acid binding proteins* (FABP) et les *acyl-CoA binding proteins* (ACBP), et orientés vers les sites intracellulaires d'oxydation ou d'estérification (Veerkamp, 1995).

Biosynthèse des acides gras

La diversité structurelle des AG résulte d'une synthèse complexe qui fait intervenir deux voies métaboliques : la lipogenèse *de novo,* qui produit l'acide palmitique, et l'élongation-désaturation des AG, qui produit des AG plus longs et plus insaturés.

La lipogenèse *de novo* a lieu principalement dans les adipocytes chez le ruminant non laitier, contrairement à l'homme et aux rongeurs, chez lesquels elle a lieu dans le foie. L'acétyl-coenzyme A est le substrat principal de cette synthèse. La lipogenèse *de novo* utilise des atomes de carbone provenant principalement de l'acétate et, dans une moindre mesure, du lactate chez les ruminants (Chilliard, 1993a). Il existe toutefois une exception : les adipocytes intramusculaires bovins utilisent comme précurseur carboné le glucose, comme l'ensemble des adipocytes de monogastriques (Smith et Crouse, 1984), probablement *via* une expression élevée (comparativement aux adipocytes de la carcasse) des transporteurs insulinodépendants du glucose (GLUT4) (Hocquette *et al.,* 2010). L'acétate est activé en acétyl-coenzyme A, puis carboxylé en malonyl-coenzyme A par l'acétyl-CoA carboxylase (ACC).

Muscle_Viande.indd 84 07/09/2010 12:52:57

Les acétyl-CoA et malonyl-CoA interagissent directement avec la synthétase des AG (FAS), responsable de la synthèse du produit final, l'acide palmitique (16:0). La comparaison de races bovines extrêmes en adiposité (Limousin *versus* Angus ou Noir japonais) a permis d'identifier des enzymes de la lipogenèse *de novo* potentiellement impliquées dans le déterminisme de l'adiposité : les activités FAS et glucose-6-phosphate déshydrogénase (G6PDH) seraient associées à une teneur plus élevée en lipides dans le TA sous-cutané et la G6PDH dans le muscle (Bonnet *et al.,* 2007).

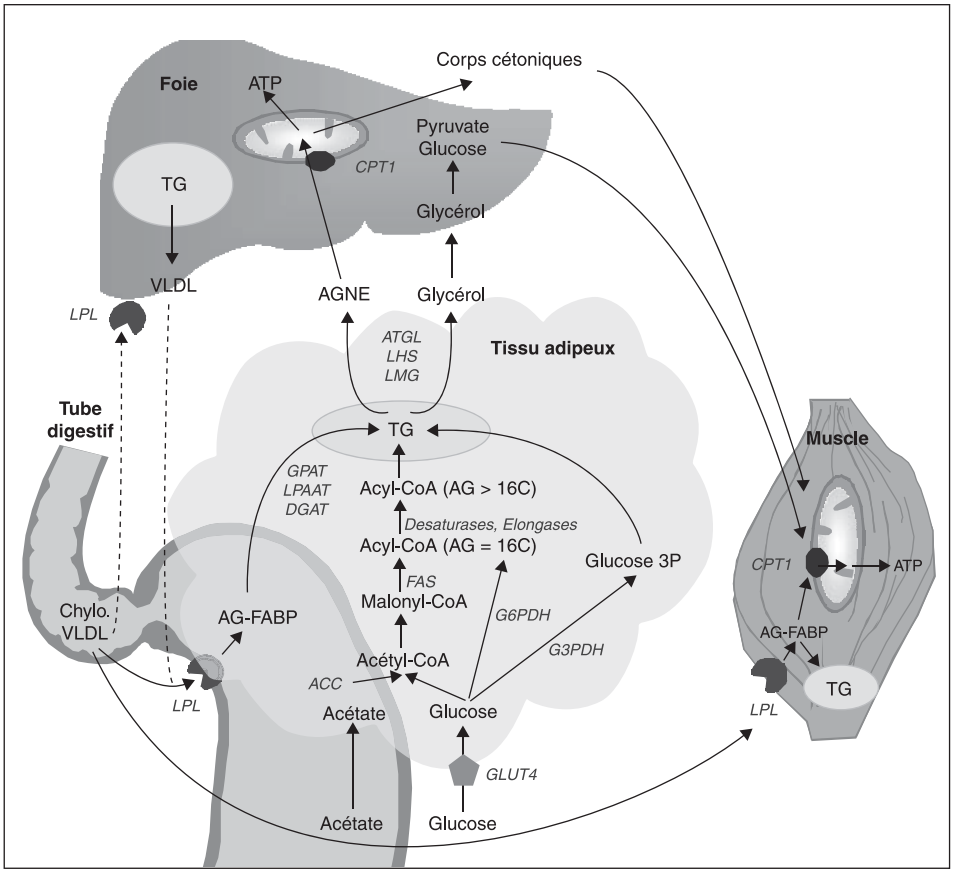

Figure 7.1. Représentation des principales voies impliquées dans le métabolisme des lipides au niveau du foie, des tissus adipeux et du muscle.

ACC : acétyl-CoA carboxylase. ATGL : lipase des triglycérides des TA. Chylo. : chylomicron. CPT1 : carnitine palmitoyltransférase I. DGAT : 1,2-diacylglycérol O-acyltransférase. FABP : *fatty acid binding protein.* LHS : lipase hormono-sensible. LMG : lipase des monoglycérides. LPAAT : L-α-phosphatidate phosphohydrolase. LPL : lipoprotéine lipase. FAS : synthétase des acides gras. G3PDH : glycérol-3-phosphate déshydrogénase. G6PDH : glucose-6-phosphate déshydrogénase. GLUT4 : transporteur du glucose. GPAT : glycérol-3-phosphate O-acyl transférase. TG : triglycérides.

Les AG plus longs et plus insaturés sont formés à partir du palmitate carboxylé en acyl-CoA par des réactions d'élongation (addition de deux carbones) et de désaturation (introduction d'une double liaison) faisant intervenir respectivement des élongases et des désaturases situées sur la face cytosolique du réticulum endoplasmique.

Muscle_Viande.indd 85 07/09/2010 12:52:57

Les élongases 1, 3 et 6 sont impliquées dans l'élongation des AG saturés et mono-insaturés, alors que les élongases 2, 4, et 5 sont impliquées dans l'élongation des AG polyinsaturés. Toutefois, ces enzymes ont été très peu étudiées chez le ruminant. Les désaturases sont classées en Δ5, Δ6 et Δ9 désaturases suivant la position de la double liaison introduite, comptée à partir de l'extrémité carboxyle du substrat. Les Δ5 et Δ6 désaturases sont impliquées dans la synthèse des AG polyinsaturés longue chaîne tels que l'acide arachidonique (20:4 n-6) et l'acide docosahexaénoïque (22:6 n-3, DHA). De plus, la Δ6 désaturase est impliquée dans la synthèse de dérivés supérieurs conjugués du 9*cis*, 11*trans* CLA (acide linoléique conjugué) tels que le 6*cis*, 9*cis*, 11*trans* 18:3 qui posséderait des propriétés anticancéreuses démontrées *in vitro* (De La Torre *et al.,* 2005b). À partir du CLA, le 6*cis*, 9*cis*, 11*trans* 18:3 est synthétisé aussi bien dans le foie (De La Torre *et al.,* 2005a) que dans les TA (Gruffat *et al.,* 2008) de ruminant, et ce de façon non négligeable (> 10 %). La désaturase la plus étudiée chez le ruminant est la Δ9 désaturase, ou stéaroyl-CoA désaturase, ou SCD (Bernard *et al.,* 2001), qui catalyse la transformation du 16:0 en acide palmitoléique (16:1 n-7), de l'acide stéarique (18:0) en acide oléique (18:1 n-9) et de l'acide vaccénique (18:1 n-9 *trans*, AV) en 9*cis*, 11*trans* CLA. Les TA sous-cutané et intermusculaire sont des sites importants de la synthèse endogène de 9*cis*, 11*tran*s CLA à partir de l'AV aussi bien chez la vache de réforme que chez le bouvillon en finition (Gruffat *et al.,* 2008), alors que leur foie ne participe pas à cette synthèse (Gruffat *et al.,* 2005).

Biosynthèse des triglycérides ou estérification

La biosynthèse des TG résulte de la voie de l'acide phosphatidique très active dans les adipocytes et les hépatocytes et plus faible dans les fibres musculaires. De fait, les TG musculaires se répartissent surtout dans les adipocytes inter et intramusculaires. Les précurseurs de cette biosynthèse sont le glycérol-3-phosphate et les acyl-CoA. Dans les adipocytes, le glycérol-3-phosphate provient essentiellement du glucose oxydé puis transformé en glycérol-3-phosphate lors de la glycolyse par la glycérol-3-phosphate déshydrogénase (G3PDH). Les acyl-CoA proviennent quant à eux soit des deux voies décrites précédemment, soit de la lipolyse, soit enfin du prélèvement des AG non estérifiés plasmatiques (AGNE). La biosynthèse des TG fait intervenir trois enzymes qui sont la glycérol-3-phosphate O-acyl transférase (GPAT), la L-Ð-phosphatidate phosphohydrolase (LPAAT) et la 1,2-diacylglycérol O-acyltransférase (DGAT). Outre la synthèse de TG, les acyl-CoA sont aussi estérifiés pour former des phospholipides, constituants majeurs des membranes cellulaires.

▸▸ Les voies métaboliques de la dégradation des lipides

Lipolyse et utilisation des produits de la lipolyse par le foie et le muscle

La lipase des triglycérides des TA (ATGL), la lipase hormono-sensible (LHS) et la lipase des monoglycérides (LMG) sont responsables de l'hydrolyse (des liaisons esters entre le glycérol-3-phosphate et les AG) des TG stockés dans les adipocytes.

Muscle_Viande.indd 86 07/09/2010 12:52:57

L'ATGL, découverte récemment et ayant été peu étudiée, la LHS est considérée pour l'instant comme l'enzyme limitante dans le contrôle de la lipolyse, y compris chez le ruminant (Bonnet *et al.,* 1998 ; 2010).

Les AG mobilisés sont soit réestérifiés dans les cellules, soit sécrétés (liés à l'albumine, AGNE) dans le sang. Ces AGNE sont partiellement ou totalement oxydés par le foie ou le muscle pour la fourniture d'énergie. En outre, les AGNE prélevés par le foie sont estérifiés en TG puis stockés ou sécrétés sous forme de VLDL. Cette sécrétion de VLDL est cependant très limitée chez le ruminant comparativement aux autres espèces (Hocquette et Bauchart, 1999). Le glycérol produit par la lipolyse et sécrété dans le sang est le principal substrat de la néoglucogenèse hépatique, le propionate étant le principal substrat de la néoglucogenèse chez le bovin alimenté lorsque la lipolyse n'est pas induite. Ainsi, le glycérol est métabolisé dans le foie en pyruvate ou glucose (glycérol et intermédiaire de la glycolyse étant facilement interconvertibles), qui sont sécrétés dans le sang puis utilisés par les tissus périphériques tels que le muscle.

Oxydation et cétogenèse

L'oxydation des AG, productrice d'énergie, a lieu dans le foie et dans les muscles. Elle utilise les AG issus de l'alimentation ou de la lipolyse. Les AG sont totalement ou partiellement oxydés principalement dans les mitochondries, mais aussi, pour les plus longs (> 18 atomes de carbone), en partie dans les peroxysomes. La Ð-oxydation peroxysomale raccourcit la chaîne carbonée des AG longs avant leur transfert dans la mitochondrie.

Dans le foie comme dans le muscle, l'entrée des AG dans la mitochondrie est sous le contrôle d'une enzyme spécifique, la carnitine palmitoyltransférase I (CPT I), considérée comme l'enzyme limitante de la Ð-oxydation (Hocquette et Bauchart, 1999). Dans la mitochondrie, les AG sont oxydés partiellement en acétyl-CoA ou totalement si l'acétyl-coA entre dans le cycle de Krebs. Cette oxydation produit des protons expulsés de la matrice vers l'espace intermembranaire des mitochondries, où ces protons sont convertis en énergie par l'ATP synthase. Dans le foie mais pas dans le muscle, en période de forte mobilisation, l'acétyl-CoA produit par la β-oxydation partielle des AG sert aussi à la biosynthèse des corps cétoniques, qui sont des substrats énergétiques sécrétés dans le sang et utilisés par les muscles.

▸▸ Les facteurs de variation du métabolisme des lipides

La quantité et la qualité des lipides stockés dans le muscle et les TA résultent à la fois du nombre d'adipocytes présents dans les tissus et de l'équilibre entre synthèse et dégradation des TG (Gondret et Hocquette, 2006). Ces caractéristiques cellulaires et métaboliques sont largement régulées par les pratiques d'élevage (nutrition notamment), mais également par des spécificités intrinsèques à l'animal (génotype, statut hormonal) se répercutant sur la qualité de la viande et des carcasses.

Muscle_Viande.indd 87 07/09/2010 12:52:57

La nutrition et le stade physiologique

Le métabolisme lipidique varie avec le bilan énergétique des animaux qui lui-même dépend de la nutrition et des besoins en énergie liés à l'entretien et à la production.

Une augmentation de la quantité (Chilliard *et al.,* 2000) ou de la densité énergétique (Faulconnier *et al.,* 2007 ; Schoonmaker *et al.,* 2004) de la ration favorise le dépôt de TG à la fois dans la carcasse et dans le muscle, *via* une augmentation des activités lipogéniques concomitante avec une augmentation de la disponibilité en nutriments précurseurs de la lipogenèse. À l'inverse, lorsque le niveau d'alimentation ou d'énergie est faible, les activités lipogéniques sont réduites et les nutriments ne sont que faiblement stockés dans les adipocytes. En revanche, les activités lipases sont élevées, permettant la libération dans le plasma d'AG disponibles comme substrats pour les autres tissus tels que le muscle. Ainsi, les AGNE (essentiellement issus de la mobilisation des réserves corporelles) représentent moins de 1 % de la masse totale des lipides plasmatiques chez le bovin alimenté, alors qu'ils représentent environ 3 % chez le bovin sous-nutri (alimenté à 20 % des besoins pendant 7 jours ; Bonnet *et al.,* 2004) et 20 % chez une vache en début de lactation (Gagliostro *et al.,* 1991).

La nature des nutriments apportés modifie également l'intensité de la lipogenèse. Ainsi, l'apport de lipides dans les rations augmente la disponibilité en AG qui peuvent inhiber la lipogenèse *de novo* dans les adipocytes (Chilliard, 1993a). La composition en AG des adipocytes se rapproche alors de la composition des AG absorbés. En outre, il peut en résulter une épargne en glucose et surtout en acétate éventuellement disponibles pour d'autres tissus, notamment la fibre musculaire. Une stimulation de la lipogenèse *de novo,* par l'infusion abomasale de glucose chez des bouvillons (Baldwin *et al.,* 2007), suggère que les rations qui favorisent la disponibilité en glucose augmentent le dépôt de lipides. La disponibilité en substrats de la lipogenèse *de novo,* le glucose notamment, est augmentée par des rations riches en glucides (abondants dans les fourrages et les concentrés). Aussi, des rations riches en concentrés, apportant à la fois énergie et glucides, augmentent les activités des enzymes de la lipogenèse *de novo* (Schoonmaker *et al.,* 2004 ; Vernon, 1980).

L'effet de la nutrition sur le métabolisme lipidique et sur l'adiposité des carcasses et de la viande dépend aussi de l'état physiologique de l'animal. En effet, les nutriments sont d'autant plus orientés vers la lipogenèse et le stockage dans les adipocytes que la croissance musculaire diminue, c'est-à-dire au-delà d'un poids vif vide moyen d'environ 300 kg (Bonnet *et al.,* 2010). Ainsi, la période de finition des bovins, qui favorise l'engraissement afin d'obtenir des carcasses suffisamment grasses et une viande riche en lipides intramusculaires, sera d'autant plus efficace qu'elle sera réalisée lorsque le potentiel de croissance musculaire est faible. De plus, la castration des bovins en croissance augmente les activités lipogéniques *via* notamment une réduction des dépenses énergétiques et de l'accrétion protéique. Chez la vache laitière, les nutriments soutiennent la production laitière jusqu'au pic de lactation, alors qu'après ils sont aussi orientés vers la lipogenèse adipeuse afin de reconstituer les réserves lipidiques mobilisées autour de la mise bas (Chilliard, 1993b).

Muscle_Viande.indd 88 07/09/2010 12:52:57

Le génotype bovin

Les races bovines diffèrent par leur aptitude à déposer des lipides dans les TA et le muscle. Les races précoces dont la croissance musculaire s'atténue rapidement avec l'âge (Angus, Noir japonais, Holstein) déposent plus de lipides que les races tardives, au potentiel de croissance musculaire plus élevé (Blanc-Bleu-Belge, Blond d'Aquitaine, Limousin). Comparativement aux races tardives, les races précoces ont en général un nombre d'adipocytes plus élevé, des adipocytes plus gros et des activités lipogéniques plus fortes (Bonnet *et al.,* 2010).

Le statut hormonal

Outre la disponibilité en substrat (en partie liée à la nutrition), le statut hormonal est déterminant pour orienter le métabolisme énergétique vers le stockage ou la dégradation des lipides. Les hormones agissent en régulant l'activité des enzymes citées ci-dessus. La principale hormone lipogénique et antilipolytique est l'insuline. Les hormones lipolytiques sont les catécholamines (adrénaline et noradrénaline). Le glucagon a des effets antagonistes à l'insuline, mais n'aurait pas de rôle lipolytique chez le ruminant. L'hormone de croissance réduirait la capacité de l'insuline à augmenter les activités lipogéniques (Chilliard *et al.,* 2000 ; Vernon, 1980).

Ce statut hormonal est modulé par l'état nutritionnel et aussi par le génotype des bovins. Il participe donc aux effets des facteurs évoqués ci-dessus sur le métabolisme lipidique. Les teneurs plasmatiques en insuline sont augmentées par un niveau alimentaire élevé, alors que celles des catécholamines, du glucagon et de la GH sont augmentées par un niveau alimentaire faible (Chilliard *et al.,* 2000). Le rapport hormone de croissance/insuline est plus élevé chez les bovins ayant une forte capacité lipogénique : femelle et mâle castré *versus* mâle entier, Noir japonais *versus* Holstein (Bonnet *et al.,* 2010), l'insulinémie étant plus faible chez les bovins hypermusclés culards *versus* les bovins normaux (Hocquette *et al.,* 2006b).

Outre ces hormones, le muscle et les TA synthétisent et sécrètent des myokines et des adipokines. Bien que leurs effets restent peu connus, elles réguleraient notamment le métabolisme lipidique des TA et des muscles (Bonnet *et al.,* 2010), comme le suggèrent les effets de la leptine, adipokine à ce jour la plus étudiée chez le bovin (Chilliard *et al.,* 1999 ; 2005). L'un des rôles essentiels de la leptine est d'assurer l'homéostasie des réserves lipidiques, en régulant la prise alimentaire et la dépense énergétique, notamment l'oxydation des AG. Chez les bovins ayant une forte capacité lipogénique, la forte adiposité est concomitante avec une augmentation de la teneur plasmatique en leptine, accompagnée, au niveau du muscle, d'une augmentation de l'oxydation et d'une diminution de la lipogenèse (Bonnet *et al.,* 2010). Les myokines et adipokines pourraient aussi être des « messagers » entre les adipocytes et les fibres musculaires. En effet, une compétition entre adipocytes et fibres musculaires pour la différenciation cellulaire et l'utilisation des nutriments énergétiques expliquerait la mise en place tardive et la moindre capacité lipogénique des TA chez des races bovines de maturité physiologique tardive (Limousine, Charolaise, Blanc-Bleu-Belge) comparativement à des races plus précoces (Angus, Hereford, Holstein, Jersiaise). La coculture *in vitro* des types cellulaires participant à l'élaboration des

Muscle_Viande.indd 89 07/09/2010 12:52:57

TA et des muscles (adipocytes, myoblastes) suggère que des signaux paracrines (*via* des adipokines ou myokines) et des interactions cellulaires participent aux dialogues entre ces cellules et ainsi joueraient un rôle dans le rapport masse grasse/masse maigre de la viande et des carcasses (Bonnet *et al.,* 2008).

Conclusion

Les différences de teneur en lipides de la carcasse ou du muscle résultent d'une variabilité dans le nombre et l'activité des adipocytes. Ces paramètres expliquent la variabilité de l'engraissement des bovins en fonction principalement du type génétique (race), du stade physiologique, du niveau et de la nature de l'alimentation. Les mécanismes sous-jacents au déterminisme du nombre d'adipocytes restent cependant mal connus. En outre, la modulation de l'orientation des nutriments vers un stockage dans les adipocytes intramusculaires plutôt que dans les adipocytes de la carcasse nécessite au préalable d'approfondir les connaissances sur, d'une part, les spécificités métaboliques des adipocytes selon leur localisation anatomique et, d'autre part, les régulations du partage des nutriments entre les TA et les muscles par les hormones, adipokines et myokines. Ainsi, la maîtrise de la qualité de la viande et des carcasses souhaitée par le transformateur et le consommateur devra intégrer à la fois l'effet des facteurs d'élevage sur les mécanismes contrôlant le nombre et l'activité des adipocytes selon leur localisation anatomique, et les conséquences sur la quantité et la qualité des lipides stockés.

Muscle_Viande.indd 90 07/09/2010 12:52:57

Chapitre 8

Métabolisme énergético-protéique des tissus musculaires

Isabelle Ortigues-Marty, Véronique Santé-Lhoutellier, Didier Rémond, Jean-François Hocquette et Isabelle Savary-Auzeloux

Les muscles squelettiques représentent 30-45 % de la masse protéique de l'organisme chez les ruminants (Attaix *et al.,* 1988). Ils sont majoritairement composés d'eau et de protéines (respectivement environ 75 % et 20 %), les teneurs en lipides et glucides étant faibles (respectivement 1 % à 5 % et 1 à 2 %). Chez l'animal vivant, la musculature assure le maintien de la posture, permet la locomotion et constitue une réserve d'acides aminés (AA) pour l'organisme, par exemple en cas de sous-alimentation ou de situations physiopathologiques (lactation, gestation, sepsis, etc.) (Lobley et Lapierre, 2003 ; Ortigues-Marty *et al.,* 2003). Les nutriments énergétiques fournis au muscle sont soit oxydés pour la production d'énergie libre (ATP), indispensable à l'homéostasie, la contraction musculaire, la lutte contre le froid et la croissance de ces tissus (dépôt de protéines), soit stockés sous forme de glycogène ou de triglycérides. Ces différentes fonctions entrent en compétition pour l'utilisation de l'énergie (ATP), en particulier pour la croissance (revue de Hocquette *et al.,* 2000). Ainsi, l'utilisation des AA ou des nutriments énergétiques dans diverses situations nutritionnelles ou physiopathologiques a des répercussions fonctionnelles sur le maintien de l'activité et la croissance musculaire.

Caractéristiques anatomiques et métaboliques des muscles squelettiques

Le tissu musculaire est constitué de faisceaux de fibres, mais aussi d'adipocytes et de cellules nerveuses, endothéliales ou sanguines (figure 8.1). Les muscles sont alimentés par du sang artériel et chaque muscle est généralement irrigué par plusieurs artères. L'oxydation aérobie des nutriments prend place dans les mitochondries. Il existe des mitochondries intermyofibrillaires et subsarcolemmales qui se situent

Muscle_Viande.indd 91 07/09/2010 12:52:58

respectivement entre les faisceaux de myofibrilles et à la périphérie des cellules musculaires et qui se distinguent par des propriétés et des activités métaboliques différentes (revue de Hocquette *et al.,* 2000).

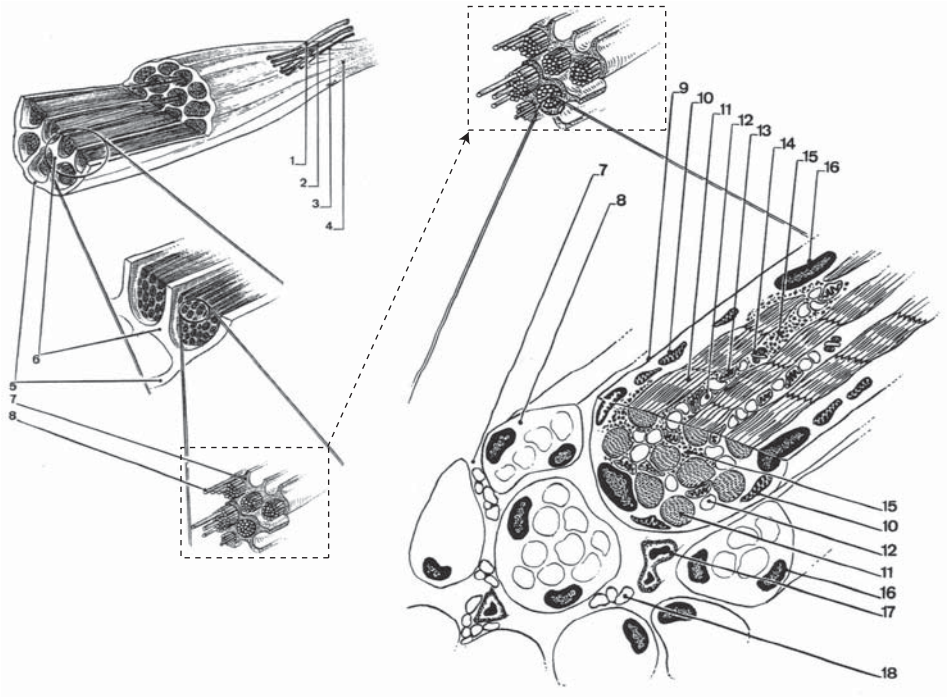

Figure 8.1. Structure du muscle squelettique.

1. Veine. 2. Artère. 3. Canal lymphatique. 4. Tendon. 5. Épimysium. 6. Périmysium. 7. Endomysium. 8. Fibre musculaire. 9. Membrane basale. 10. Mitochondrie subsarcolemmale. 11. Myofibrille. 12. Gouttelette lipidique. 13. Mitochondrie intermyofibrillaire. 14. Triade composée d'un tubule transverse (système T) et de deux tubules longitudinaux (réticulum sarcoplasmique). 15. Granule de glycogène. 16. Noyau. 17. Capillaire sanguin. 18. Adipocyte intramusculaire.

Le métabolisme oxydatif correspond à l'oxydation aérobie totale du glucose et des lipides, au stockage des triglycérides dans des gouttelettes lipidiques (figure 8.2). En revanche, le métabolisme glycolytique correspond à la dégradation anaérobie du glucose ou du glycogène avec fourniture d'ATP et formation de lactate et au stockage de glucose sous forme de glycogène dans des granules (figure 8.2). Par rapport aux fibres glycolytiques (ou fibres blanches), les fibres oxydatives (ou fibres rouges) sont plus riches en myoglobine et en mitochondries. Elles ont un réseau capillaire dense qui assure, avec la myoglobine, le transport et les échanges d'oxygène dans le tissu musculaire. Leur contenu en lipides intramusculaires est élevé, alors que leur contenu en glycogène est plus faible que celui des fibres glycolytiques. Les fibres oxydatives sont le siège d'un renouvellement des protéines plus rapide que les fibres glycolytiques (revue de Hocquette *et al.,* 2000).

La vitesse de contraction des fibres musculaires est partiellement associée à l'origine sanguine ou tissulaire des substrats énergétiques. En effet, l'utilisation de substrats

Muscle_Viande.indd 92 07/09/2010 12:52:58

artériels est relativement lente, car elle implique le prélèvement de ces substrats par la cellule, la diffusion d'oxygène vers l'intérieur de la cellule et la diffusion de gaz carbonique à l'extérieur de la cellule. À l'inverse, l'utilisation de substrats endogènes tels que le glycogène, rapidement mobilisable, permet une production d'ATP extrêmement rapide et massive, mais de durée limitée car elle dépend des stocks de substrats.

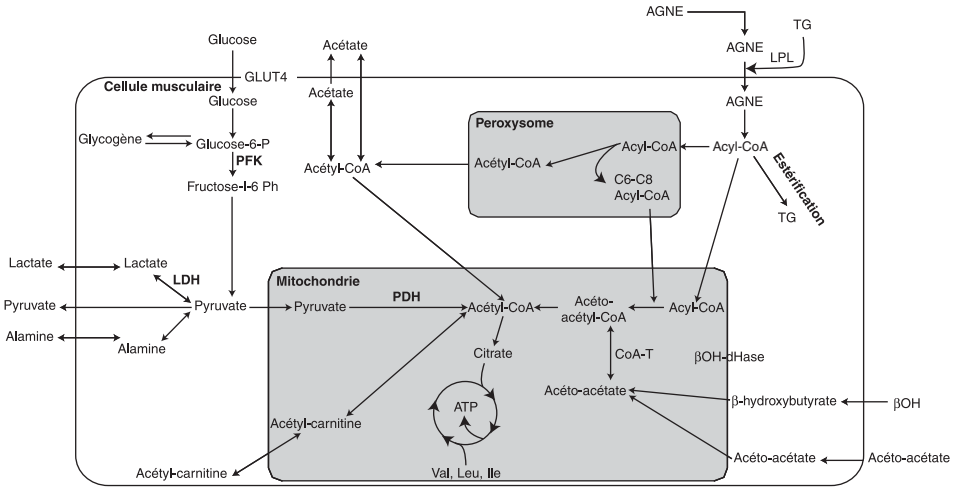

Figure 8.2. Principales voies métaboliques empruntées par les nutriments énergétiques dans la cellule musculaire.

βOH : β-hydroxybutyrate. βOH-dHase : β-hydroxybutyrate déshydrogénase. CoA-T : CoA-transférase. CPT1 : carnitine palmitoyltransférase 1. GLUT4 : transporteur du glucose de type 4. LDH : lactate déshydrogénase. LPL : lipoprotéine lipase. PDH : pyruvate déshydrogénase. PFK : phosphofructokinase.

Fourniture de nutriments aux tissus musculaires

In vivo, la fourniture de nutriments au muscle squelettique se fait par voie sanguine. L'apport de nutriments est déterminé par le débit sanguin qui l'irrigue et les teneurs en métabolites du sang artériel. Le débit sanguin musculaire peut varier pour répondre à des variations de besoins en substrats énergétiques. Par exemple lors d'une activité physique, il peut être multiplié par dix (Elia, 1995). Une corrélation positive a été mise en évidence entre l'irrigation capillaire et la capacité oxydative des muscles (figure 8.3), sauf chez les oiseaux, les fœtus ou nouveaux-nés ovins, où les muscles présentent un débit capillaire important associé à un métabolisme glycolytique.

Les débits sanguins musculaires sont fortement modifiés par la contraction musculaire, et donc par des changements de posture ou d'activité physique. La régulation du débit sanguin s'opère par l'intermédiaire de sphincters précapillaires qui, sous contrôle métabolique et nerveux, déterminent le nombre de capillaires perfusés. Pour un même débit total et selon le diamètre des capillaires irrigués, la surface d'échange entre le sang et les cellules varie, modifiant ainsi le prélèvement de nutriments par les tissus (débit « nutritif » ou « non nutritif » ; Newman *et al.,* 1996).

Muscle_Viande.indd 93 07/09/2010 12:52:58

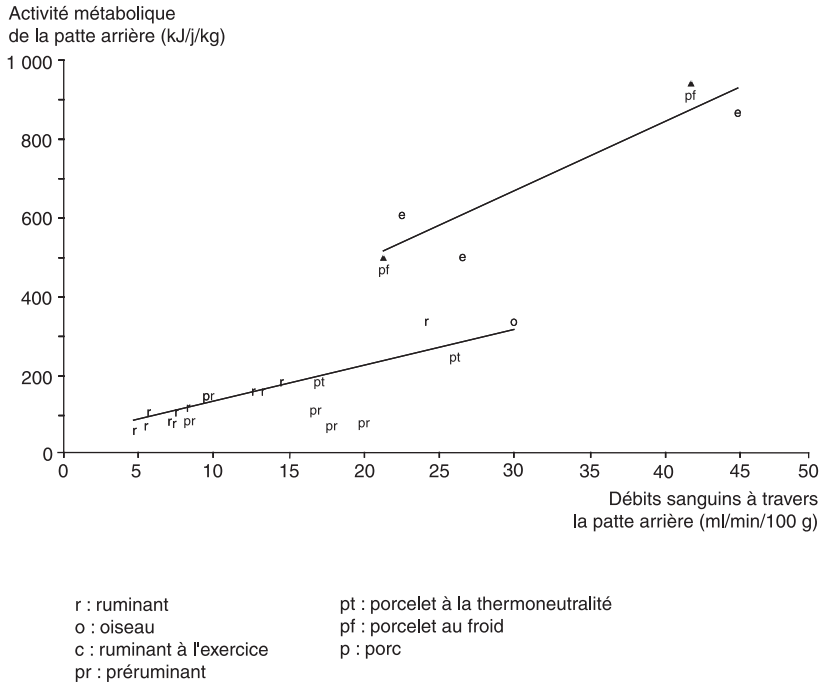

Figure 8.3. Variations entre l'activité métabolique des tissus musculaires au repos ou lors de dépenses énergétiques accrues par l'exposition au froid ou par l'exercice.

Les teneurs en métabolites du sang artériel varient fortement entre espèces et en fonction de facteurs physiologiques, nutritionnels et hormonaux. De manière générale, le glucose contribue de façon prépondérante à l'apport énergétique artériel. Chez les ruminants, ce dernier se décompose en 47 % à 52 % provenant du glucose, 30 % des composés aminés, 6 % à 7 % des acides gras volatils, puis 2 % à 8 % des acides gras longs, 4 % à 5 % des corps cétoniques et 4 % du lactate (Ortigues et Visseiche, 1995).

Chez les ruminants, l'apport artériel est caractérisé par une contribution des acides gras volatils à l'apport énergétique sanguin total plus importante que chez les monogastriques.

Métabolisme des acides aminés *in vivo*

Avant leur utilisation dans les cellules musculaires, les acides aminés (AA) libres circulant dans le sang entrent dans les cellules grâce à des transporteurs communs à plusieurs AA (transporteurs spécifiques pour des AA neutres, cationiques, anioniques, aromatiques, ou certains AA spécifiques, alanine, serine et cystéine par exemple) (Ganapathy *et al.,* 2004). L'activité de transport des AA au travers de la membrane musculaire pourrait être un frein à leur utilisation dans le muscle. Il a d'ailleurs été montré que l'activité et l'expression de certains transporteurs (comme le système A : SNAT2) peuvent être modulées par l'afflux d'AA vers la cellule

Muscle_Viande.indd 94 07/09/2010 12:52:58

(et donc par l'état nutritionnel) (Fafournoux *et al.*, 1990 ; Jones *et al.*, 2006). Des données *in vivo* suggèrent cependant que l'influx d'AA vers la cellule ne serait pas limitant, car il excède largement l'utilisation des AA pour les processus anaboliques dans la cellule (Lobley et Lapierre, 2003).

Suite à leur entrée dans la cellule, le devenir des AA (unités constitutives des protéines) est multiple. Ils entrent dans la synthèse des protéines musculaires, mais leur squelette carboné peut également participer au métabolisme énergétique *via* leur catabolisme irréversible ou *via* l'incorporation de leurs carbones dans des substrats énergétiques comme le glucose et les corps cétoniques.

Synthèse et dégradation des protéines musculaires

Le gain ou la perte de protéines musculaires est le résultat de la balance entre deux processus opposés : synthèse et dégradation protéique. L'activité de synthèse protéique nécessite un apport continu en AA ; la carence en un seul AA peut en effet limiter l'ensemble de la synthèse protéique par une inhibition de la phase d'initiation de cette synthèse (Kimball, 2001).

Bien que les protéines musculaires représentent environ 30-45 % de la masse protéique corporelle, du fait de sa relative faible activité (2-3 % par jour chez le ruminant adulte), la synthèse protéique musculaire ne représente que 15-22 % de la synthèse protéique corporelle (Attaix *et al.,* 2005). Cette activité de synthèse protéique dépend de nombreux facteurs liés à l'animal lui-même, mais aussi à son environnement. L'âge, par exemple, influence fortement l'activité de synthèse protéique : chez le mouton à la naissance, la vitesse fractionnaire de synthèse protéique est proche de 20 % par jour, mais tombe à 2-3 % chez l'adulte (Attaix *et al.,* 1988).

Nutrition et métabolisme protéique

L'état nutritionnel (et en particulier le niveau d'alimentation) est un des facteurs de régulation les plus puissants intervenant dans la modulation de la synthèse protéique : une augmentation du niveau d'alimentation est en effet positivement corrélée à une augmentation du gain protéique musculaire chez les monogastriques et les ruminants (Attaix *et al.,* 2005 ; Hoskin *et al.,* 2003). Cette augmentation de rétention protéique musculaire est liée à une stimulation de la synthèse protéique (Hoskin *et al.,* 2003 ; Lobley *et al.,* 2000) associée ou non à une stimulation (plus limitée) de la protéolyse (Lobley *et al.,* 2000 ; Thomson *et al.,* 1997).

Les mécanismes à l'œuvre dans l'impact de l'apport alimentaire sur le métabolisme protéique musculaire, bien qu'expliqués en grande partie par l'augmentation de l'afflux d'AA aux muscles et de l'insulinémie, restent encore à approfondir. Concernant l'insuline, un effet direct de cette hormone polypeptidique sur la synthèse protéique a rarement été montré *in vivo,* sauf chez les monogastriques en début de croissance comme le porcelet (Davis et Fiorotto, 2009 ; Tesseraud *et al.,* 2007). Le manque d'effet de l'insuline sur la synthèse protéique mesurée *in vivo* chez l'adulte (ruminant ou non) a été attribué, pendant un temps, à l'hypoaminoacidémie et à l'hypoglycémie induite par l'injection d'insuline. Cependant, l'utilisation des clamps eu-amino acidémiques, ou hyper-amino acidémiques, lors de la perfusion de l'insuline chez

Muscle_Viande.indd 95 07/09/2010 12:52:58

les ruminants à jeun ou nourris (Tauveron *et al.,* 1994 ; Tesseraud *et al.,* 1993) a permis de conclure à une absence d'effet de l'insuline sur la protéosynthèse musculaire. L'insuline, à concentration basale dans l'organisme, stimulerait donc déjà au maximum la synthèse protéique et expliquerait pourquoi une perfusion d'insuline n'a pas d'effet supplémentaire sur la synthèse des protéines musculaires (Tesseraud *et al.,* 2007). À l'inverse, l'impact de l'insuline sur la protéolyse est bien démontré, avec une inhibition de la protéolyse constatée *in vivo* chez le monogastrique (Larbaud *et al.,* 2001) et le ruminant (Larbaud *et al.,* 1996) soumis à un clamp euglycémique hyperinsulinique. Les voies lysosomales et ATP-ubiquitine-protéasome dépendantes seraient principalement impliquées (Attaix *et al.,* 2005 ; Larbaud *et al.,* 1996).

Concernant les AA, des études chez le monogastrique et le ruminant montrent, comme dans le cas de l'insuline, une stimulation de la rétention protéique musculaire (Lobley et Lapierre, 2003 ; Rennie, 2007). L'effet bénéfique des AA sur la croissance musculaire passe essentiellement par une stimulation de la synthèse protéique (Wolfe, 2002) et, dans une moindre mesure, par une inhibition (non montrée dans l'ensemble des études) de la protéolyse (Rennie *et al.,* 2002 ; Wolfe, 2002). Le rôle des AA dans la stimulation de l'anabolisme musculaire est compliqué par le fait que les AA (et en particulier les AA à chaîne ramifiée, la leucine en particulier) non seulement sont des substrats indispensables à la synthèse des protéines, mais agissent aussi comme signal (Kimball et Jefferson, 2006 ; Prod'homme *et al.,* 2004 ; Rennie *et al.,* 2006). Certaines études ont approfondi l'interaction entre l'insuline et les AA dans la stimulation de l'anabolisme musculaire. Ainsi, l'insuline, présente à concentration basale dans le sang, pourrait maximiser l'effet des AA dont la concentration est augmentée après le repas (Tesseraud *et al.,* 2007 ; Prod'homme *et al.,* 2004).

Les autres composants de la ration en relation avec le métabolisme protéique musculaire ont été moins étudiés. Cependant, le glucose pourrait intervenir dans la stimulation de la synthèse protéique indépendamment de l'insuline et des AA chez le porcelet (Jeyapalan *et al.,* 2007). L'existence d'un mécanisme similaire chez les ruminants, qui absorbent des quantités faibles de glucose relativement au monogastrique, reste à démontrer. De même, l'accumulation de certains métabolites des lipides comme les céramides, l'acyl-CoA, le diacylglycérol ou certains acides gras (acides gras polyinsaturés de la famille des n-3), semble agir sur les voies de signalisation de l'insuline et donc avoir un impact sur la sensibilité des muscles à l'insuline chez le monogastrique et le ruminant (Delarue et Magnan, 2007 ; Gingras *et al.,* 2007).

Enfin, des phases de restriction/réalimentation ont été plus spécifiquement étudiées chez les ruminants (phénomène de croissance compensatrice). L'anabolisme, la synthèse et la dégradation protéiques davantage plus stimulés chez les animaux réalimentés suite à une restriction alimentaire relativement à des animaux nourris en permanence *ad libitum* (Hoch *et al.,* 2003 ; Van Eenaeme *et al.,* 1998).

Hormones « anabolisantes »

En dehors de l'action de l'insuline décrite ci-dessus, d'autres hormones sont connues pour favoriser la croissance. L'hormone de croissance (GH, ou somatotropine) induit une augmentation substantielle (+ 40 %) de l'accrétion protéique des tissus maigres dont le muscle chez le bovin (Boisclair *et al.,* 1994) en favorisant la répartition des

Muscle_Viande.indd 96 07/09/2010 12:52:58

nutriments vers le muscle. L'action de la GH est d'autant plus efficace que l'apport alimentaire est important (Rausch *et al.,* 2002). La perfusion de GH augmente la synthèse protéique musculaire, mais aucun effet notable sur la dégradation n'a été montré chez le ruminant (Boisclair *et al.,* 1994). Une partie de l'effet de la GH est liée à une augmentation des taux circulants (et endogènes aux muscles) d'IGF-1 (pour *insulin like growth factor 1)* (Lobley, 1998 ; Rausch *et al.,* 2002). Comme pour la GH, l'IGF-1 induit une stimulation de la synthèse protéique musculaire chez l'agneau (Douglas *et al.,* 1991). Par ailleurs, un effet de l'IGF-1 sur la protéolyse a également été montré (Oddy et Owens, 1996).

Les Đ-agonistes (clenbutérol, etc.), en se liant aux récepteurs Đ-adrénergiques, modifient (comme pour la GH) la répartition des nutriments vers les tissus périphériques comme le muscle et favorisent la croissance des tissus maigres. Ces molécules sont plus efficaces chez les ruminants que chez les monogastriques et induisent une augmentation de 65 % de la masse musculaire dans certaines études, associée à une stimulation de la synthèse protéique et à une inhibition de la protéolyse (Attaix *et al.,* 2005 ; Byrem *et al.,* 1998).

Enfin, les stéroïdes anabolisants favorisent à la fois la croissance et l'efficacité alimentaire, et leur action au niveau musculaire semble, chez le ruminant, passer par une diminution de la protéolyse sans effet majeur sur la synthèse protéique (voir revue d'Attaix *et al.,* 2005).

Dégradation irréversible des acides aminés

En plus d'être l'élément de base dans la constitution des protéines, les AA peuvent être désaminés et leur chaîne carbonée entièrement catabolisée ou utilisée pour la synthèse d'autres molécules. Six AA sont métabolisés dans le muscle (Wagenmakers, 1998) : les AA ramifiés (leucine, isoleucine et valine), aspartate, asparagine et glutamate. Le groupement Đ-aminé de ces AA est transféré sur l'Đ-cétoglutarate, produisant l'acide Đ-cétonique (cétoacide) correspondant et le glutamate : il s'agit de la première étape de l'oxydation. Le groupe aminé maintenant porté par le glutamate sera ultérieurement redistribué vers d'autres AA (par exemple glutamine, alanine, etc.). Les cétoacides formés suite à la désamination des AA peuvent être soit « réaminés » en un AA identique ou en un autre AA (et entrer de nouveau dans le processus de synthèse protéique), soit être détruits de manière irréversible et fournir de l'énergie (l'AA est donc « perdu » pour la synthèse protéique) (Beaufrère, 2002). Le muscle joue un rôle essentiel dans le catabolisme des AA ramifiés, alors que les autres AA sont catabolisés essentiellement dans le foie. Le muscle n'étant pas un site de néoglucogenèse, la fourniture d'énergie liée à la désamination des AA passe par l'obtention de succinyl-CoA (et donc l'alimentation du cycle de Krebs) et d'acétyl-CoA (intermédiaire avant le catabolisme oxydatif ultime en CO_2) (Brosnan et Brosnan, 2006). Le catabolisme des AA ramifiés a également été mis en évidence dans le muscle des ruminants avec cependant une activité plus faible, en particulier chez les ruminants adultes (Faure *et al.,* 2001).

Des études chez le monogastrique ont montré une augmentation de l'activité d'oxydation de la leucine musculaire suite à une augmentation d'influx de leucine au muscle (en particulier lors de l'augmentation du débit sanguin musculaire lors d'un

Muscle_Viande.indd 97 07/09/2010 12:52:58

exercice physique) (Rennie *et al.,* 2006). L'oxydation de la leucine étant plus faible chez les ruminants adultes, une stimulation similaire de l'oxydation des AA ramifiés par le muscle (*via* l'exercice ou des supplémentations nutritionnelles) reste à prouver chez le ruminant.

Métabolisme énergétique *in vivo*

Métabolisme du glucose et du lactate

Prélèvement par le muscle

Le glucose artériel est capté par le muscle grâce à un mécanisme de diffusion facilitée par des transporteurs transmembranaires qui peuvent être sensibles (GLUT4) ou non (GLUT1) à l'action de l'insuline. Ces transporteurs ont fait l'objet de quelques études chez les ruminants (Hocquette et Abe, 2000). À l'état basal, GLUT4 est présent à l'intérieur de la cellule, d'où il peut être rapidement déplacé vers la membrane plasmique après stimulation par l'insuline ou par l'exercice. GLUT4 a été détecté dans les muscles squelettiques de bovins, caprins, ovins et porcins. Ainsi, le prélèvement musculaire de glucose varie avec le débit sanguin et les régulations de l'expression et de l'activité des transporteurs de glucose, qui diffèrent par leur importance selon les espèces (Hocquette et Abe, 2000). Toutefois, le transport de glucose au niveau musculaire est un facteur limitant bien établi de son utilisation par le muscle. Le taux de prélèvement apparent du glucose par le muscle est de l'ordre de 4 % chez les ruminants et de 9 % chez les monogastriques. L'insuline, par ses effets vasodilatateurs et stimulateurs du déplacement des transporteurs de glucose, peut augmenter le taux de prélèvement de trois à cinq fois. Le prélèvement net (ou apparent) de glucose par unité de poids de tissu est similaire chez les porcs et les veaux préruminants (1,4-1,8 μm/h/g de tissu frais), mais il est trois à quatre fois plus faible chez les ruminants (0,4-0,6 μm/h/g de tissu frais) en raison de leur sensibilité à l'insuline plus faible (Ortigues et Durand, 1995 ; Ortigues *et al.,* 1995). Malgré cette limitation, l'ensemble des muscles squelettiques utilise 20 % à 35 % du flux de glucose corporel chez les ruminants (Majdoub *et al.,* 2003).

Le lactate artériel est prélevé par les muscles à l'aide de transporteurs spécifiques présents en particulier dans les fibres oxydatives. Toutefois, le lactate est aussi produit par le métabolisme musculaire du glucose si bien que les taux de prélèvement apparents du lactate par les muscles indiquent soit un prélèvement net de lactate soit une libération nette, selon l'apport de nutriments aux muscles, leur composition en types de fibres et l'orientation du métabolisme glucidique (revue de Hocquette *et al.,* 2000).

Principales voies métaboliques d'utilisation du glucose et du L-lactate

Dans les muscles au repos, le glucose peut emprunter plusieurs voies métaboliques (figure 8.2) :
– oxydation complète par la voie de la glycolyse puis dans les mitochondries ;

Muscle_Viande.indd 98 07/09/2010 12:52:58

– glycolyse avec production de L-lactate et de pyruvate et leur libération dans la circulation sanguine ;
– synthèse de glycogène ;
– transfert du carbone du glucose à des acides aminés non essentiels dont l'alanine, suivi de leur libération dans la circulation sanguine ou de leur incorporation dans des protéines synthétisées *in situ* ;
– synthèse d'acides gras dans les adipocytes intramusculaires.

Chez les ruminants, l'oxydation directe du glucose (18 % à 26 % du glucose prélevé) ne couvre que de 7 % à 13 % des dépenses énergétiques musculaires, le reste du glucose étant soit stocké sous forme de glycogène ou d'acides gras intramusculaires, soit libéré sous forme de L-lactate (10 % du glucose prélevé chez des animaux nourris à l'entretien et jusqu'à 32 % en sous-alimentation), de pyruvate ou d'acides aminés – transfert de 20 % du carbone du glucose à l'alanine (Majdoub *et al.,* 2003), voire plus en cas de jeûne. Le glycogène est présent sous forme de granules autour des mitochondries ou au contraire intra ou interfibrillaires (figure 8.1). La localisation du glycogène par rapport aux mitochondries détermine partiellement ses voies d'utilisation. Il peut être mobilisé soit vers la production de pyruvate puis l'oxydation mitochondriale, soit vers la glycolyse anaérobie cytosolique avec production de lactate à partir du pyruvate. Dans tous les cas, la production musculaire d'ATP est plus rapide à partir du glycogène intramusculaire que du glucose artériel. Potentiellement, le glucose capté par le muscle et non libéré sous forme de L-lactate, s'il était oxydé, pourrait contribuer jusqu'à 57 % aux dépenses énergétiques musculaires chez le ruminant, et probablement davantage chez le porc (95 % pour le glucose et le lactate).

L'orientation du métabolisme du glucose vers l'oxydation ou vers la glycolyse anaérobie est contrôlée par deux enzymes clés : la pyruvate déshydrogénase pour l'oxydation du pyruvate et la phosphofructokinase pour la glycolyse anaérobie. La pyruvate déshydrogénase est inhibée par l'acétyl-CoA et l'ATP, produits par l'oxydation des acides gras courts ou longs et des corps cétoniques, et la phosphofructokinase est inhibée par un excès d'ATP ou de citrate. Ainsi une infusion *in vivo* d'acétate chez des ruminants épargne le glucose de l'oxydation et le dirige vers la glycolyse anaérobie avec production de L-lactate. *In vitro,* l'augmentation de l'oxydation des acides gras inhibe la glycolyse et oriente le glucose vers la synthèse de glycogène (revue de Hocquette *et al.,* 2000).

Le lactate est orienté prioritairement vers l'oxydation dans les fibres oxydatives et vers la glycogénogenèse dans les fibres glycolytiques. Il est aussi un précurseur d'acides gras dans le tissu adipeux intramusculaire. Chez les ruminants, des prélèvements élevés de lactate par le muscle ont été observés chez des animaux présentant une forte proportion de tissus adipeux dans la carcasse.

Métabolisme de l'acétate et des corps cétoniques

L'importance du métabolisme musculaire de l'acétate et des corps cétoniques est une spécificité des ruminants liée à des concentrations artérielles d'acétate et de corps cétoniques respectivement sept et deux fois plus élevées en moyenne que

Muscle_Viande.indd 99 07/09/2010 12:52:58

chez les monogastriques, et ce en raison des différences de produits terminaux de la digestion et de métabolisme dans le tube digestif et le foie.

Métabolisme des acides gras à chaîne moyenne ou longue

Les acides gras à chaîne moyenne ou longue transportés par la circulation sanguine se trouvent soit sous forme libre dans le sang (c'est-à-dire non estérifiés et transportés par liaison non covalente à l'albumine), soit sous forme estérifiée associés aux triglycérides, mais aussi aux phospholipides et esters de cholestérol présents au sein de lipoprotéines circulantes. Ces acides gras étant insolubles en milieu aqueux, leur métabolisme est plus complexe que ceux de l'acétate ou des corps cétoniques.

Prélèvement des acides gras à chaîne moyenne ou longue

Les acides gras des triglycérides plasmatiques ne peuvent pas être prélevés directement par la cellule musculaire. Les lipoprotéines riches en triglycérides doivent tout d'abord être ancrées sur la surface cellulaire grâce à l'interaction entre les récepteurs membranaires des lipoprotéines et la lipoprotéine lipase (figure 8.2). Ultérieurement, cette enzyme hydrolyse les triglycérides et libère des acides gras non estérifiés (AGNE). Cette étape d'hydrolyse complète des triglycérides est considérée comme étant limitante pour l'utilisation des acides gras à des fins énergétiques. Le transport transmembranaire des AGNE plasmatiques ou celui des acides gras résultant de l'hydrolyse des triglycérides s'opère par simple diffusion ou par transport facilité, faisant appel à des transporteurs. Ainsi chez les ovins, le prélèvement tissulaire des AGNE varie linéairement avec l'apport jusqu'à des concentrations artérielles de 1 mM. Il est à noter que les concentrations artérielles des AGNE varient très fortement selon les espèces ; elles sont très dépendantes de la teneur en lipides des régimes chez les monogastriques, des conditions physiologiques et nutritionnelles (conditionnant la mobilisation des tissus adipeux) et de la capacité de transport de l'albumine. Il est aussi probable que le prélèvement d'AGNE par les cellules musculaires dépende de l'utilisation des AGNE et par conséquent du pool intramusculaire de protéines de liaison de ces acides gras (voir ci-dessous). Chez les ruminants, le taux d'extraction vraie des AGNE par le tissu musculaire est de l'ordre de 9 % à 20 % (voir la revue de Hocquette et Bauchart, 1999).

Principales voies métaboliques d'utilisation des acides gras à chaîne moyenne ou longue

Dans la cellule musculaire, et selon les conditions nutritionnelles, les acides gras peuvent être :
– dégradés partiellement sous forme d'acétyl-CoA au niveau mitochondrial puis stockés dans le cytosol sous forme d'acétylcarnitine ;
– dégradés partiellement dans les péroxysomes avec formation d'acétate (environ 3 % de l'utilisation des AGNE par le muscle) ou d'acides gras à chaîne moyenne ;
– oxydés complètement ;
– estérifiés puis stockés sous forme de triglycérides.

Muscle_Viande.indd 100 07/09/2010 12:52:58

Il semble que seule une petite proportion des AGNE prélevés soit oxydée directement et complètement (de l'ordre de 3 %), et contribuerait ainsi pour 4 % à l'oxydation musculaire chez les ovins nourris (Hocquette et Bauchart, 1999).

À l'intérieur de la cellule musculaire (figure 8.2), les acides gras sont liés à des protéines de liaison spécifiques, les FABP (pour *fatty acid binding protein*), qui transportent les acides gras vers les sites d'oxydation (peroxysomes, mitochondries) ou d'estérification (cytosol) (voir chapitre onze, « Marqueurs biologiques de la qualité sensorielle des viandes bovines »). Avant toute utilisation, les acides gras sont activés par des acyl-CoA synthétases. Les péroxysomes sont de petits organites intracellulaires qui dégradent partiellement les acides gras à chaîne longue en acides gras à chaîne plus courte, pouvant aller jusqu'au stade de l'acétyl-CoA. Les acides gras à chaîne longue ou courte sont ensuite transférés à l'intérieur des mitochondries par une enzyme spécifique, la carnitine palmitoyltransférase I (CPT I) qui est elle-même inhibée par le malonyl-CoA. Cette étape est considérée comme l'étape limitante de l'oxydation mitochondriale des acides gras. Dans la mitochondrie, les acides gras sont ensuite catabolisés par les enzymes de la Đ-oxydation et du cycle de Krebs. Ces étapes sont régulées par les rapports NADH/NAD+ et acétyl-CoA/CoA. Une oxydation accrue de glucose ou de lactate inhibe l'oxydation des acides gras (Hocquette et Bauchart, 1999).

Les triglycérides intramusculaires représentent un stock de substrats plus rapidement utilisable par la mitochondrie que les substrats d'origine artérielle, après hydrolyse sous le contrôle d'une lipase hormono-sensible. La proximité entre les gouttelettes lipidiques et les mitochondries est un facteur déterminant pour la vitesse d'utilisation des lipides intramusculaires.

Activité métabolique et contribution des nutriments à l'oxydation

La comparaison d'animaux de tailles très différentes indique que l'activité métabolique des tissus musculaires (dépenses énergétiques exprimées par unité de poids de tissu et par unité de temps) diminue lorsque le poids vif (P) augmente et varie en fonction de $P^{-0,25}$. Toutefois, à même poids vif, l'activité métabolique des tissus musculaires varie avec le débit sanguin et le taux de prélèvement d'oxygène. Ces derniers dépendent du type de fibre musculaire (ils sont plus élevés dans les muscles rouges que dans les muscles blancs) (voir chapitre cinq, « Structure et fonction des constituants du muscle squelettique »), du niveau d'activité physique et d'entraînement de l'animal, du niveau d'alimentation et de l'état hormonal.

Les données relatives à l'activité métabolique des muscles *in vivo* reposent sur des mesures de consommation d'oxygène par la patte arrière (constituée en moyenne de 47 % à 66 % de muscle, de 23 % à 14 % de peau, de 30 % à 20 % d'os et de tissus adipeux ; Ortigues et Doreau, 1995). Chez les ovins, l'activité métabolique *in vivo* d'une patte arrière est comprise entre 82-124 kJ/jour/kg chez des animaux couchés et 138 kJ/j/kg chez des animaux adultes ou en croissance debout, calmes. Ceci est cohérent avec le fait que chez les ovins les dépenses énergétiques des animaux debout sont supérieures de 16 % à 29 % à celles des animaux couchés (Ortigues et Vermorel, 1996). Chez un animal au repos, le tonus musculaire associé à la

Muscle_Viande.indd 101 07/09/2010 12:52:59

posture debout contribue pour 30 % aux dépenses énergétiques du muscle, contre 28 % pour la synthèse protéique, 34 % pour les transports ioniques et 8 % pour les cycles de substrats (Lobley, 1991). Chez les autres espèces, l'activité métabolique *in vivo* d'une patte arrière au repos varie de 78-94 kJ/jour/kg chez des taurillons en croissance à 112 kJ/jour/kg chez des porcs en croissance, 165 kJ/jour/kg chez des veaux préruminants et 210-350 kJ/jour/kg chez des porcelets nouveaux-nés et des oiseaux (oisons) (figure 8.3). Ces variations sont probablement associées à des degrés d'activité physique spontanée différents entre animaux. L'influence des variations nutritionnelles sur l'activité métabolique musculaire est moins connue ; cette dernière augmente de 50 % lorsque le niveau d'alimentation est accru de 80 % (Lobley, 1991).

La contribution des différents nutriments à l'oxydation a été caractérisée chez les ruminants (tableau 8.1). Au repos, l'acétate et le glucose sont les principaux substrats utilisés pour la fourniture d'ATP au muscle.

Tableau 8.1. Contribution des nutriments à l'oxydation musculaire chez des ovins nourris, au repos et à la thermoneutralité (Bird *et al.,* 1981 ; Jarrett *et al.,* 1976 ; Pethick, 1993).

Nutriment	Contribution potentielle	Nutriment oxydé/ nutriment prélevé (en %)	Contribution vraie
Glucose*	31-57	18-26	7-13
Acétate	35-40	78	15-29
AGNE	10-14	40	4
Đ-hydroxybutyrate	14-18		

* Après correction pour la libération de L-lactate et de pyruvate.

Métabolisme post mortem

Métabolisme énergétique anaérobie

La viande est le résultat de l'évolution physique et chimique des muscles squelettiques initiée par la mort de l'animal. Lors de la phase d'abattage, la saignée a pour conséquence de rompre, d'une part, l'approvisionnement des cellules musculaires en nutriments et en oxygène nécessaire à leur oxydation, en messagers chimiques comme les hormones et, d'autre part, l'évacuation des déchets issus du métabolisme.

Cependant, dans les minutes, voire les heures *post mortem,* les mécanismes de conservation de l'homéostasie dans le muscle continuent de fonctionner : on observe que la consommation basale d'ATP persiste. Or, dès la fin de la saignée, les cellules musculaires dépendent uniquement de leurs réserves énergétiques intracellulaires pour le maintien de leur homéostasie. Dès lors, un processus majeur, anaérobie, va pouvoir continuer de fonctionner pour régénérer l'ATP : la glycogénolyse. Cependant, telles que décrites par Bendall (1973), d'autres réactions de régénération de l'ATP se produisent (la dégradation de la phosphocréatine étant initiée en premier lieu) :

(1) $(3 + m)\ [ATP^{4-} + H_2O \rightarrow ADP^{3-} + Pi^{2-} + H^+]$

Muscle_Viande.indd 102 07/09/2010 12:52:59

(2) $mADP^{3-} + mPC^{2-} + mH^{+} \rightarrow m\ ATP^{4-} + m$ (créatine)

(3) $3ADP^{3-} + 3Pi^{2-} + (glucose)_n + H^{+} \rightarrow 3ATP^{4-} + 2\ (lactate)^{-} + (glucose)_{n-1} + 2\ H_2O$

Total:

$(glucose)_n + (1 + m)\ H_2O + mPC^{2-} \rightarrow (glucose)_{n-1} + mPi^{2-} + 2\ (lactate)^{-} + m$ (créatine) $+ 2H^{+}$

Environ un tiers de l'ATP est resynthétisé à partir de la phosphocréatine, ce qui maintient dans un premier temps le taux d'ATP à sa valeur initiale. Chez le bovin, la durée de cette phase est de quelques minutes, ensuite la phosphocréatine s'épuise et le taux d'ATP commence à diminuer, car le rendement de la glycolyse anaérobie est peu performant : trois ATP par molécule de glucose. Une autre réaction intervient également, celle de la myokinase, qui produit environ 10 % de l'ATP resynthétisé. Récemment, des études protéomiques ont démontré l'activation du métabolisme péri et *post mortem*, et notamment celui du cycle tricarboxylique (Jia *et al.,* 2006). L'ensemble des réactions biochimiques devient alors :

(1) $(3 + 2q)\ [ATP^{4-} + H_2O \rightarrow ADP^{3-} + Pi^{2-} + H^{+}]$

(2) $3ADP^{3-} + 3Pi^{2-} + (glucose)_n + H^{+} \rightarrow 3ATP^{4-} + 2\ (lactate)^{-} + (glucose)_{n-1} + 2\ H_2O$

(3) $2q\ ADP^{3-} \rightarrow q\ ATP^{4-} + q\ AMP^{2-}$

(4) $q\ AMP^{2-} + q\ H^{+} + q\ H2O \rightarrow q\ IMP^{2-} + q\ NH4^{+}$

Total :

$(glucose)_n + (1 + 3q)\ H_2O + q\ ATP^{4-} \rightarrow (glucose)_{n-1} + q\ IMP^{2-} + q\ NH_4^{+} + 2q\ Pi^{2-} + 2\ (lactate)^{-} + (2 + q)\ H^{+}$

Au final, l'acide lactique s'accumule dans la cellule musculaire ainsi que les ions H+ générés par l'hydrolyse de l'ATP. Cela se traduit par une diminution du pH et se poursuit jusqu'à une stabilisation à une valeur dite pH ultime, en général comprise entre 5,4 et 6,0. L'arrêt de la glycolyse dépend principalement de deux éléments : la disparition de l'AMP (équation 4), qui est un cofacteur d'enzymes de la glycolyse, et la carence en glycogène dégradable. Dans le dernier cas, le pH se stabilise à des valeurs élevées (> 6,2). On qualifie alors les viandes de DFD (pour *dark firm and dry*). Le potentiel glycolytique permet d'estimer *in vivo* ou *post mortem* le potentiel d'acidification du tissu musculaire. Les réserves en glycogène au moment de l'abattage sont impactées par l'activité musculaire et par le stress (Lawrie, 1958 ; Santé-Lhoutellier *et al.,* 2010 ; Wulf *et al.,* 2002).

Acidification du muscle post mortem

L'acidification dans le muscle se caractérise par sa vitesse et son amplitude. Les déterminants de la vitesse de chute de pH sont bien connus : l'équipement enzymatique des chaînes légères de myosine, l'activation *ante mortem* (calcium, catécholamines, température, etc.). La vitesse de chute du pH est proportionnelle à l'activité ATPasique des chaînes légères de myosine, et tout facteur modifiant cette activité entraîne un changement analogue de la vitesse de chute du pH (Bendall, 1973).

Muscle_Viande.indd 103 07/09/2010 12:52:59

Évolution physique du muscle

Les réactions biochimiques présentées ci-dessus se traduisent notamment par la disparition de l'ATP et correspondent à la phase d'installation de la *rigor mortis*. Le muscle perd peu à peu son élasticité et la rigidité devient complète quand la concentration d'ATP est de l'ordre de 1 μm. À l'échelle moléculaire, le complexe actine-myosine ne peut plus se dissocier en l'absence d'ATP et le muscle reste donc contracté. L'intensité de cette contraction est liée à la température du muscle. Honikel *et al.* (1986) ont montré qu'une entrée en *rigor* se produisant à une température de 10 °C se traduit par une intensité de contraction minimale. Les conséquences sur la tendreté de la viande sont irréversibles. La viande reste dure quelle que soit la durée de maturation appliquée. L'action des protéases endogènes se révèle inefficace dans cette situation de contracture au froid.

Conclusion

Le tissu musculaire est d'importance économique majeure chez les animaux producteurs de viande. Chez l'animal vivant, le muscle est une réserve importante d'acides aminés, mais aussi d'énergie pour l'organisme ou pour ses propres besoins. La production de chaleur par le muscle, la posture et l'activité physique de l'animal ainsi que la croissance du muscle ont des besoins spécifiques en énergie et acides aminés, entraînant parfois des compétitions pour l'utilisation des différents nutriments à des fins de dépôts ou pour la production d'énergie. Ces régulations métaboliques modifient les efficacités de production et d'utilisation d'énergie libre sous forme d'ATP, et certaines caractéristiques musculaires déterminantes pour les qualités de la viande (telles que les teneurs en glycogène ou en lipides intramusculaires). Par exemple, un métabolisme musculaire plus glycolytique est associé à une meilleure utilisation du glucose, à une plus grande sensibilité du muscle à l'insuline, à un développement accru du muscle, à une réduction de ses dépenses énergétiques et à une augmentation de sa teneur en glycogène. Par ailleurs, une augmentation des apports énergétiques favorise les dépôts de protéines, de glycogène et de lipides intramusculaires. Toutefois, des apports excessifs favorisent le développement des tissus adipeux de la carcasse.

Le contrôle du turn-over des nutriments et leur répartition entre les voies anaboliques (lipogenèse, glycogenèse, protéosynthèse) ou cataboliques (glycolyse, lipolyse, oxydation) intramusculaires restent à préciser. Il est toutefois connu que le débit sanguin, l'expression et l'activité des transporteurs de nutriments et des enzymes limitantes ainsi que l'action de certaines hormones jouent un rôle clé pour le contrôle des métabolismes énergétique et protéique du muscle. Enfin, les caractéristiques métaboliques du muscle à l'abattage sont déterminantes pour l'évolution de ce métabolisme durant la maturation de la viande et, par voie de conséquence, pour certaines caractéristiques qualitatives des viandes (notamment *via* l'évolution du pH *post mortem*).

Muscle_Viande.indd 104 07/09/2010 12:52:59

Références bibliographiques

A

Ashmore C.R., Doerr L., 1971. Comparative aspects of muscle fiber types in different species. *Experimental Neurology*, 31 (3), 408-18.

Attaix D., Rémond D., Savary-Auzeloux I., 2005. Protein metabolism and turnover. *In: Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism* (J. Dijkstra, J.M. Forbes, J. France, eds), CABI Publishing, UK, 373-397.

Attaix D., Aurousseau E., Bayle G., Rosolowska-Huszcz D., Arnal M., 1988. Respective influence of age and weaning on skeletal and visceral muscle protein synthesis in the lamb. *Biochemical Journal*, 256, 791-795.

B

Bacou F., Vigneron P., 1976. Perinatal development of glycolytic and oxidative metabolisms in different types of skeletal-muscles of rabbit and chicken. *Annales de biologie animale, Biochimie, Biophysique*, 16 (5), 675-686.

Bailey A.J., Light N.D., 1989. *The Connective Tissue of Meat and Meat Products,* Elsevier Applied Science, London, UK, and New York, USA.

Baldwin R.L., McLeod K.R., McNamara J.P., Elsasser T.H., Baumann R.G., 2007. Influence of abomasal carbohydrates on subcutaneous, omental, and mesenteric adipose lipogenic and lipolytic rates in growing beef steers. *Journal of Animal Science,* 85 (9), 2271-2282.

Bas P., Sauvant D., 2001. Variation of lipid composition of adipose tissues and muscles in cattle. *Inra Productions animales*, 14 (5), 311-322.

Bauchart D., 1993. Lipid absorption and transport in ruminants. *Journal of Dairy Science,* 76 (12), 3864-3881.

Bauchart D., Aurousseau B., 1981. Postprandial lipids in blood plasma of preruminant calves. *Journal of Dairy Science*, 64 (10), 2033-2042.

Bauchart D., Chantelot F., Gandemer G., 2008. Nutritional quality of beef and bovine offal: recent results for the main nutrients. *Cahiers de nutrition et de diétetique*, 43 (suppl. 1), 29-39.

Bauchart D., Gobert M., Habeanu M., Parafita E., Gruffat D., Durand D., 2010. Influence des acides gras polyinsaturés n-3 et des antioxydants alimentaires sur les acides gras de la viande et la lipoperoxydation chez le bovin en finition. *In : Oléagineux, corps gras et lipides*, 17 (1), 30-36.

Beaufrère B., 2002. Métabolisme des acides aminés chez l'homme normal. *Actes des Journées annuelles de diabétologie,* 12-14 mai, Hôtel-Dieu, Paris, 93-103.

Bendall J., 1973. *Post Mortem Changes in Muscle,* Academic Press of New York, 243-309.

Bernard L., Leroux C., Hayes H., Gautier M., Chilliard Y., Martin P., 2001. Characterization of the caprine stearoyl-CoA desaturase gene and its mRNA showing an unusually long 3'-UTR sequence arising from a single exon. *Gene,* 281 (1-2), 53-61.

Bird A.R., Chandler K.D., Bell A.W., 1981. Effects of exercise and plane of nutrition on nutrient utilization by the hindlimb of the sheep. *Australian Journal of Biological Sciences*, 34, 541-550.

Biressi S., Molinaro M., Cossu G., 2007. Cellular heterogeneity during vertebrate skeletal muscle development. *Developmental Biology,* 308 (2), 281-293.

Boisclair Y.R., Bauman D.E., Bell A.W., Dunshea F.R., Harkins M., 1994. Nutrient utilization and protein turnover in the hindlimb of cattle treated with bovine somatotropin. *Journal of Nutrition,* 124, 664-73.

Bonnet M., Cassar-Malek I., Chilliard Y., Picard B., 2010. Ontogenesis of muscle and adipose tissues and their interactions in ruminants and other species. *Animal* (sous presse).

Bonnet M., Cassar-Malek I., Delavaud A., Tourret M., Chilliard Y., Picard B., 2008. Développement d'un modèle *in vitro* de culture

Muscle_Viande.indd 105 07/09/2010 12:52:59

d'adipocytes bovins pour étudier les interactions entre adipocytes, myoblastes et fibroblastes. *In : 12es Journées Sciences du muscle et technologies des viandes,* 8-9 octobre 2008, Tours, *Viandes et produits carnés,* hors série, 163-164.

Bonnet M., Faulconnier Y., Hocquette J.F., Bocquier F., Leroux C., Martin P., Chilliard Y., 2004. Nutritional status induces divergent variations of GLUT4 protein content, but not lipoprotein lipase activity, between adipose tissues and muscles in adult cattle. *British Journal of Nutrition*, 92 (4), 617-25.

Bonnet M., Leroux C., Faulconnier Y., Hocquette J.F., Bocquier F., Martin P., Chilliard Y., 2000. Lipoprotein lipase activity and mRNA are up-regulated by refeeding in adipose tissue and cardiac muscle of sheep. *Journal of Nutrition*, 130 (4), 749-56.

Bonnet M., Faulconnier Y., Flechet J., Hocquette J.F., Leroux C., Langin D., Martin P., Chilliard Y., 1998. Messenger RNAs encoding lipoprotein lipase, fatty acid synthase and hormone-sensitive lipase in the adipose tissue of underfed-refed ewes and cows. *Reproduction Nutrition Development*, 38 (3), 297-307.

Bonnet M., Faulconnier Y., Leroux C., Jurie C., Cassar-Malek I., Bauchart D., Boulesteix P., Pethick D., Hocquette J.F., Chilliard Y., 2007. Glucose-6-phosphate dehydrogenase and leptin are related to marbling differences among Limousin and Angus or Japanese Black x Angus steers. *Journal of Animal Science*, 85 (11), 2882-2894.

Bottinelli R., Reggiani C., 2000. Human skeletal muscle fibres: molecular and functional diversity. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 73 (2-4), 195-262.

Brameld J.M., Daniel Z., 2008. *In utero* effects on livestock muscle development and body composition. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 48 (6-7), 921-929.

Brandstetter A.M., Picard B., Geay Y., 1998. Muscle fibre characteristics in four muscles of growing bulls. 1. Postnatal differentiation. *Livestock Production Science*, 53 (1), 15-23.

Brandstetter A.M., Sauerwein H., Veerkamp J.H., Geay Y., Hocquette J.F., 2002. Effects of muscle type, castration, age and growth rate on H-FABP expression in bovine skeletal muscle. *Livestock Production Science,* 75 (2), 199-208.

Brooke M.H., Kaiser K.K., 1970. Muscle fiber types: how many and what kind? *Archives Neurology*, 23 (4), 369-79.

Brosnan J.T., Brosnan M.E., 2006. Branched-chain amino acids: enzyme and substrate regulation. *Journal of Nutrition*, 136, 207S-211S.

Byrem T.M., Beermann D.H., Robinson T.F., 1998. The Ð-agonist cimaterol directly enhances chronic protein accretion in skeletal muscle. *Journal of Animal Science*, 76, 988-998.

C

Carrino D.A., 1998. Dynamic expression of proteoglycans during skeletal muscle development. *Basic and Applied Myology*, 8 (2), 95-106.

Cassar-Malek I., Picard B., Jurie C., Listrat A., Guillomot M., Chavatte-Palmer P., Heyman Y., 2010. Myogenesis is delayed in bovine fetal clones. *Cloning and Stem Cells,* 12 (2), 191-201.

Cassar-Malek I., Hocquette J.F., Jurie C., Listrat A., Jailler R. Bauchart D., Briand Y., Picard B., 2004. Muscle-specific metabolic, histochemical and biochemical responses to a nutritionally induced discontinuous growth path. *Animal Science,* 204, 79-59.

Chaze T., Meunier B., Chambon C., Jurie C., Picard B., 2008. *In vivo* proteome dynamics during early bovine myogenesis. *Proteomics,* 8 (20), 4236-4248.

Chaze T., Meunier B., Chambon C., Jurie C., Picard B., 2009. Proteome dynamics during contractile and metabolic differentiation of bovine foetal muscle. *Animal,* 3 (7), 980-1000.

Chelh I., Rodriguez J., Bonnieu A., Cassar-Malek I., Cottin P., Gabillard J.-C., Leibovitch S., Hadj Sassi A., Seiliez I., Picard P., 2009. La myostatine : un régulateur négatif de la masse musculaire chez les vertébrés. *Inra Productions animales,* 22 (5), 397-408.

Chikuni K., Muroya S., Nakajima I., 2004. Myosin heavy chain isoforms expressed in bovine skeletal muscles. *Meat Science,* 67 (1), 87-94.

Chilliard Y., 1993a. Dietary fat and adipose tissue metabolism in ruminants, pigs, and rodents: a review. Journal of Dairy Science, 76 (12), 3897-931.

Chilliard Y., 1993b. Les adaptations métaboliques et le partage des nutriments chez l'animal en lactation. *In : Biologie de la lactation* (J. Martinet, L.M. Houdebine, eds), Inserm-Inra Publications, 431-475.

Chilliard Y., Delavaud C., Bonnet M., 2005. Leptin expression in ruminants: nutritional and physiological regulations in relation with energy metabolism. *Domestic Animal Endocrinology,* 29 (1), 3-22.

Muscle_Viande.indd 106 07/09/2010 12:52:59

Chilliard Y., Ferlay A., Faulconnier Y., Bonnet M., Rouel J., Bocquier F., 2000. Adipose tissue metabolism and its role in adaptations to undernutrition in ruminants. *Proceedings of the Nutrition Society,* 59 (1), 127-134.

Chilliard Y., Bocquier F., Delavaud C., Faulconnier Y., Bonnet M., Guerre-Millo M., Martin P., Ferlay A., 1999. Leptin in ruminants. Nutritional and physiological factors of variation. *Inra Productions animales,* 12 (3), 225-237.

Cho M., Hughes S.M., Karschmizrachi I., Travis M., Leinwand L.A., Blau H.M., 1994. Fast myosin heavy-chains expressed in secondary mammalian muscle-fibers at the time of their inception. *Journal of Cell Science,* 107, 2361-2371.

Choi Y.M., Kim B.C., 2009. Muscle fiber characteristics, myofibrillar protein isoforms, and meat quality. *Livestock Science,* 122 (2-3), 105-118.

Clop A., Marcq F., Takeda H., Pirottin D., Tordoir X., Bibe B., Bouix J., Caiment F., Elsen J.M., Eychenne F., Larzul C., Laville E., Meish F., Milenkovic D., Tobin J., Charlier C., Georges M., 2006. A mutation creating a potential illegitimate microRNA target site in the myostatin gene affects muscularity in sheep. *Nature Genetics,* 38 (7), 813-818.

D

Davis T.A., Fiorotto M.L., 2009. Regulation of muscle growth in neonates. *Current Opinion on Clinical Nutrition and Metabolic Care*, 12, 78-85.

Delarue J., Magnan C., 2007. Free fatty acids and insulin resistance. *Current Opinion on Clinical Nutrition and Metabolic Care,* 10, 142-8.

De La Torre A., Gruffat D., Chardigny J.M., Sebedio J.L., Durand D., Loreau O., Bauchart D., 2005a. *In vitro* metabolism of rumenic acid in bovine liver slices. *Reproduction Nutrition Development,* 45 (4), 441-51.

De La Torre A., Debiton E., Durand D., Chardigny J.M., Berdeaux O., Loreau O., Barthomeuf C., Bauchart D., Gruffat D., 2005b. Conjugated linoleic acid isomers and their conjugated derivatives inhibit growth of human cancer cell lines. *Anticancer Research*, 25 (6B), 3943-3949.

Doreau M., Chilliard Y., 1997. Effects of ruminal or postruminal fish oil supplementation on intake and digestion in dairy cows. *Reproduction Nutrition Development*, 37 (1), 113-124.

Douglas R.G., Gluckman P.D., Ball K., Breier B., Shaw J.H., 1991. The effects of infusion of insulin-like growth factor (IGF) I, IGF-II, and insulin on glucose and protein metabolism in fasted lambs. *Journal of Clinical Investigation,* 88, 614-622.

Douglas T., Heinemann S., Bierbaum S., Scharnweber D., Worch H., 2006. Fibrillogenesis of collagen types I, II, and III with small leucine-rich proteoglycans decorin and biglycan. *Biomacromolecules,* 7 (8), 2388-2393.

E

Elia M., 1995. General integration and regulation of metabolism at the organ level. *Proceedings of the Nutrition Society,* 54, 213-232.

F

Fafournoux P., Réméssy C., Demigné C., 1990. Fluxes and membrane transport of amino acids in the rat liver under different protein diets. *American Journal Physiology,* 259, E614-E625.

Fahey A.J., Brameld J.M., Parr T., Buttery P.J., 2005. The effect of maternal undernutrition before muscle differentiation on the muscle fiber development of the newborn lamb. *Journal of Animal Science,* 83 (11), 2564-2571.

Faulconnier Y., Bonnet M., Bocquier F., Leroux C., Hocquette J.F., Martin P., Chilliard Y., 1999. Regulation of lipid metabolism of adipose tissue and muscle in ruminants. Effects of feeding level and photoperiod. Inra Productions animales, 12 (4), 287-300.

Faulconnier Y., Ortigues-Marty I., Delavaud C., Dozias D., Jailler R., Micol D., Chilliard Y., 2007. Influence of the diet and grazing on adipose tissue lipogenic activities and plasma leptin in steers. *Animal,* 1 (9), 1263-1271.

Faure M., Glomot F., Papet I., 2001. Branched-chain amino acid aminotransferase activity decreases during development in skeletal muscles of sheep. *Journal of Nutrition,* 131, 1528-1534.

G

Gagliostro G., Chilliard Y., Davicco M.J., 1991. Duodenal rapeseed oil infusion in early and midlactation cows. 3. Plasma hormones and mammary apparent uptake of metabolites. *Journal of Dairy Science,* 74 (6), 1893-1903.

Gagnière H., Picard B., Geay Y., 1999a. Contractile differentiation of foetal cattle muscles: intermuscular variability. *Reproduction Nutrition Development,* 39, 637-655.

Gagnière H., Picard B., Jurie C., Geay Y., 1999b. Comparison of foetal metabolic differentiation in three cattle muscles. *Reproduction Nutrition Development,* 39 (1), 105-12.

Muscle_Viande.indd 107 07/09/2010 12:52:59

Ganapathy V., Inoue K., Prasad P., Ganapathy M.E., 2004. Cellular uptake of amino acids: systems and regulation. *In: Metabolic and Therapeutic Aspects of Amino Acids in Clinical Nutrition,* Cynober L.A. Ed CRC Press, UK, 63-78.

Gingras A.A., White P.J., Chouinard P.Y., Julien P., Davis T.A., Dombrowski L., Couture Y., Dubreuil P., Myre A., Bergeron K., Marette A., Thivierge M.C., 2007. Long-chain omega-3 fatty acids regulate bovine whole-body protein metabolism by promoting muscle insulin signalling to the Akt-mTOR-S6K1 pathway and insulin sensitivity. *Journal of Physiology,* 579, 269-284.

Gondret F., Hocquette J.F., 2006. Muscle lipid content: a complex balance between various metabolic pathways. *Inra Productions animales,* 19 (5), 327-337.

Gotoh T., Albrecht E., Teuscher F., Kawabata K., Sakashita K., Iwamoto H., Wegner J., 2009. Differences in muscle and fat accretion in Japanese Black and European cattle. *Meat Science,* 82 (3), 300-308.

Greenwood P.L., Slepetis R.M., Bell A.W., 2000. Influences on fetal and placental weights during mid to late gestation in prolific ewes well nourished throughout pregnancy. *Reproduction Fertility and Development,* 12 (3-4), 149-156.

Greenwood P.L., Slepetis R.M., Hermanson J.W., Bell A.W., 1999. Intrauterine growth retardation is associated with reduced cell cycle activity, but not myofibre number, in ovine fetal muscle. *Reproduction Fertility and Development,* 11 (4-5), 281-291.

Grobet L., Martin L.J., Poncelet D., Pirottin D., Brouwers B., Riquet J., Schoeberlein A., Dunner S., Menissier F., Massabanda J., Fries R., Hanset R., Georges M., 1997. A deletion in the bovine myostatin gene causes the double-muscled phenotype in cattle. *Nature Genetics,* 17, 71-74.

Gruffat D., Remond C., Durand D., Loreau O., Bauchart D., 2008. 9*cis*, 11*trans* conjugated linoleic acid (CLA) is synthesised and desaturated into conjugated 18:3 in bovine adipose tissues. *Animal,* 2 (4), 645-652.

Gruffat D., De La Torre A., Chardigny J.M., Durand D., Loreau O., Bauchart D., 2005. Vaccenic acid metabolism in the liver of rat and bovine. Lipids, 40 (3), 295-301.

Guth L., Samaha F.J., 1970. Procedure for the histochemical demonstration of actomyosin ATPase. *Experimental Neurology,* 28, 365-367.

H

Hemmings K.M., Parr T., Daniel Z.C.T.R., Picard B., Buttery P.J., Brameld J.M., 2009. Examination of myosin heavy chain isoform expression in ovine skeletal muscles. *Journal of Animal Science,* 87 (12), 3915-3922.

Hoch T., Picard B., Jurie C., Agabriel J., 2002. Modélisation de l'évolution des caractéristiques des fibres musculaires de bovins. *In : 9es Journées des Sciences du muscle et des technologies de la viande,* 15-16 octobre 2002, Clermont-Ferrand, COM 8, 2 p.

Hoch T., Begon G., Cassar-Malek I., Picard B., Savary-Auzeloux I., 2003. Mécanismes et consequences de la croissance compensatrice chez les ruminants. *Inra Productions animales,* 16, 49-59.

Hocquette J.F., Bauchart D., 1999. Intestinal absorption, blood transport and hepatic and muscle metabolism of fatty acids in preruminant and ruminant animals. *Reproduction Nutrition Development,* 39 (1), 27-48.

Hocquette J.F., Abe H., 2000. Facilitative glucose transporters in livestock species. *Reproduction Nutrition Development,* 40, 517-533.

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 (2), 115-143.

Hocquette J.F., Renand G., Levéziel H., Picard B., Cassar-Malek I., 2006a. The potential benefits of genetics and genomics to improve beef quality – a review. *Animal Science Papers and Reports,* 24 (3) 173-189.

Hocquette J.F., Sauerwein H., Higashiyama Y., Picard B., Abe H., 2006b. Prenatal developmental changes in glucose transporters, intermediary metabolism and hormonal receptors related to the Igf/insulin-glucose axis in the heart and adipose tissue of bovines. *Reproduction Nutrition Development,* 46 (3), 257-272.

Hocquette J.F., Jurie C., Picard B., Alberti P., Panea B., Christensen M., Failla S., Gigli S., Levéziel H., Olleta J.L., Sanudo C., Ertbjerg P., Nute G.R., Williams J.L., 2007. Metabolic and contractile characteristics of *Longissimus thoracis* muscle of young bulls from 15 European

Muscle_Viande.indd 108 07/09/2010 12:52:59

breeds in relationship with body composition. *Energy and Protein Metabolism and Nutrition,* (124), 111-112.

Hocquette J.F., Gondret F., Baeza E., Medale F., Jurie C., Pethick D.W., 2010. Intramuscular fat content in meat-producing animals: development, genetic and nutritional control, and identification of putative markers. *Animal,* 4 (2), 303-319.

Honikel K., Kim C., Hamm R., 1986. Sarcomere shortening of prerigor muscles and its influence on drip loss. *Meat Science,* 16, 267-282.

Hoskin S.O., Savary-Auzeloux I.C., Calder A.G., Zuur G., Lobley G.E., 2003. Effect of feed intake on amino acid transfers across the ovine hindquarters. *British Journal Nutrition,* 89, 167-179.

J

Jarrett I.G., Filsell O.H., Ballard F.J., 1976. Utilization of oxidizable substrates by the sheep hind-limb: effects of starvation and exercise. *Metabolism,* 25, 523-531.

Jeyapalan A.S., Orellana R.A., Suryawan A., O'Connor P.M., Nguyen H.V., Escobar J., Frank J.W., Davis T.A., 2007. Glucose stimulates protein synthesis in skeletal muscle of neonatal pigs through an AMPK- and mTOR-independent process. *American Journal of Physiology,* 293, E595-603.

Jia X., Hildrum K., Westad F., Kummen E., Aass L., Hollung K., 2006. Changes in enzymes associated with energy metabolism during the early *post mortem* period in *Longissimus Thoracis* bovine muscle analysed by proteomics. *Journal of Proteome Research,* 5, 1763-1769.

Jones H.N., Ashworth C.J., Page K.R., McArdle H.J., 2006. Expression and adaptative regulation of amino acid transport system A in a placental cell line under amino acid restriction. *Reproduction,* 131, 951-960.

Jurie C., Picard B., Geay Y. 1999. Changes in the metabolic and contractile characteristics of muscle in male cattle between 10 and 16 months of age. *Histochemical Journal,* 31 (2), 117-122.

Jurie C., Martin J.F., Listrat A., Jailler R., Culioli J., Picard B., 2006. Carcass and muscle characteristics of beef cull cows between 4 and 9 years of age. *Animal Science,* 82, 415-421.

Jurie C., Picard B., Heyman Y., Cassar-Malek I., Chavatte-Palmer P., Richard C., Hocquette J.F., 2009. Comparison of cloned and non-cloned Holstein heifers in muscle contractile and metabolic characteristics. *Animal,* 3 (2), 244-250.

Kimball S.R., 2001. Regulation of translation initiation by amino acids in eukaryotic cells. *Progress in Molecular Subcellular Biology,* 26, 155-184

Kimball S.R., Jefferson L.S., 2006. Signaling pathways and molecular mechanisms through which branched-chain amino acids mediate translational control of protein synthesis. *Journal of Nutrition,* 136, 227S-231S.

L

Larbaud D., Balage M., Taillandier D., Combaret L., Grizard J., Attaix D., 2001. Differential regulation of the lysosomal, Ca2+ -dependent and ubiquitin/proteasome-dependent proteolytic pathways in fast-twitch and slow-twitch rat muscle following hyperinsulinaemia. *Clinical Science*, 101, 551-558.

Larbaud D., Debras E., Taillandier D., Samuels S., Temparis S., Champredon C., Grizard J., Attaix D., 1996. Euglycemic, hyperinsulinemia and hyperaminoacidemia decrease skeletal muscle ubiquitin mRNA in goats. *American Journal of Physiology,* 271, E505-E512.

Lawrie R.A., 1958. Physiological stress in relation to dark cutting beef. *Journal of Science Agriculture,* 9, 721-727.

Lehnert S.A., Reverter A., Byrne K.A., Wang Y., Nattrass G.S., Hudson N.J., Greenwood P.L., 2007. Gene expression studies of developing bovine *Longissimus* muscle from two different beef cattle breeds. *BMC Developmental Biology,* 7, 95.

Listrat A., Picard B., Geay Y., 1998. Age-related changes and location of type I, III and IV collagens during skeletal muscle development of double-muscled and normal bovine foetuses. *Journal of Muscle Research and Cell Motility,* 19 (1), 1-14.

Listrat A., Picard B., Geay Y., 1999. Age-related changes and location of type I, III, IV, V and VI collagens during development of four foetal skeletal muscles of double-muscled and normal bovine animals. *Tissue and Cell,* 31 (1), 17-27.

Listrat A., Jean Dit Gautier E., Caterson B., Picard B., Lethias C., Béchet D., 2008. Differential expression of the extra cellular matrix components during foetal muscle development. *In: Proceedings of the XXIst Meeting of the Federation of the European Connective Tissue Societies (FECTS),* 9-13 juillet, Marseille, France.

Listrat A., Pissavy A.-L., Jurie C., Lethias C., Pethick D.W., Hocquette J.-F., 2006. The relationship between collagen characteristics

Muscle_Viande.indd 109 07/09/2010 12:52:59

in muscle and marbling of beef. *In: International Congress of Meat Science and Technology,* 13-18 août, Dublin, Irlande, 261-262.

Listrat A., Lethias C., Hocquette J.F., Renand G., Menissier F., Geay Y., Picard B., 2000. Age-related changes and location of types I, III, XII and XIV collagen during development of skeletal muscles from genetically different animals. *Histochemical Journal,* 32 (6), 349-356.

Lobley G.E., 1991. Organ and tissue metabolism: present status and future trends. *In: Energy Metabolism of Farm Animals* (C. Wenk, M. Boessinger, eds), Institut für Nutztierwissenschaften, Zürich, 80-87.

Lobley G.E., 1998. Nutritional and hormonal control of muscle and peripheral tissue metabolism in farm species. *Livestock Production Science,* 56, 91-114.

Lobley G.E., Lapierre H., 2003. Post-absorptive metabolism of amino acids. *In: EAAP Symposium on Energy and Protein Metabolism and Nutrition* (W.B. Souffrant, C.C. Metges, eds), Wageningen Academic Publishers, Allemagne, 37-756.

Lobley G.E., Sinclair K.D., Grant C.M., Miller L., Mantle D., Calder A.G., Warkup C.C., Maltin C.A., 2000. The effects of breed and level of nutrition on whole-body and muscle protein metabolism in pure-bred Aberdeen Angus and Charolais beef steers. *British Journal of Nutrition*, 84, 275-284.

M

Maier A., McEwan J.C., Dodds K.G., Fischman D.A., Fitzsimons R.B., Harris A.J., 1992. Myosin heavy-chain composition of single fibers and their origins and distribution in developing fascicles of sheep *Tibialis cranialis* muscles. *Journal of Muscle Research and Cell Motility,* 13 (5), 551-572.

Majdoub L., Beylot M., Vermorel M., Ortigues-Marty I., 2003. Propionate supplementation did not increase whole body glucose turnover in growing lambs fed Rye grass. *Reproduction Nutrition Development,* 43, 357-370.

Manceau M., Gros J.R.M., Savage K., Thomas V., McPherron A., Paterson B., Marcelle C., 2008. Myostatin promotes the terminal differentiation of embryonic muscle progenitors. *Genes and Development,* 22 (5), 668-681.

McPherron A.C., Lee S.-J., 1997a. Double muscling in cattle due to mutations in the myostatin gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 94 (23), 12457-12461.

McPherron A.C., Lawler A.M., Lee S.-J., 1997b. Regulation of skeletal muscle mass in mice by a new TGF-beta superfamily member. *Nature,* 387 (6628), 83-90.

Minamitani T., Ariga H., Matsumoto K., 2004. Deficiency of tenascin-X causes a decrease in the level of expression of type VI collagen. *Experimental Cell Research,* 297 (1), 49-60.

N

Newman J.M.B., Dora K.A., Rattigan S., Edwards S.J., Colquhoun E.Q., Clark M.G., 1996. Norepinephrine and serotonin vasoconstriction in rat hindlimb control different vascular flow routes. *American Journal of Physiology (Endocrinology and Metabolism),* 270, E689-E699.

Nishimura T., Futami E., Wakamatsu J., Hattori A., 2003. Identification and characterization of proteoglycans in bovine neonatal skeletal muscle. *Animal Science Journal,* 74 (5), 407-16.

Nishimura T., Futami E., Taneichi A., Mori T., Hattori A., 2002. Decorin expression during development of bovine skeletal muscle and its role in morphogenesis of the intramuscular connective tissue. *Cells Tissues Organs,* 171 (2-3), 199-214.

Nishimura T., Ojima K., Liu A., Hattori A., Takahashi K., 1996. Structural changes in the intramuscular connective tissue during development of bovine semitendinosus muscle. *Tissue and Cell,* 28 (5), 527-536.

Nishiyama T., McDonough A.M., Bruns R.R., Burgeson R.E., 1994. Type XII and type XIV collagens mediate interactions between banded collagen-fibers *in vitro* and may modulate extracellular-matrix deformability. *Journal of Biological Chemistry,* 269 (45), 28193-28199.

O

Oddy V.H., Owens P.C., 1996. Insulin-like growth factor I inhibits degradation and improves retention of protein in hindlimb muscle of lambs. *American Journal of Physiology,* 271, E973-E982.

Ortigues I., Doreau M., 1995. Responses of the splanchnic tissues of ruminants to changes in intake: absorption of digestion end-products, tissue mass, metabolic activity and implications to whole animal energy metabolism. *Annales de zootechnie,* 44, 321-346.

Ortigues I., Durand D., 1995. Adaptation of energy metabolism to undernutrition in ewes. Contribution of portal drained viscera, liver

Muscle_Viande.indd 110 07/09/2010 12:52:59

and hindquarters. *British Journal of Nutrition,* 73, 209-226.

Ortigues I., Vermorel M., 1996. Adaptation of whole animal energy metabolism to undernutrition in ewes. *Animal Science,* 63, 413-422.

Ortigues I., Visseiche A.-L., 1995. Whole body fuel selection in ruminants: nutrient supply and utilization by major tissues. *Proceedings of the Nutrition Society,* 54, 235-251.

Ortigues I., Martin C., Durand D., Vermorel M., 1995. Circadian changes in energy expenditure in the preruminant calf: whole animal and tissue level. *Journal of Animal Science,* 73, 552-564.

Ortigues-Marty I., Obled C., Dardevet D., Savary-Auzeloux I., 2003. Role of the liver in the regulation of energy and protein status. *In: Progress in Research on Energy and Protein Metabolism. EAAP Symposium on Energy and Protein Metabolism and Nutrition* (W.B. Souffrant, C.C. Metges, eds), Wageningen Academic Publishers, Allemagne, 83-98.

Oury M.P., Picard B., Briand M., Blanquet J.P., Dumont R., 2009. Interrelationships between meat quality traits, texture measurements and physicochemical characteristics of M. *Rectus Abdominis* from Charolais Heifers. *Meat Science,* 83 (2), 293-301.

P

Peter J.B., Barnard R.J., Edgerton V.R., Gillespie C.A., Stempel K.E., 1972. Metabolic profiles of three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. *Biochemistry,* 11 (14), 2627-33.

Pethick D.W., 1993. Carbohydrate and lipid oxidation during exercise. *Australian Journal of Agricultural Sciences,* 44, 431-441.

Picard B., Cassar-Malek I., 2009. Evidence for expression of IIb myosin heavy chain isoform in some skeletal muscles of Blonde d'Aquitaine bulls. *Meat Science,* 82 (1), 30-36.

Picard B., Duris M.P., Jurie C., 1998. Classification of bovine muscle fibres by different histochemical techniques. *Histochemical Journal,* 30 (7), 473-479.

Picard B., Leger J., Robelin J., 1994a. Quantitative-determination of type-I myosin heavy-chain in bovine muscle with antimyosin monoclonal-antibodies. *Meat Science,* 36 (3), 333-343.

Picard B., Barboiron C., Chadeyron D., Jurie C., 2007. Une technique d'électrophorèse appliquée à la sépararation des isoformes de chaînes lourdes de myosine du muscle squelettique de bovin. *Cahier des techniques Inra,* 62, 17-24.

Picard B., Jurie C., Duris M.P., Renand G., 2006. Consequences of selection for higher growth rate on muscle fibre development in cattle. *Livestock Science,* 102 (1-2), 107-120.

Picard B., Lefaucheur L., Berri C., Duclos J.-M., 2002. Muscle fibre ontogenesis in farm animal species. *Reproduction Nutrition Development,* 42 (5), 415-431.

Picard B., Robelin J., Pons F., Geay Y., 1994b. Comparison of the fetal development of fiber types in 4 bovine muscles. *Journal of Muscle Research and Cell Motility,* 15 (4), 473-486.

Picard B., Barboiron C., Duris M.P., Gagniere H., Jurie C., Geay Y., 1999. Electrophoretic separation of bovine muscle myosin heavy chain isoforms. *Meat Science,* 53 (1), 1-7.

Praillet C., Grimaud J.A., Lortat-Jacob H., 1998. Les protéoglycanes. 1. Molécules aux multiples fonctions… futures molécules thérapeutiques ? *Médecine Sciences,* 4, 412-420.

Prod'homme M., Rieu I., Balage M., Dardevet D., Grizard J., 2004. Insulin and amino acids both strongly participate to the regulation of protein metabolism. *Current Opinion on Clinical Nutrition and Metabolic Care,* 7, 71-77.

Purslow P.P., 2005. Intramuscular connective tissue and its role in meat quality. *Meat Science,* 70 (3), 435-447.

R

Rausch M.I., Tripp M.W., Govoni K.E., Zang W., Webert W.J., Crooker B.A., Hoagland T.A., Zinn S.A., 2002. The influence of level of feeding on growth and serum insulin-like growth factor I and insulin-like growth factor-binding proteins in growing beef cattle supplemented with somatotropin. *Journal of Animal Science,* 80, 94-100.

Rennie M.J., 2007. Exercice – and nutrient – controlled mechanisms involved in maintenance of musculoskeletal mass. *Biochemical Soc. Transactions,* 5, 1302-1305.

Rennie M.J., Bohé J., Wolfe R.R., 2002. Latency, duration and dose response relationship of amino acid effects on human muscle protein synthesis. *Journal of Nutrition,* 132, 3225S-3227S.

Rennie M.J., Bohé J., Smith K., Wackerhage H., Greenhaff P., 2006. Branched-chain amino acids as fuels and anabolic signals in human muscle. *Journal of Nutrition,* 136, 264S-268S.

Muscle_Viande.indd 111 07/09/2010 12:52:59

Robelin J., Casteilla L., 1990. Différenciation, croissance et développement du tissu adipeux. *Inra Productions animales,* 3 (4), 243-252.

Robelin J., Lacourt A., Bechet D., Ferrara M., Briand Y., Geay Y., 1991. Muscle differentiation in the bovine fetus – a histological and histochemical approach. *Growth Development and Aging,* 55 (3), 151-160.

Russell R.G., Oteruelo F.T., 1981. An ultrastructural-study of the differentiation of skeletal-muscle in the bovine fetus. *Anatomy and Embryology,* 162 (4), 403-417.

S

Santé-Lhoutellier V., Gatellier P., Fiot I., Durand D., Micol D., Picard B., 2010. Specific features of muscles and meat from AOC guaranteed-origin taureau de Camargue beef cattle. *Livestock Science,* 129 (1-3), 31-37.

Schoonmaker J.P., Fluharty F.L., Loerch S.C., 2004. Effect of source and amount of energy and rate of growth in the growing phase on adipocyte cellularity and lipogenic enzyme activity in the intramuscular and subcutaneous fat depots of Holstein steers. *Journal of Animal Science,* 82 (1), 137-48.

Shrager J.B., Desjardins P.R., Burkman J.M., Konig S.K., Stewart D.R., Su L., Shah M.C., Bricklin E., Tewari M., Hoffman R., Rickels M.R., Jullian E.H., Rubinstein N.A., Stedman H.H., 2000. Human skeletal myosin heavy chain genes are tightly linked in the order embryonic-IIa-IId/x-IIb-perinatal-extraocular. *Journal of Muscle Research and Cell Motility,* 21 (4), 345-355.

Schreurs N.M., Hoch T., Picard B., Jurie C., Agabriel J., Micol D., Garcia-Launay F., 2010. Dynamic modelling of contractile and metabolic propoerties of muscle. *In: Modelling Nutrient Digestion and Utilisation in Farm Animals* (D. Sauvant, ed), 7, Wageningen Academic Publishers (sous presse).

Schreurs N.M., Garcia F., Jurie C., Agabriel J., Micol D., Bauchart D., Listrat A., Picard B., 2008. Meta-analysis of the effect of animal maturity on muscle characteristics in different muscles, breeds, and sexes of cattle. *Journal of Animal Science,* 86 (11), 2872-2887.

Smith S.B., Crouse J.D., 1984. Relative contributions of acetate, lactate and glucose to lipogenesis in bovine intramuscular and subcutaneous adipose tissue. *Journal of Nutrition,* 114 (4), 792-800.

Snow H.E., Riccio L.M., Mjaatvedt C.H., Hoffman S., Capehart A.A., 2005. Versican expression during skeletal/joint morphogenesis and patterning of muscle and nerve in the embryonic mouse limb. *Anatomical Record. A. Discoveries in Molecular Cellular and Evolutionary Biology,* 282A (2), 95-105.

Sudre K., Leroux C., Pietu G., Cassar-Malek I., Petit E., Listrat A., Auffray C., Picard B., Martin P., Hocquette J.F., 2003. Transcriptome analysis of two bovine muscles during ontogenesis. *Journal of Biochemistry,* 133, 745-756.

T

Talmant A., Monin G., Briand M., Dadet M., Briand Y., 1986. Activities of metabolic and contractile enzymes in 18 bovine muscles. *Meat Science,* 18 (1), 23-40.

Tauveron I., Larbaud D., Champredon C., Debras E., Tesseraud S., Bayle G., Bonnet Y., Théblot P., Grizard J., 1994. Effect of hyperinsulinemia and hyperaminoacidemia on muscle and liver protein synthesis in lactating goats. *American Journal Physiology,* 267, E877-E885.

Tesseraud S., Métayer S., Duchêne S., Bogot K., Grizard J., Dupont J., 2007. Regulation of protein metabolism by insulin: value of different approaches and animal models. *Domestical Animal Endocrinology,* 33, 123-142.

Tesseraud S., Frizard J., Debras E., Papet I., Bonnet Y., Bayle G., Champredon C., 1993. Leucine metabolism in lactating and dry goats: effect of insulin and substrate availability. *American Journal Physiology,* 265, E402-E413.

Thomson B.C., Hosking B.J., Sainz R.D., Oddy V.H., 1997. The effect of nutritional status on protein degradation and components of the calpain system in skeletal muscle of weaned wether lambs. *Journal of Agricultural Science,* 129, 471-477.

Totland G.K., Kryvi H., 1991. Distribution patterns of muscle fibre types in major muscles of the bull *(Bos taurus)*. *Anatomy Embryology* (Berlin), 184 (5), 441-450.

V

Van der Rest M., Garrone R., 1991. Collagen family of proteins. *FASEB Journal,* 5 (13), 2814-2823.

Van Eenaeme C., Evrard M., Hornick J.L., Baldwin P., Diez M., Istasse L., 1998. Nitrogen balance and myofibrillar protein turnover in double muscled Belgian Blue bulls in relation to compensatory growth after different periods of

Muscle_Viande.indd 112 07/09/2010 12:52:59

restricted feeding. *Canadian Journal of Animal Science,* 78, 549-559.

Vary T.C., Lynch C.J., 2007. Nutrient signaling components controlling protein synthesis in striated muscle. *Journal of Nutrition,* 137, 1835-1843.

Veerkamp J.H., 1995. Fatty acid transport and fatty acid-binding proteins. *Proceedings of the Nutrition Society,* 54 (1), 23-37.

Velleman S.G., 1999. The role of the extracellular matrix in skeletal muscle development. *Poultry Science,* 78 (5), 778-84.

Vernon R.G., 1980. Lipid metabolism in the adipose tissue of ruminant animals. *Progress in Lipid Research,* 19 (1/2), 23-106.

Voermans N.C., Bonnemann C.G., Huijing P.A., Hamel B.C., van Kuppevelt T.H., de Haan A., Schalkwijk J., van Engelen B.G., Jenniskens G.J., 2008. Clinical and molecular overlap between myopathies and inherited connective tissue diseases. *Neuromuscular Disorders,* 18 (11), 843-856.

W

Wagenmakers A.J., 1998. Muscle amino acid metabolism at rest and during exercise: role in human physiology and metabolism. *Exercice Sport Science Review,* 26, 287-314.

Wolfe R.R., 2002. Regulation of muscle protein by amino acids. *Journal of Nutrition,* 132, 3219S-3224S.

Wulf D., Emnett R., Leheska J., Moeller S., 2002. Relationships among glycolytic potential, dark cutting (dark, firm and dry) beef and cooked beef palatability. *Journal of Animal Science,* 80, 1895-1903.

Muscle_Viande.indd 113 07/09/2010 12:52:59

Partie III

Élaboration des qualités des viandes

Chapitre 9

Qualité nutritionnelle des viandes et abats de bovin

Dominique Bauchart et Gilles Gandemer

Introduction

La viande occupe une place de choix dans notre alimentation en raison de :
– son niveau de consommation, qui reste très important avec une consommation de 88 kg tec/an/habitant en 2007, dont 26,2 kg de viande de bovin adulte et 4,2 kg de viande de veau (Guesdon, 2008) ;
– sa composition, qui permet de couvrir une proportion importante des apports nutritionnels conseillés en certains nutriments (100 g de viande bovine couvre environ un tiers des apports recommandés en fer, en zinc et en vitamines B 3, B 6 et B 12) ;
– son rôle structurant de notre prise alimentaire, bon nombre de nos repas étant organisés autour d'un plat principal à base de viande ou d'un produit carné, contribuant grandement à notre équilibre alimentaire.

En France, et plus particulièrement dans les pays industrialisés, la viande, notamment celle de bovin, fait l'objet de critiques récurrentes fondées sur des études épidémiologiques qui établissent une corrélation entre le niveau de consommation de viande et la prévalence de certaines maladies (principalement le cancer du colon), sans véritablement démontrer un lien de cause à effet (Norat *et al.,* 2005). Ces critiques mettent en cause les lipides, les protéines et parfois le fer. La majorité de ces travaux recommande une réduction de notre consommation de viande bovine. Or le niveau de consommation de viande bovine est déjà tout à fait raisonnable, puisque la consommation journalière moyenne est estimée à 30 g/j/personne selon l'enquête sur les comportements et les consommations alimentaires en France du Crédoc (Hébel, 2007), ce qui correspond à la consommation de deux steaks par semaine et par habitant.

L'avancée des connaissances sur les effets nutritionnels des nutriments et l'évolution récente des règles d'informations nutritionnelles sur les aliments sont à l'origine d'une demande croissante d'informations nutritionnelles de la part des

Muscle_Viande.indd 117 07/09/2010 12:52:59

consommateurs, des scientifiques et des industriels. Ceci se traduit par des exigences de données récentes et précises sur un nombre de nutriments de plus en plus élevé. Certains nutriments ne sont devenus facilement quantifiables que grâce aux progrès récents des techniques analytiques (acide linoléique conjugué, acides gras mono-insaturés *trans,* etc.) et d'autres avaient été peu étudiés parce qu'ils n'avaient pas attiré l'attention des nutritionnistes et des épidémiologistes.

L'analyse des données bibliographiques sur la composition des viandes bovines fait apparaître une très grande hétérogénéité de la viande, inhérente à l'hétérogénéité des muscles de la carcasse liée à leurs propriétés physiologiques, aux pratiques d'élevage (type, âge, sexe et génotype des animaux, mode d'alimentation et caractéristiques des rations) et aux pratiques de découpe des morceaux qui affectent la composition des muscles et des morceaux commercialisés (rapport gras/maigre) (Evrat-Georgel, 2005). Dans un souci de fournir un ensemble complet et cohérent de données sur la qualité nutritionnelle des viandes bovines produites et consommées en France, des travaux ont été mis en œuvre en 2005-2007 à l'initiative du Centre d'information des viandes (CIV) par l'équipe « Nutriments et métabolismes » de l'unité de recherche sur les herbivores de l'Inra de Clermont-Ferrand/Theix. Les objectifs de ce travail étaient de disposer :
– de données fiables sur la composition en nutriments des viandes et abats des bovins pour actualiser les bases de données françaises du Ciqual (Centre d'information sur la qualité des aliments) ;
– d'éléments détaillés de composition en nutriments, en particulier des morceaux hétérogènes, pour délivrer au consommateur une information pédagogique qui lui permette de mieux adapter son mode de consommation à ses besoins nutritionnels.

Les données présentées ci-dessous concernent la viande bovine. Les analyses ont été effectuées sur des morceaux de viande issus de 16 vaches de réforme de race laitière (8 Holstein) et de race à viande (8 Charolaises) élevées à l'Inra dans des conditions représentatives des pratiques en France. Ces vaches ont reçu pendant sept semaines avant l'abattage une même ration à base d'ensilage de maïs *ad libitum* complétée par 1,8 kg de tourteau de soja/animal/jour. Elles ont été abattues dans des conditions standard à l'âge de 3-5 ans à un état d'engraissement moyen (3 sur l'échelle Europa). Ces choix ont permis de disposer d'un échantillon représentatif des viandes bovines commercialisées en France.

Les analyses ont porté sur onze morceaux de viande, neuf homogènes provenant d'un même muscle (tende de tranche, hampe, faux-filet, bavette d'aloyau, macreuse, paleron, joue) et deux hétérogènes (formés de plusieurs muscles adjacents : entre-côte et plat de côtes), et quatre abats (foie, rognon, langue et cœur). Ces morceaux couvrent la gamme des morceaux commercialisés en France et des pratiques culinaires des Français (grillé, braisé et bouilli). Pour les morceaux hétérogènes, les résultats se rapportent uniquement à la partie viande une fois les tissus adipeux et la trame collagénique intermusculaires éliminés au couteau, comme peut le faire le consommateur dans son assiette.

Les nutriments retenus sont ceux pour lesquels :
– la consommation de viande contribue significativement aux apports nutritionnels conseillés (ANC) (au moins 10 % pour 100 g de viande) ;
– la demande d'informations nutritionnelles est croissante (acides gras).

Muscle_Viande.indd 118 07/09/2010 12:52:59

Ce sont des composants tissulaires majeurs (matière sèche, lipides, protéines et acides gras) et des micronutriments minéraux (fer total et fer héminique, zinc, sélénium) et vitaminiques du groupe B (vitamines B 3, B 6, B 12).

Les composants tissulaires majeurs des viandes et abats

La teneur en matière sèche des viandes varie selon les morceaux (de 25,6 à 29,9 g/100 g de tissu frais cru), laquelle est constituée majoritairement de protéines (19 à 23 g/100 g) et de lipides (phospholipides et triglycérides) (tableau 9.1). Les teneurs en matière sèche et en protéines sont très dépendantes de celle des lipides totaux. Plus un morceau est riche en lipides, plus il est pauvre en eau et en protéines. La teneur en lipides des morceaux est le paramètre le plus variable de la composition des viandes (de 2,3 à 8,7 g/100 g). La teneur en lipides est peu influencée par la race (Holstein *versus* Charolais) (effet généralement non significatif). Par contre, elle est très liée au morceau considéré, puisque ce facteur explique en moyenne 55 % de la variabilité de ce paramètre (tableau 9.1).

Les morceaux les plus pauvres en lipides sont la tende de tranche (2,3 g/100 g) et la macreuse (3,4 g/100 g) et les plus riches en lipides sont l'entrecôte, la hampe et le plat de côtes (respectivement 8,7, 8,6 et 7,6 g/100 g). Le faux-filet, le paleron, la bavette et la joue présentent des teneurs intermédiaires (5,0 à 6,7 g/100 g). Même si les morceaux découpés issus des muscles à métabolisme majoritairement oxydatif tendent à être plus riches en lipides que ceux découpés issus de muscles majoritairement glycolytiques, cette relation n'est pas très étroite et la teneur en lipides des morceaux reste très dépendante de la localisation anatomique du muscle (Gandemer, 1992 ; 1995).

La teneur moyenne en lipides des morceaux est de 6 g/100 g de tissu frais. Aucun morceau n'a une teneur en lipides supérieure à 10 %, sous réserve d'éliminer les gras visibles avant la consommation dans les plats de côtes et l'entrecôte. Certains morceaux découpés dans des muscles maigres ont des teneurs en lipides très faibles (macreuse, tende de tranche). Il n'est donc pas justifié de considérer la viande bovine comme un aliment gras (Hermus et Albers, 1986).

Les abats (cœur, langue, foie, rognons) représentent un ensemble très hétérogène (tableau 9.2). Leur teneur en matière sèche varie très fortement avec le morceau considéré, soit de l'ordre de 19-22 g/100 g (rognons et cœur) à 30-32 g/100 g (foie et langue).

Le foie présente une teneur en protéines plus élevée que les autres abats (21 g/100 g *versus* 16 à 19 g/100 g pour les autres). La langue se distingue des autres abats par une très forte teneur en lipides (12 à 15 g/100 g), soit respectivement trois à cinq fois supérieure à celle du foie (4,5 g/100 g) et des rognons et du cœur (3 g/100 g).

Muscle_Viande.indd 119 07/09/2010 12:52:59

Tableau 9.1. Teneurs en matière sèche, protéines et lipides totaux, en minéraux (fer total et héminique, zinc, sélénium) et vitamines du groupe B (B 3, B 6, B 12) de neuf morceaux de viande bovine issus de vaches de réforme de races Charolaise (1re valeur) et Holstein (2e valeur) (pour 100 g de tissu frais) (d'après Bauchart *et al.,* 2008).

	Faux-filet	Entrecôte	Tende de tranche	Plat de côtes	Paleron	Macreuse	Bavette	Joue	Hampe
Nutriments majeurs									
Matière sèche (g)	29,0-29,9	30,1-31,5	25,6-25,1	28,9-29,2	28,4-26,9	25,6-25,3	26,1-26,5	27,4-26,2	29,9-27,2
Protéines (g)	22,6-22,1	21,5-20,1	23,3-22,8	21,3-21,1	21,4-21,0	22,5-21,2	20,7-20,1	22,7-21,9	19,1-19,0
Lipides (g)	6,2-7,3	7,6-9,8	2,4-2,3	7,4-7,7	7,1-6,0	3,1-3,7	5,1-6,2	4,9-5,2	9,8-7,4
Minéraux majeurs									
Fer total (mg)	2,38-2,16	2,39-2,62	2,74-2,64	2,30-2,04	2,49-2,51	2,72-2,99	3,39-3,21	3,28-3,08	3,59-3,77
Fer héminique (mg)	1,75-1,38	1,83-1,69	1,78-1,71	1,58-1,41	1,89-1,84	1,94-1,86	2,39-2,14	2,09-2,04	2,46-2,33
Zinc (mg)	3,56-2,95	5,23-5,13	3,67-3,25	5,23-4,67	4,45-5,48	4,56-4,62	7,04-6,55	2,87-2,53	4,52-4,49
Sélénium (μg)	10,8-10,5	9,8-10,4	9,8-10,3	10,4-10,5	10,0-10,4	10,5-10,8	11,1-11,1	14,2-14,6	11,5-12,0
Vitamines du groupe B									
B 3 (mg)	5,9-5,7	4,6-4,2	5,3-5,1	5,1-4,7	3,7-3,6	4,4-4,4	4,2-4,2	4,6-4,7	4,0-3,9
B 6 (mg)	0,44-0,51	0,30-0,38	0,47-0,53	0,31-0,40	0,26-0,26	0,42-0,46	0,24-0,28	0,15-0,15	0,24-0,32
B 12 (μg)	1,15-1,23	1,56-1,60	1,02-1,30	1,84-1,77	2,82-2,73	1,81-1,97	3,16-3,08	7,80-6,68	4,38-4,83

Muscle_Viande.indd 120 07/09/2010 12:52:59

Tableau 9.2. Teneurs en matière sèche, en protéines et lipides totaux, en minéraux (fer total et héminique, zinc, sélénium) et vitamines du groupe B (B 3, B 6, B 12) de quatre abats issus de vaches de réforme de races Charolaise (1re valeur) et Holstein (2e valeur) (pour 100 g de tissu frais) (d'après Bauchart *et al.,* 2008).

	Cœur	Langue	Foie	Rognons
Nutriments majeurs				
Matière sèche (g)	21,7-20,4	31,5-32,1	29,9-30,2	21,2-19,2
Protéines (g)	19,2-17,8	17,4-16,3	21,6-20,4	17,9-16,3
Lipides (g)	3,3-2,6	15,3-12,3	4,6-4,0	2,7-2,6
Minéraux majeurs				
Fer total (mg)	5,20-5,08	2,26-2,27	5,75-6,10	6,59-7,48
Fer héminique (mg)	2,63-2,34	1,69-1,64	3,06-2,03	2,78-1,84
Zinc (mg)	1,57-1,42	3,39-3,23	3,30-3,83	1,73-1,50
Sélénium (μg)	23,6-23,4	11,7-12,2	37,2-41,2	120,9-114,7
Vitamines du groupe B				
B 3 (mg)	7,0-6,5	4,4-4,1	15,7-15,2	8,0-7,9
B 6 (mg)	0,11-0,12	0,16-0,18	0,47-0,56	0,36-0,36
B 12 (μg)	8,6-8,3	5,3-4,9	86,0-101,0	19,2-22,9

Les micronutriments minéraux

Cent grammes de viande fraîche apportent de 2,04 à 3,77 mg de fer, essentiellement sous forme héminique (65 % à 75 % du fer total) (tableau 9.1). La teneur en fer de la viande dépend du morceau de viande (55 % de la variance totale) et très peu de la race (4-6 % de la variance). Par contre, ce paramètre reste très variable d'un individu à un autre (37 % à 47 % de la variance). La teneur en fer, en particulier du fer héminique, est très dépendante du type métabolique des muscles qui composent le morceau : les muscles glycolytiques (plat de côtes et faux-filet) sont les plus pauvres (2,2 à 2,3 mg/100 g), alors que les muscles les plus oxydatifs (hampe, bavette et joue) sont les plus riches (3,2 à 3,7 mg/100 g), les autres muscles (paleron, entrecôte et macreuse), muscles à métabolisme intermédiaire, apportent des quantités intermédiaires (2,5 à 2,9 mg/100 g) (tableau 9.1). Cette relation entre teneur en fer et métabolisme énergétique des muscles s'explique par le fait que les muscles oxydatifs utilisent les lipides qu'ils oxydent pour leurs besoins énergétiques. De ce fait, ces muscles ont besoin d'oxygène apporté par la myoglobine contenant du fer héminique et mettent en œuvre, pour oxyder les acides gras, des enzymes dont bon nombre contiennent du fer dans leur site actif. Les rognons, le foie et le cœur sont riches en fer (7,5 à 5,1 mg/100 g), alors que la langue en est plus pauvre (2,3 mg/100 g) (tableau 9.2). Il est important de noter que la proportion de fer héminique est nettement plus basse dans les organes que dans les muscles (30 % à 50 % *versus* 65 % à 75 %), notamment dans le cas des rognons.

La viande est riche en zinc (2,7 à 6,8 mg/100 g). Le facteur majeur de variation est le morceau (77 % de la variance du modèle). Le morceau le plus riche est la bavette (6,8 mg) et le plus pauvre est la joue (2,7 mg). Ce paramètre est lié à la localisa-

Muscle_Viande.indd 121 07/09/2010 12:52:59

tion anatomique du muscle sans qu'il soit possible de le relier au type métabolique. Le cœur et les rognons apportent des quantités de zinc plus faibles que les muscles (1,4 à 1,7 mg/100 g) (tableau 9.1), alors que le foie et la langue en apportent des quantités comparables (3,2 à 3,8 mg/100 g) (tableau 9.2).

Ces résultats sont en accord avec ceux publiés sur l'apport des viandes en fer, zinc et sélénium (Rock, 2002 ; Rogowski, 1980). Une portion de 100 g de viande de bœuf couvre de 20 % à 30 % des apports nutritionnels conseillés (ANC) en fer, zinc et sélénium de l'homme et de la femme adultes (données AFSSA-CNERNA-CNRS-ANC, 2001).

Il est important de préciser que le fer de la viande est majoritairement sous forme héminique, forme beaucoup plus assimilable que la forme non héminique (taux d'absorption de l'ordre de 25 %, au lieu de 10 % pour le fer des végétaux). Par conséquent, à quantité apportée égale, la viande assure une bien meilleure couverture des ANC que les végétaux, ANC calculés sur la base d'un taux d'assimilation moyen du fer des aliments de 10 %.

Les micronutriments vitaminiques du groupe B

La viande apporte de 3,7 à 5,8 mg/100 g de vitamine B 3, ou niacine (tableau 9.1). Si la race affecte peu le contenu en B 3 des morceaux, ce paramètre dépend à parts égales du morceau et de l'individu. Les morceaux composés de muscles glycolytiques tendent à être plus riches en B 3 que ceux composés de muscles oxydatifs. Les abats sont plus riches en B 3 que les muscles, à l'exception de la langue (4,1 à 4,4 mg/100 g) (tableau 9.2) : le cœur et les rognons apportent 6,5 à 8,0 mg/100 g, et le foie, plus de 15,0 mg/100 g. Ainsi, 100 g de viande couvrent de 20 % à 40 % d'ANC chez les adultes, alors que 100 g de foie en couvrent 100 %.

La viande est une source de vitamine B 6, ou pyridoxine, avec des apports de 0,15 à 0,51 mg/100 g (tableau 9.1). Ce paramètre dépend du muscle et de l'individu. Même si les morceaux formés de muscles oxydatifs tendent à en contenir plus que ceux composés de muscles glycolytiques, le lien entre ce paramètre et le type métabolique des muscles n'est pas étroit. Le cœur et la langue sont les abats les moins riches en B 6 (0,11 à 0,18 mg/100 g), alors que le foie et les rognons en sont nettement plus riches (0,36 à 0,56 mg) (tableau 9.2). La consommation de 100 g de viande ou d'abats couvre de 10 % à 30 % des ANC.

La viande est riche en vitamine B 12 avec des apports de 1,2 à 7,2 μg/100 g selon le morceau considéré (tableau 9.1). Ce paramètre est étroitement lié au morceau (93 % de la variabilité). Les morceaux composés de muscles glycolytiques (faux-filet, tende de tranche, plat de côtes, entrecôte) en sont les plus pauvres (1 à 3 μg/100 g), alors que ceux découpés dans les muscles oxydatifs (joue, hampe et bavette) en sont plus riches (4,4 à 7,8 μg/100 g).

Dans le cas des abats, si le cœur et la langue en présentent des teneurs voisines de celles des muscles (respectivement 8,5 et 5,1 μg/100 g), le foie en est beaucoup plus riche (86 à 101 μg), les rognons étant en position intermédiaire (19 à 23 μg) (tableau 9.2). La consommation de 100 g des morceaux des viandes les plus pauvres

Muscle_Viande.indd 122 07/09/2010 12:52:59

en B 12 couvre plus de 50 % des ANC, et celle de la majorité des morceaux, 100 % des ANC. Les rognons et le foie apportent des quantités de 10 à 40 fois supérieures aux ANC. Ces résultats concernant l'apport du groupe B des viandes sont cohérents avec ceux publiés antérieurement (Rock, 2002 ; Rogowski, 1980).

Une teneur en lipides fortement dépendante de celle en triglycérides

Les lipides totaux des viandes et abats sont constitués de lipides neutres (LN) et de phospholipides (PL) (tableau 9.3). Les lipides neutres des produits carnés bovins sont composés :
– dans les viandes, de triglycérides (94 % des LN) stockés dans les tissus adipeux inter et intramusculaires associés, pour une faible part, à du cholestérol libre (1,8 %) et des esters de cholestérol (0,7 %), des acides gras libres (1,5 %) et des glycérides partiels (diglycérides et monoglycérides : 1,3 %) (Habeanu *et al.,* 2008 ;
– dans les abats, de triglycérides et de cholestérol, notamment dans le foie (86-90 % et 10-14 % des lipides neutres respectivement) et les rognons (63-66 % et 34-37 % des lipides neutres respectivement).

Les phospholipides sont constitués dans les viandes et abats par les phosphatidyl choline (lécithine) et éthanolamine (Bauchart *et al.,* 2008 et secondairement par les phosphatidyl inositol et sérine, des cardiolipides et la sphingomyiéline, tous localisés dans les membranes cellulaires. Les phospholipides des rognons et surtout du foie contiennent également des cardiolipides (Homan et Anderson, 1998).

Les acides gras représentent environ 90 % du poids des triglycérides, alors qu'ils ne représentent que 66 % du poids des phospholipides. Si la teneur en phospholipides reste relativement constante dans les viandes (0,6 à 0,9 g/100 g de viande fraîche), elle est quantitativement plus importante dans les abats, notamment dans le foie (2,7 g), le cœur (1,7 g) et les rognons (1,6 g) (tableau 9.3). Néanmoins, la teneur en lipides des viandes est étroitement corrélée à celle en triglycérides, ce qui explique que le rapport acides gras totaux/lipides totaux varie de 0,87 pour les viandes les plus grasses (hampe) à 0,80 pour les viandes les plus maigres (tende de tranche).

Pour les abats (sauf la langue), du fait de leur richesse en phospholipides, le rapport acides gras totaux/lipides totaux est de 20 % environ plus faible que celui de la viande, soit une valeur comprise entre 0,59 et 0,71 (tableau 9.3). La langue, particulièrement riche en lipides (15,3 g/100 g de tissu frais) sous forme essentiellement de triglycérides (14,6 % de tissu frais), présente un rapport acides gras totaux/lipides totaux de 0,87 très comparable à celui des viandes les plus grasses (hampe, muscle de l'entrecôte ou du plat de côtes).

L'élimination des tissus adipeux visibles (intermusculaires et périphériques) des morceaux de viande hétérogènes par parage au couteau entraîne une baisse de leur teneur en triglycérides et donc de leur teneur en lipides totaux. Ainsi, il a été mesuré qu'avec le plat de côtes, dont la teneur en lipides totaux s'élève à 20-22 g/100 g de tissu frais, cette teneur en lipides est réduite à 9 g (– 60 %) par simple élimination, au couteau, du gras visible (Bauchart *et al.,* 2008).

Muscle_Viande.indd 123 07/09/2010 12:52:59

Tableau 9.3. Teneurs (g/100 g de tissu frais) en lipides, acides gras, lipides polaires et neutres et triglycérides totaux des morceaux de viande et des abats issus de vaches de réforme de races Charolaise (1re valeur) et Holstein (2e valeur) (d'après Bauchart *et al.,* 2008).

	Lipides totaux	Lipides polaires	Lipides neutres	Triglycérides	Acides gras	Acides gras /lipides
Muscles						
Faux-filet	6,2-7,3	0,7-0,7	5,5-6,6	5,4-6,6	5,3-6,3	0,85-0,86
Joue	4,9-5,2	1,0-0,9	3,9-4,3	3,8-4,3	4,0-4,3	0,82-0,83
Tende de tranche	2,4-2,3	0,6-0,7	1,7-1,6	1,7-1,6	1,9-1,8	0,80-0,79
Macreuse	3,1-3,7	0,6-0,7	2,4-3,0	2,3-2,9	2,5-3,0	0,81-0,82
Paleron	7,1-6,0	0,7-0,6	6,4-5,4	6,4-5,3	6,1-5,1	0,85-0,85
Hampe	9,8-7,4	0,9-0,8	8,9-6,6	8,8-6,6	8,4-6,3	0,86-0,85
Bavette	5,1-6,2	0,7-0,6	4,4-5,6	4,4-5,6	4,3-5,3	0,84-0,86
Muscle entrecôte	7,7-9,8	0,6-0,6	7,0-9,2	7,0-9,2	6,6-8,5	0,86-0,87
Muscle plat de côtes	7,4-7,7	0,6-0,6	6,8-7,1	6,8-7,1	6,4-6,7	0,86-0,86
Abats						
Cœur	3,3-2,6	1,7-1,6	1,6-1,0	1,5-0,9	2,4-1,7	0,71-0,67
Langue	15,3-12,3	0,8-0,7	14,6-11,6	14,4-11,4	13,3-10,6	0,87-0,86
Foie	4,6-4,0	2,7-2,5	1,9-1,5	1,7-1,3	3,2-2,7	0,69-0,67
Rognons	2,7-2,6	1,6-1,3	1,2-1,3	0,8-0,9	1,6-1,6	0,59-0,60

▸▸ Les acides gras de la viande : un contenu significatif en acides gras polyinsaturés à chaîne longue

Acides gras saturés (AGS) très majoritairement linéaires

La composition des AGS linéaires des viandes des vaches de races Charolaise et Holstein (tableau 9.4), déterminée par CPG sur colonne capillaire polaire à haute résolution, présente des différences significatives essentiellement liées à la localisation et aux types métaboliques des fibres musculaires, la race ayant peu d'influence sur ce paramètre.

Les AGS linéaires représentent 41 % à 52 % des AG totaux, les muscles les plus pauvres en lipides présentant les teneurs en AGS linéaires les plus faibles (41,1-43,1 % pour la tende de tranche, 42,6-44,8 % pour la macreuse), et inversement les muscles les plus riches en lipides présentant les teneurs en AGS linéaires les plus élevées (51,7 % pour la hampe, 50,0-51,4 % pour le muscle de l'entrecôte). Ceci s'explique par la grande richesse en AGS linéaires des triglycérides.

Qualitativement, les AGS pairs sont dominants dans toutes les viandes étudiées. Ils sont dominés par l'acide palmitique (16:0) (21-29 % des AG totaux), jugé indésirable pour la santé humaine car proathérogène, suivi de l'acide stéarique (18:0) (12-22 %), jugé neutre ou bénéfique pour l'homme.

Muscle_Viande.indd 124 07/09/2010 12:52:59

Tableau 9.4. Composition centésimale en acides gras saturés et mono-insaturés des lipides de neuf morceaux de viande issus de vaches de réforme de races Charolaise (1re valeur) et Holstein (2e valeur) (en % des acides gras totaux) (d'après Bauchart *et al.,* 2008).

Acides gras	Faux-filet	Entrecôte	Tende de tranche	Plat de côtes (muscle)	Paleron	Macreuse	Bavette	Joue	Hampe
14:0	2,9-3,4	3,1-3,7	2,0-2,7	3,2-3,9	2,5-3,1	2,3-3,1	2,6-3,4	2,1-2,8	2,5-2,9
15:0	0,5-0,3	0,7-0,4	0,4-0,2	0,6-0,4	0,6-0,3	0,5-0,3	0,6-0,4	0,6-0,4	0,5-0,3
16:0	28,0-28,3	29,0-29,0	25,1-25,9	27,5-28,8	26,0-24,9	25,7-26,2	25,5-26,3	21,1-21,1	26,1-25,0
17:0	1,3-0,9	1,5-1,1	1,1-0,8	1,3-1,0	1,5-1,0	1,2-0,9	1,5-1,0	1,8-1,4	1,6-1,1
18:0	13,2-13,2	15,4-17,0	12,1-13,3	14,3-14,9	14,3-14,7	12,5-14,1	13,1-13,7	15,4-17,4	20,6-22,1
Σ saturés linéaires	**46,2-46,4**	**50,0-51,4**	**41,1-43,1**	**47,1-49,2**	**45,3-44,3**	**42,6-44,8**	**43,7-45,1**	**41,2-43,4**	**51,7-51,7**
Σ saturés ramifiés	**1,8-1,0**	**2,0-1,1**	**1,5-0,8**	**1,9-1,1**	**2,0-1,1**	**1,7-0,9**	**1,9-1,0**	**1,9-1,3**	**1,9-1,0**
Σ saturés totaux	**48,0-47,4**	**52,0-52,5**	**42,7-43,9**	**49,1-50,3**	**47,3-45,3**	**44,3-45,8**	**45,5-46,1**	**43,1-44,7**	**53,6-52,8**
16:1 Δ9*trans*	1,1-0,7	1,2-0,8	1,0-0,7	1,1-0,7	1,2-0,9	1,1-0,8	1,2-0,7	1,2-0,9	1,2-0,9
18:1 Δ9*trans*	0,3-0,2	0,2-0,2	0,3-0,3	0,3-0,2	0,3-0,3	0,3-0,3	0,3-0,3	0,3-0,3	0,3-0,3
18:1 Δ 10 + 11*trans*	0,9-0,7	1,1-1,0	0,5-0,5	1,0-0,8	0,8-0,8	0,6-0,6	0,8-0,7	0,8-1,1	0,9-0,9
Σ AGMI *trans*	**2,3-1,6**	**2,5-2,0**	**1,9-1,5**	**2,5-1,8**	**2,4-2,0**	**2,0-1,7**	**2,2-1,7**	**2,3-2,3**	**2,4-2,1**
16:1 Δ9*cis*	4,1-5,3	3,2-3,7	3,1-4,5	4,1-5,0	3,3-4,4	3,5-4,6	3,9-5,3	2,7-3,2	2,0-2,6
18:1 Δ9*cis*	35,4-37,3	33,8-34,8	34,9-35,7	35,4-35,2	36,0-37,7	34,6-35,4	35,2-36,3	33,1-32,6	32,6-32,9
18:1 Δ11*cis*	1,5-1,4	1,3-1,2	1,6-1,5	1,4-1,4	1,5-1,6	1,6-1,5	1,9-1,8	2,2-2,0	1,1-1,1
Σ AGMI *cis*	**43,6-46,6**	**40,7-42,0**	**42,1-44,2**	**43,7-44,2**	**43,3-46,2**	**42,1-43,8**	**43,8-46,0**	**40,6-40,3**	**37,5-38,3**
Σ AGMI totaux	**45,9-48,2**	**43,2-44,0**	**44,0-45,7**	**46,2-46,0**	**45,7-48,2**	**44,1-45,5**	**46,0-47,7**	**42,9-42,6**	**37,9-40,4**

Muscle_Viande.indd 125 07/09/2010 12:52:59

D'autres AGS linéaires sont présents significativement comme l'acide myristique (14:0) (2,3-3,7 %) et le 17:0 (0,8-1,8 %), les autres AGS linéaires ne dépassant pas chacun 0,3 % des AGS linéaires totaux (tableau 9.4).

Dans les abats, la proportion d'AGS linéaires pairs varie plus que celle des viandes, soit de 37,1 % (cœur) à 42,6 % (langue) des AG totaux (tableau 9.5).

Qualitativement, le 16:0 reste le plus abondant dans la langue (22-23 % des AG totaux), alors que le 18:0 est le plus abondant dans le foie (9-11 %). Les autres AGS linéaires sont, comme dans le cas des viandes, très minoritaires (tableau 9.4).

Tableau 9.5. Composition centésimale en acides gras saturés et mono-insaturés des lipides de quatre abats issus de vaches de réforme de races Charolaise (1re valeur) et Holstein (2e valeur) (en % des acides gras totaux) (d'après Bauchart *et al.,* 2008).

Acides gras	Cœur	Langue	Foie	Rognons
14:0	1,3-1,3	2,6-3,2	0,8-0,6	0,8-0,7
15:0	0,4-0,3	0,8-0,5	0,3-0,2	0,5-0,3
16:0	15,7-14,5	24,1-22,9	11,9-8,9	15,7-15,4
17:0	1,3-0,8	1,9-1,3	1,3-1,6	1,0-1,0
18:0	17,9-16,6	12,9-12,6	23,2-28,3	13,9-13,6
Σ saturés linéaires	**37,1-34,2**	**42,6-40,8**	**37,9-40,3**	**32,6-31,8**
Σ saturés ramifiés	**1,7-1,2**	**2,1-1,5**	**1,8-1,8**	**1,3-1,0**
Σ saturés totaux	**38,8-35,3**	**44,7-42,2**	**39,8-42,1**	**33,9-32,8**
16:1 Δ9*trans*	1,0-0,8	1,3-1,0	0,8-0,9	0,7-0,7
18:1 Δ9*trans*	0,2-0,2	0,3-0,2	0,2-0,2	0,2-0,2
18-1 Δ10 + 11*trans*	0,7-0,7	0,9-1,4	0,6-0,6	0,4-0,3
Σ AGMI *trans*	**2,1-1,8**	**2,5-2,6**	**1,8-1,9**	**1,5-1,4**
16:1 Δ9*cis*	1,9-2,8	3,7-4,4	0,9-0,5	0,7-0,9
18:1 Δ9 + 10*cis*	20,2-19,1	36,6-38,8	9,5-8,3	13,2-14,2
18:1 Δ11*cis*	1,6-1,6	2,1-2,2	0,9-0,9	2,1-2,8
Σ AGMI *cis*	**26,2-25,7**	**45,6-48,5**	**12,8-11,9**	**17,7-19,7**
Σ AGMI totaux	**28,3-27,5**	**48,1-51,1**	**14,6-13,8**	**19,2-21,1**

Comparés aux AGS linéaires pairs, les AGS linéaires impairs (15:0 et 17:0) représentent une fraction très minoritaire des AG saturés linéaires totaux, soit de 3,6-4,0 % pour l'ensemble des viandes, mais 4,0-6,5 % dans le cas des abats.

Les acides gras saturés à chaîne ramifiée, d'origine bactérienne, sont synthétisés au niveau du rumen. Ils présentent un groupement méthyle situé sur le carbone n-1 (iso) ou n-2 (antéiso) par rapport au carbone C de l'extrémité CH3. Ils représentent 0,9 % à 2,0 % des AG totaux dans les viandes considérées (tableau 9.4). Ils sont, en moyenne, 1,8 fois plus abondants dans les viandes des vaches charolaises que frisonnes, bien que les animaux aient tous reçu la même ration à base d'ensilage de maïs. Ce sont des acides principalement de type iso 14, 15, 16, 17 et 18 et antéiso 15, la forme antéiso 17 n'étant présente qu'à l'état de traces.

Les AGS ramifiés dominants sont l'iso 17 (0,4-0,7 % des AG totaux), l'iso 16 (0,2-0,4 %) et l'antéiso 15 (0,1 % à 0,3 %), les autres formes ne dépassant pas 0,2 % des AG totaux. L'acide phytanique (acide hexadécanoïque tétra méthyle), corres-

Muscle_Viande.indd 126 07/09/2010 12:52:59

pondant à la forme acide du phytol présent dans les fourrages verts consommés, est produit dans le rumen sous l'action des bactéries. Il a été identifié dans les acides gras des lipides des viandes, mais sa teneur est faible (0,1 à 0,2 % des AG totaux) (tableau 9.4). Les abats contiennent les mêmes AGS ramifiés que les viandes, principalement l'iso 17 (35-45 % des AG ramifiés totaux) et secondairement l'iso 16 (11-14 %) et l'iso 18 (8-10 %) (tableau 9.5).

Acides gras mono-insaturés : une double liaison de type *cis* majoritaire, mais des formes *trans* diversifiées et de valeur santé variable

Les acides gras mono-insaturés (AGMI) de type cis correspondent à une des familles majeures d'acides gras dans les viandes bovines. Leurs proportions varient de 37,5 % à 46,6 % des AG totaux des viandes (tableau 9.4). Ils sont représentés principalement par les AGMI Δ9 (double liaison située à 9 carbones de la fonction acide) 14:1, 16:1, 17:1, 18:1 et 20:1, notamment le 18:1 Δ9 (acide oléique) (32-38 % des AG totaux) et le 16:1 Δ9 (acide palmitoléique) (2-5 %). Les autres AGMI *cis*, beaucoup plus minoritaires, sont principalement représentés par les différents isomères de position de la double liaison de l'acide oléique, notamment l'acide *cis* vaccénique (18:1 Δ11*cis*) (1,1-2,2 % des AG totaux). La proportion d'AGMI *cis* totaux des différentes viandes est relativement stable (42-47 % des AG totaux), sauf dans le cas de la hampe (38 %) (tableau 9.4).

Dans les abats, la proportion d'AGMI *cis* est extrêmement variable, soit de 12 % (foie) et 19 % (rognons) à 49 % (langue) des AG totaux (tableau 9.5). Comme dans les viandes, l'acide oléique (18:1 Δ9*cis*) est l'AGMI *cis* dominant (72 % à 81 % des AGMI *cis* totaux), le 18:1 Δ11*cis* étant particulièrement abondant dans les rognons (13,5 %) comparativement aux autres abats tels la langue (4,5 %), le cœur (6,2 %) et le foie (7,2 %) (tableau 9.5).

Les AGMI trans représentent une classe quantitativement minoritaire des AGMI totaux des viandes, soit 1,5 à 2,5 % des AG totaux (tableau 9.4), mais importante en terme de valeur santé pour l'homme. Dans le cas du 18:1 *trans,* onze isoformes ont été identifiées, allant de la position Δ6 à Δ16 (Bispo-Villar *et al.,* 2009), les formes Δ9*trans* et Δ10*trans* étant considérées comme indésirables pour la santé humaine car proathérogènes et prodiabétiques et la forme Δ11*trans* comme bénéfique étant antiathérogène (Dalainas et Ioannou, 2008).

Les AGMI *trans* totaux sont représentés principalement par le 16:1 Δ9*trans* (45-50 % des AGMI *trans*) et le 18:1 Δ11*trans* (acide vaccénique) avec le Δ10*trans* (30-45 %) et secondairement par le 18:1 Δ9*trans* (13-18 %). Les AGMI *trans,* notamment l'acide vaccénique, sont plus abondants dans les viandes grasses (2,0 % à 2,5 % des AG totaux) que dans les viandes maigres (1,5-2,0 %) (tableau 9.4).

Dans les abats, les AGMI *trans* varient dans la même gamme de proportions que dans les viandes, soit de 1,5 % (rognons) à 2,3 % (joue). Comme dans les viandes, ils sont dominés par le 16:1 Δ9*trans* (45-48 % des AGMI *trans* totaux) et secondairement par le 18:1 Δ11 (+ 10) *trans* (24-47 %), le 18:1 Δ9*trans* étant là encore très minoritaire (10-14 %).

Muscle_Viande.indd 127 07/09/2010 12:52:59

Acides gras polyinsaturés des séries n-6 et n-3 : des proportions bien équilibrées dans les viandes et les abats

Les AGPI à 18 C et deux doubles liaisons *cis* sont représentés essentiellement par le 18:2 n-6 *cis cis* (acide linoléique, LA) (1,2-4,5 % des AG totaux) associé à plusieurs isomères minoritaires de type 18:2 *cis trans, trans cis* et *trans trans* (au total, 0,5 à 0,7 % des AG totaux des viandes).

La proportion de 18:2 n-6 *cis cis* est plus élevée dans les viandes maigres telles que la tende de tranche (3,5-4,5 % des AG totaux), la macreuse (3,2-4,2 %) et la bavette (2,4-3,6 %) que dans les viandes plus riches en lipides (paleron : 2,3-2,6 % ; faux-filet : 1,5-2,1 %) ou très riches en lipides (entrecôte : 1,4-1,9 % ; plat de côtes : 1,2-1,6 %) (tableau 9.6). Ceci s'explique par la plus grande proportion de phospholipides dans les lipides des viandes maigres, fraction lipidique très riche en acide linoléique.

Seule la hampe, bien que très riche en lipides, possède une teneur en 18:2 n-6 *cis cis* relativement plus élevée (2,6-2,8 %).

Dans les abats, la proportion de 18:2 n-6 *cis cis* (3,1 % à 15,1 % des AG totaux) est beaucoup plus élevée et plus variable que dans les viandes (tableau 9.7). Elle est la plus élevée dans le cœur (13,1-15,1 %) et les rognons (14,7-15,1 %), pauvres en triglycérides et donc proportionnellement plus riches en phospholipides comparés au foie (6,4 %), et surtout à la langue (3,1 %). Les 18:2 *trans* sont, comme dans les viandes, faiblement déposés dans les abats (0,5-0,7 %), avec une proportion plus élevée dans la langue (0,7-0,9 %) (tableau 9.7).

Les AGPI conjugués à 18 C (pour *conjugated linoleic acid,* CLA) sont des AG présents en faible proportion. L'acide ruménique (9*cis,* 11*trans* 18:2), synthétisé à partir de l'acide vaccénique (18:1 Δ11*trans*), représente la forme très majoritaire dans les viandes. En fait, les deux doubles liaisons conjuguées existent sous différentes formes, *cis trans*, *trans cis*, *cis cis* et *trans trans,* lesquelles sont situées à différentes positions le long de la chaîne hydrocarbonée (Dannenberger *et al.,* 2005 ; De la Torre *et al.,* 2006a). Ces différents isomères de CLA sont préférentiellement estérifiés dans les triglycérides, fraction lipidique dans laquelle ils peuvent être quantifiés (Bauchart *et al.,* 2002c ; Scollan *et al.,* 2005), mais ne représentent guère plus de 10 % des CLA totaux. L'acide ruménique et ses isomères représentent un ensemble modeste (0,2-0,4 % des AG totaux) dans les viandes bovines, comme généralement dans les autres produits issus des ruminants (lait, fromages), mais leur synthèse peut être induite avec des rations enrichies en AGPI n-3 (Bauchart *et al.,* 2005 ; Scollan *et al.,* 2005). Leur plus grande abondance dans les triglycérides des tissus adipeux, sites de leur biosynthèse (Gruffat *et al.,* 2008) avec la glande mammaire, explique qu'ils soient plus abondants dans les viandes riches en lipides (hampe, entrecôte, plat de côtes : 0,3-0,5 % des AG totaux) que dans les viandes maigres (tente de tranche et macreuse : 0,2-0,3 %) (tableau 9.6). Ces valeurs sont à rapprocher des valeurs de l'acide vaccénique (18:1 Δ11*trans*), lequel est lui aussi plus abondant dans les viandes les plus grasses que dans les viandes plus maigres (tableau 9.6) (Scollan *et al.,* 2005). Dans les abats, la proportion en CLA totaux, majoritairement de l'acide ruménique, est comparable à celle mesurée dans les viandes (tableau 9.7).

Muscle_Viande.indd 128 07/09/2010 12:52:59

Tableau 9.6. Composition centésimale en acides gras polyinsaturés des lipides totaux de neuf viandes issues de vaches de réforme de races Charolaise (1re valeur) et Holstein (2e valeur) (en % des acides gras totaux) (d'après Bauchart *et al.,* 2008).

Acides gras polyinsaturés	Faux-filet	Entrecôte	Tende de tranche	Plat de côtes (sans os)	Paleron	Macreuse	Bavette	Joue	Hampe
18:2 n-6 *trans trans*	0,2-0,2	0,1-0,2	0,1-0,2	0,2-0,2	0,2-0,2	0,2-0,2	0,2-0,2	0,2-0,2	0,1-0,2
18:2 n-6 *cis trans*	0,3-0,2	0,3-0,3	0,3-0,2	0,3-0,2	0,3-0,3	0,3-0,2	0,3-0,2	0,2-0,3	0,3-0,2
Σ AGPI n-6 *trans*	**0,6-0,5**	**0,6-0,7**	**0,5-0,5**	**0,6-0,6**	**0,6-0,7**	**0,6-0,6**	**0,5-0,5**	**0,5-0,7**	**0,5-0,6**
18:2 n-6 *tous cis* (LA)	2,1-1,5	1,9-1,4	4,5-3,5	1,6-1,2	2,6-2,3	4,2-3,2	3,6-2,4	5,8-5,8	2,6-2,8
20:3 n-6 *tous cis*	0,2-0,2	0,2-0,1	0,7-0,6	0,2-0,2	0,3-0,3	0,6-0,4	0,4-0,3	0,5-0,5	0,2-0,2
20:4 n-6 *tous cis* (ARA)	0,4-0,5	0,4-0,2	2,0-1,7	0,5-0,4	0,7-0,8	1,6-1,3	0,7-0,7	2,3-2,0	0,7-0,9
Σ AGPI n-6 *cis*	**2,9-2,3**	**2,6-1,8**	**7,6-6,1**	**1,4-1,2**	**3,9-3,6**	**4,5-5,2**	**5,0-3,5**	**9,1-8,6**	**3,7-4,2**
Σ AGPI n-6	**3,5-2,8**	**3,3-2,4**	**8,1-6,6**	**3,0-2,4**	**4,5-4,3**	**7,3-5,7**	**5,5-4,0**	**9,6-9,3**	**4,3-4,7**
18:3 n-3 *tous cis* (ALA)	0,5-0,4	0,5-0,3	0,9-0,7	0,4-0,3	0,6-0,5	0,8-0,6	0,7-0,5	1,0-0,9	0,5-0,5
20:3 n-3 *tous cis*	0,3-0,0	0,0-0,0	0,2-0,1	0,0-0,0	0,1-0,0	0,1-0,1	0,0-0,0	0,0-0,0	0,1-0,1
20:5 n-3 *tous cis* (EPA)	0,2-0,2	0,1-0,1	0,8-0,7	0,1-0,1	0,2-0,2	0,5-0,4	0,3-0,2	0,4-0,4	0,2-0,3
22:5 n-3 *tous cis* (DPA)	0,6-0,5	0,4-0,2	2,0-1,4	0,5-0,3	0,8-0,8	1,4-1,1	1,1-0,7	1,7-1,2	0,7-0,7
Σ AGPI n-3	**1,8-1,0**	**1,0-0,6**	**4,3-3,1**	**1,1-0,8**	**1,8-1,6**	**3,2-2,5**	**2,3-1,6**	**3,5-2,7**	**1,6-1,7**
9cis, 11*trans* 18:2 (CLA)	0,3-0,3	0,3-0,3	0,3-0,2	0,3-0,3	0,3-0,3	0,3-0,3	0,3-0,3	0,3-0,3	0,2-0,2
Σ CLA	**0,4-0,3**	**0,3-0,3**	**0,3-0,2**	**0,4-0,3**	**0,4-0,4**	**0,3-0,3**	**0,4-0,3**	**0,3-0,4**	**0,3-0,3**
Σ AGPI	**5,6-4,1**	**4,6-3,4**	**12,7-10,0**	**4,5-3,5**	**6,7-6,2**	**10,8-8,5**	**8,2-6,0**	**13,5-12,4**	**6,2-6,7**
Insaturés/saturés	1,0-1,0	0,8-0,8	1,0-1,0	0,9-0,9	1,0-1,1	1,0-1,0	1,0-1,0	1,0-1,0	0,7-0,8
AGPI/saturés	0,1-0,1	0,1-0,1	0,3-0,2	0,1-0,1	0,1-0,1	0,2-0,2	0,2-0,1	0,3-0,3	0,1-0,1
AGPI n-6/AGPI n-3	2,0-2,7	3,4-4,0	1,9-2,2	2,9-3,4	2,5-2,8	2,3-2,3	2,5-2,6	2,8-3,5	2,7-2,8
18:2 n-6/18:3 n-3	4,3-4,3	4,1-4,2	4,7-5,4	4,1-4,3	4,2-5,0	5,2-5,4	4,9-5,0	5,6-6,4	4,9-5,5

Muscle_Viande.indd 129 07/09/2010 12:52:59

Les AGPI à 18 carbones de la série n-3 sont représentés principalement par l'acide linolénique (18:3 n-3, ALA), indispensable car non synthétisé par l'organisme animal ou humain et essentiel pour le fonctionnement cellulaire. Cet acide gras est préférentiellement estérifié dans les phospholipides des membranes cellulaires. Sa proportion dans les AG des viandes est modeste (0,3 à 0,9 % des AG totaux). Les valeurs les plus élevées sont mesurées dans les viandes maigres comme la tende de tranche (0,7-0,9 %) et la macreuse (0,6-0,8 %), les plus faibles dans les viandes grasses comme le plat de côtes (0,3-0,4 %), l'entrecôte (0,3-0,5 %) ou la hampe (0,5 %) (tableau 9.6). La consommation journalière de 100 g de viande bovine fournit en moyenne 15 à 40 mg de 18:3 n-3, ne couvrant environ que 0,75 % à 2,0 % de l'ANC (2 g) pour l'homme adulte et 0,94 % à 2,5 % de l'ANC (1,6 g) pour la femme adulte (AFSSA-CNERNA-CNRS-ANC, 2001). Le rapport 18:2 n-6/18:3 n-3 des viandes bovines est relativement constant, compris entre 4,1 et 5,4 (tableau 9.6). Ce rapport répond bien à l'équilibre qualitatif recherché entre ces deux AG dont l'ANC est de l'ordre de 5 pour l'homme ou la femme adulte. Dans les abats, la proportion de 18:3 n-3 est légèrement plus élevée que dans les viandes, comprise entre 0,5 % (foie) et 1,4 % (cœur) des AG totaux (tableau 9.7). Ainsi, 100 g d'abats fournissent 14 mg à 84 mg de 18:3 n-3 couvrant (comme les viandes bovines) 0,75 % à 4,2 % des ANC pour l'homme adulte et 0,94 % à 5,25 % des ANC de la femme adulte (AFSSA-CNERNA-CNRS-ANC, 2001). Le rapport 18:2 n-6/18:3 n-3 des abats de bovin est, à la différence des viandes, beaucoup plus variable (de 4,1 à 20,9), avec des valeurs parfois très supérieures à la valeur de 5 recommandée dans les ANC (tableau 9.7).

Les AGPI à longue chaîne (AGPI LC) des séries n-6 et n-3 sont présents dans les viandes dans des proportions significatives mais très variables, tant pour la série n-6 (0,4-3,1 % des AG totaux) que pour de la série n-3 (0,3-3,3 %). Ces acides gras sont localisés quasi exclusivement dans les phospholipides des membranes.

Les proportions d'AGPI LC n-6 sont plus élevées dans les viandes maigres comme le tende de tranche (2,0-3,1 % des AG totaux) et la macreuse (2,0-2,6 %) que dans l'ensemble des autres viandes, dont la proportion varie de 0,4 à 1,4 %. Qualitativement, les AGPI LC n-6 sont représentés majoritairement par l'acide arachidonique (20:4 n-6) (0,2 à 2 % des AG totaux) et secondairement par le 20:3 n-6 (0,1 à 0,6 %) et le 22:4 n-6 (< 0,4 %) (tableau 9.6). Les abats contiennent généralement des proportions d'AGPI LC n-6 élevées, mais très variables selon l'abat considéré. Si les valeurs sont proches de celles des viandes dans la langue (0,85 % des AG totaux), elles sont très largement supérieures dans le cœur (10 %) et surtout dans les rognons (17,5 %) et le foie (18 %), apportant principalement du 20:4 n-6 (8-13,5 %) et du 20:3 n-6 (3-7 % des AG totaux) (tableau 9.7).

La composition des AGPI LC n-3 varie de façon analogue à celle des AGPI LC n-6 totaux dans les viandes (0,3-3,3 % des AG totaux) (tableau 9.6). Les AGPI LC n-3 dominants dans les viandes sont le 22:5 n-3 (DPA, 55-75 % des AGPI LC n-3) et très secondairement le 20:5 n-3 (EPA, 15-26 % des AGPI LC n-3). Le 22:6 n-3 (DHA), très important pour la croissance et le fonctionnement cellulaire, notamment pour les fonctions cognitives du cerveau, n'est présent qu'à l'état de traces, malgré la présence significative du DPA précurseur métabolique du DHA (tableau 9.6).

Muscle_Viande.indd 130 07/09/2010 12:53:00

Tableau 9.7. Composition centésimale en acides gras polyinsaturés des lipides totaux de quatre abats issus de vaches de réforme de races Charolaise (1re valeur) et Holstein (2e valeur) (en % des acides gras totaux) (d'après Bauchart *et al.,* 2008).

Acides gras polyinsaturés	Cœur	Langue	Foie	Rognons
18:2 n-6 *trans trans*	0,1-0,1	0,2-0,3	0,1-0,2	0,1-0,1
18:2 n-6 *cis trans*	0,2-0,2	0,3-0,3	0,3-0,3	0,2-0,2
Σ AGPI n-6 *trans*	**0,5-0,6**	**0,7-0,9**	**0,5-0,7**	**0,5-0,5**
18:2 n-6 *cis cis* (LA)	13,1-15,1	3,0-3,1	6,3-6,4	15,0-14,7
20:3 n-6 *tous cis*	1,5-1,8	0,2-0,2	6,8-6,8	2,7-2,6
20:4 n-6 *tous cis* (ARA)	6,8-7,7	0,5-0,5	7,8-7,8	13,5-13,4
22:4 n-6 *tous cis*	0,6-0,7	0,2-0,1	3,2-2,6	0,9-0,8
Σ AGPI n-6 *cis*	**22,2-25,6**	**3,8-3,9**	**24,7-24,2**	**32,7-32,1**
Σ AGPI n-6	**22,7-26,2**	**4,5-4,8**	**25,3-25,0**	**33,2-32,5**
18:3 n-3 *tous cis* (ALA)	1,3-1,4	0,7-0,7	0,5-0,5	0,7-1,0
20:3 n-3 *tous cis*	0,3-0,2	0,1-0,0	0,1-0,1	0,3-0,3
20:4 n-3 *tous cis*	0,3-0,4	0,1-0,1	0,2-0,9	0,2-0,2
20:5 n-3 *tous cis* (EPA)	2,0-2,4	0,2-0,1	1,8-1,9	2,8-3,0
22:5 n-3 *tous cis* (DPA)	2,9-3,0	0,9-0,5	12,8-10,5	6,4-5,3
22:6 n-3 *tous cis* (DHA)	0,3-0,2	0,0-0,0	2,6-1,7	1,3-0,8
Σ AGPI n-3	**7,0-7,7**	**2,0-1,4**	**17,9-15,6**	**11,7-10,6**
9cis 11*trans* CLA	0,2-0,2	0,3-0,4	0,2-0,1	0,2-0,2
Σ CLA	**0,2-0,2**	**0,3-0,4**	**0,5-0,7**	**0,4-0,5**
Σ AGPI	**30,1-34,3**	**6,9-6,6**	**43,8-41,6**	**45,5-43,9**
AGPI/saturés	0,8-1,0	0,2-0,2	1,1-1,0	1,3-1,3
AGPI n-6/AGPI n-3	3,3-3,5	2,3-3,5	1,4-1,7	2,8-3,1
18:2 n-6/18:3 n-3	10,3-11,2	4,1-4,7	12,0-12,6	20,9-14,5

Dans le cas des abats, la proportion en AGPI LC n-3 varie de la même façon que celle des AGPI LC n-6, rejoignant ainsi les mêmes observations émises sur les viandes. L'abat le moins riche en AGPI LC n-3 est la langue (1 %) comparé au cœur (6 %), aux rognons (10 %) et surtout au foie (16 %). Comme pour les viandes, les AGPI LC n-3 sont dominés par le 22:5 n-3 (DPA, 49-72 % des AGPI LC n-3 totaux) et très secondairement par le 20:5 n-3 (EPA, 11-37 %). À l'exception de la langue, le 22:6 n-3 est présent dans une proportion significative dans les autres abats (4-13 %), indiquant l'existence de la conversion effective du DPA en DHA dans ces tissus et organes (tableau 9.7). Dans le cas du DHA (22:6 n-3), 100 g de viande ne couvrent que 1 % à 3,5 % de l'ANC (120 mg/j) (données AFSSA-CNERNA-CNRS-ANC, 2001), alors que 100 g d'abats tels que les rognons et le foie apportent 16 et 59 mg de DHA, couvrant ainsi respectivement 13 % et 49 % de l'ANC.

Les AGPI LC totaux des viandes maigres (tende de tranche, macreuse, bavette) représentent 2,2 % à 6,4 % des AG totaux, alors que ceux des viandes grasses (entre-côte, paleron et hampe) ne représentent que 0,7-3 % des AG totaux (tableau 9.6). Pour les abats, la proportion d'AGPI LC totaux est très variable, soit seulement 2 % pour la langue, alors qu'elle s'élève à 16 % dans le cœur, 27 % dans les rognons et 34 % dans le foie (tableau 9.7). Un apport journalier de 100 g de viande fournit en

Muscle_Viande.indd 131 07/09/2010 12:53:00

moyenne 60 à 200 mg d'AGPI LC totaux, ce qui représente 12 % à 40 % de l'ANC (0,5 g/j), alors que les abats fournissent 220 mg à 1 000 mg, ce qui couvre 43 % à 200 % des l'ANC de l'adulte.

Conclusion

La viande bovine recouvre un ensemble de morceaux de composition en nutriments très variable. Certains paramètres sont liés au type métabolique des muscles (fer, fer héminique, vitamine B 12), d'autres à la localisation anatomique du muscle (lipides, zinc).

La viande bovine est une source privilégiée :
– de protéines bien équilibrées en acides aminés et très digestes chez l'homme (voir chapitre dix-neuf « Viande et nutrition protéique ») ;
– de fer, en particulier de fer héminique, très bien assimilé ;
– de zinc et de vitamines B 3 et B 6.

Elle constitue également une source majeure de sélénium et de vitamine B 12. Elle apporte une quantité variable de lipides riches en acides gras saturés et mono-insaturés. La majorité des muscles apporte moins de 10 % de lipides, une fois le gras visible éliminé pour les morceaux les plus gras. Elle reste une source importante d'acides gras polyinsaturés à chaîne longue bien équilibrée pour l'homme entre les séries n-6 et n-3, mais est déficitaire en DHA, ce qui est probablement lié à un blocage métabolique de la voie de conversion du DPA en DHA spécifique aux tissus musculaires (et non aux organes comme le foie).

Certains paramètres mesurés sur les neuf morceaux de cette étude pourront être facilement extrapolés aux autres morceaux, parce qu'ils sont reliés au type métabolique des muscles (fer, fer héminique, sélénium) ou à des critères facilement mesurables comme le rapport gras sur maigre du morceau. D'autres paramètres nécessiteront une approche de modélisation pour établir des équations de prédiction des paramètres de composition à partir de mesures simples.

Les abats peuvent être des sources remarquables de certains nutriments (rognons et foie : sélénium et vitamine B 12 ; foie, rognons et cœur : fer et AGPI à chaîne longue).

Muscle_Viande.indd 132 07/09/2010 12:53:00

Chapitre 10

Facteurs d'élevage et valeur santé des acides gras des viandes

Dominique Bauchart et Agnès Thomas

Introduction

Avec une consommation annuelle de l'ordre de 1,6 million de tonnes équivalent carcasse (tec), soit 25,8 kg de viande par personne, la viande bovine représente 30,2 % de la viande totale consommée en France en 2008, ce qui la situe au deuxième rang après la viande de porc (36,2 %). Comme dans les autres pays de l'Europe et aux États-Unis, la consommation de la viande bovine a été maximale au début des années 1980 (33 kg/personne), mais a ensuite régulièrement baissé de 1,5 % à 2 % par an jusqu'en 2007-2008 pour afficher, depuis, une fragile et relative stabilité.

Cette situation s'explique, au moins en partie, par la grande variabilité des qualités organoleptiques de la viande bovine (tendreté principalement) due à des différences interanimales mal maîtrisées conduisant le consommateur à privilégier une viande de qualité plus constante et surtout plus économique comme la viande de volaille (Geay *et al.,* 2002). Elle s'explique également par le comportement d'achat des consommateurs, plus défavorable à la viande bovine en raison des événements médiatiques qu'elle a subis depuis plus d'une décade (crise de la vache folle, implants hormonaux, industrialisation et intensification de l'agriculture). Enfin et surtout, elle résulte du choix des consommateurs en fonction des allégations de valeur santé des aliments qu'ils achètent, lesquels sont de plus en plus sensibles aux critiques du corps médical relayées par les médias vis-à-vis de la viande bovine. Ces critiques portent sur :

– leur teneur jugée en général excessive en lipides ;
– l'abondance de leurs acides gras (AG) saturés (AGS) et mono-insaturés *trans,* considérés comme des facteurs de risque athérogénique (Legrand *et al.,* 2001) ;
– leur relative pauvreté en AG polyinsaturés (AGPI) essentiels de type n-3 (ou w3) reconnus pour être protecteurs des maladies cardio-vasculaires (Moreno et Mitjavila, 2003).

Muscle_Viande.indd 133 07/09/2010 12:53:00

La mauvaise réputation des lipides et AG de la viande bovine est en partie injustifiée, notamment concernant ses qualités nutritionnelles encore méconnues ou erronées. Ainsi, leur teneur en lipides, souvent considérée comme excessive par le corps médical, ne contribue en fait que de l'ordre de 5 % des lipides consommés par l'homme. Leurs AGS sont certes quantitativement majoritaires (40 % à 50 % des AG totaux), mais seuls certains sont reconnus comme athérogènes (C14:0 et C16:0) (Williams, 2000). Les acides gras polyinsaturés (AGPI), dont ceux de la famille n-3 connus pour leur rôle hypocholestérolémiant protecteur de la mort subite, sont en proportions non négligeables (9 % des AG totaux). Enfin, certains AGPI essentiellement présents à l'état de microconstituants (≤ 2 % des AG totaux) dans les produits de ruminants (viande, lait et fromage) ont suscité un intérêt croissant depuis deux décades. Il s'agit des isomères géométriques et de position des doubles liaisons de l'acide linoléique appelés acides linoléiques conjugués (pour *conjugated linoleic acids,* ou CLA), dont plusieurs propriétés biologiques observées chez les rongeurs ou sur cellules humaines en culture apparaissent bénéfiques pour l'homme en matière de prévention et/ou de traitement de pathologies sévères (cancers, athérosclérose, obésité, diabète, etc.).

Le bilan sur la qualité nutritionnelle des AG de la viande bovine et plus généralement de ruminants est donc mitigé, mais il est aujourd'hui possible de moduler, notamment *via* des facteurs liés aux animaux (âge, sexe, génotype) et à leur alimentation (niveau d'apport, composition de la ration de base, enrichissement avec des matières grasses végétales, etc.), la composition en AG de la viande bovine dans un sens plus bénéfique pour la santé humaine (teneurs accrues en AGPI, CLA et rapport AGPI/AGS).

La description fine de la composition et de la teneur des lipides et de leurs acides gras des muscles de bovin en fonction de leur localisation anatomique et du génotype des animaux (vaches de réforme de race à viande ou laitière) est traitée dans le chapitre neuf, « Qualités nutritionnelles des viandes et abats de bovin ». Dans ce présent chapitre, la variation de la qualité nutritionnelle des acides gras des viandes de ruminant sera abordée en fonction des facteurs d'élevage, principalement des conditions d'alimentation des animaux.

Effets de l'âge, du sexe et de la race sur les teneurs en lipides des viandes

Les études rapportant la variation de la teneur en lipides totaux (et leurs composants triglycérides et phospholipides) des viandes en fonction des paramètres liés à l'animal sont relativement limitées, notamment pour des races utilisées en France. Dans le cadre d'une action de recherche régionale (1997-2001) menée sur quatre races à viande du Massif central (Aubrac, Charolais, Limousin, Salers), la teneur en lipides totaux de trois muscles, *Longissimus thoracis* (LT), *Semitendinosus* (ST) et *Triceps brachii* (TB), a été comparée en fonction de l'âge et du sexe, soit chez le taurillon (15, 19, 24 mois) et la vache de réforme (4-5 ans, 6-7 ans, 8-9 ans) (Bauchart *et al.,* 2002a ; 2002b ; Picard *et al.,* 2002).

Muscle_Viande.indd 134 07/09/2010 12:53:00

Les analyses montrent que, chez le bovin de race Charolaise, les tissus tendent généralement à accumuler les lipides (sous forme de triglycérides) avec l'âge chez le taurillon pour les trois muscles considérés (tableau 10.1). En revanche, chez la vache de réforme, la teneur en lipides n'augmente que transitoirement pour le ST et le TB, et tend même à la baisse dans le cas du muscle LT pour les vaches âgées de 8-9 ans par rapport aux vaches de 4-5 ans (1,58 % *versus* 2,05 %) (tableau 10.1).

Dans le cas du muscle LT, les teneurs en lipides totaux sont inférieures significativement chez la vache âgée de réforme par rapport au taurillon âgé de 24 mois. Chez le taurillon, pour les trois muscles confondus, les teneurs en lipides totaux et de leurs composants en triglycérides et phospholipides ne sont pas significativement modifiées par la race, alors qu'elles augmentent avec l'âge. Chez la vache de réforme, ces tendances sont opposées, la teneur en lipides variant seulement en fonction de la race (tableau 10.1).

Tableau 10.1. Variations de la teneur en lipides totaux des muscles *Longissimus thoracis* (LT), *Semitendinosus* (ST) et *Triceps brachii* (TB) chez le bovin de race Charolaise en fonction du sexe et de l'âge des animaux (d'après Bauchart *et al.,* 2002a ; 2002b ; Picard *et al.,* 2002).

	Lipides totaux (g/100 g de tissu frais)		
Taurillon (n = 7)	15 mois	19 mois	24 mois
LT	1,70[c]	2,20[d]	3,37[e]
ST	1,27[ab]	1,07[a]	1,48[b]
TB	1,83[c]	1,50[c]	2,73[d]
Vache de réforme (n = 7)	4-5 ans	6-7 ans	8-9 ans
LT	2,05[a]	1,68[ab]	1,58[b]
ST	2,66	3,50	2,59
TB	2,08	2,89	2,14

[a, b] : $P < 0,05$; [c,d,e] : $P < 0,01$.

Effets des facteurs d'alimentation

Caractéristiques de la composition de la ration de base

Les variations de la composition de la ration de base sur les acides gras de la viande bovine ont fait l'objet de nombreuses études en Europe et en Amérique du Nord, avec le souci de déterminer les conditions les plus favorables à la croissance musculaire en association avec une valeur nutritionnelle accrue des acides gras déposés. Chez le bouvillon Charolais de 30-32 mois élevé au pâturage (ray-grass riche en 18:3 n-3) ou alimenté à l'auge avec de l'ensilage de maïs (riche en 18:2 n-6), la teneur en lipides totaux des muscles ne varie pas avec les traitements, soit 80 mg/g de tissu sec pour le *Rectus abdominis* (RA, bavette de flanchet) et 60 mg/g pour le *Semitendinosus* (ST, tende de tranche) (Bauchart *et al.*, 2001).

Muscle_Viande.indd 135 07/09/2010 12:53:00

Tableau 10.2. Variations de la composition en acides gras des lipides totaux des muscles *Rectus abdominis* et *Semitendinosus* chez des bœufs Charolais âgés de 30-32 mois recevant des rations à base d'ensilage de maïs ou d'herbe (d'après Bauchart *et al.,* 2001).

	Muscle *Rectus abdominis*		Muscle *Semitendinosus*	
Acides gras (en % AG totaux)	**Régime à base d'ensilage de maïs**	**Régime à base d'herbe**	**Régime à base d'ensilage de maïs**	**Régime à base d'herbe**
16:0	24,0	24,0	22,8	21,3
18:0	12,4	12,4	11,6	11,8
18:1 n-9	37,8	35,0	33,6	31,3
18:2 n-6	4,4	3,8	6,4[a]	5,3[d]
18:3 n-3	0,4[a]	1,4[b]	0,5[a]	2,3[b]
20:5 n-3	0,2	0,6	0,5[a]	1,9[b]
22:5 n-3	0,5	0,8	0,8[b]	1,8[b]
∑ AGPI n-6	5,9	4,9	10,3	8,1
∑ AGPI n-3	0,9[a]	2,7[b]	1,9[a]	6,1[b]
AGPI n-6/n-3	7,0[a]	1,9[b]	5,6[a]	1,4[b]

[a, b] : $P < 0,05$.

En revanche, leur composition en acides gras (AG) (tableau 10.2) est marquée par une augmentation importante de la teneur en 18:3 n-3, voisine d'un facteur 3 pour le muscle RA et 5 pour le muscle ST. Les mêmes observations concernent les AGPI longue chaîne n-3 (20:5 n-3 et 22:5 n-3), l'impact des traitements sur l'ensemble des acides gras polyinsaturés n-3 étant plus marqué pour les lipides du muscle ST, dominés par les phospholipides, que ceux du muscle RA, dominés par les triglycérides (tableau 10.2) (Bauchart *et al.,* 2001). L'emploi du régime herbe conduit à une baisse très marquée du rapport AGPI n-6/AGPI n-3 pour les deux muscles (1,4-1,9 *versus* 7,0-5,6), particulièrement favorable à la valeur santé des lipides de la viande bovine pour l'homme, dont la valeur recommandée doit être inférieure à 5 (Legrand *et al.,* 2001).

L'effet de la race sur les acides gras de la viande est relativement marqué, puisque pour un état d'engraissement relativement comparable, l'enrichissement en 18:3 n-3 par x 2,5 du muscle *Longissimus thoracis* (LT, noix d'entrecôte) est observé chez des taurillon en finition de race Holstein et Simmental recevant à long terme de l'herbe jeune riche en 18:3 n-3 au pâturage comparé à une ration à base d'aliment concentré riche en céréales (Nürnberg *et al.,* 2005). De même, la consommation d'herbe diminue (d'un facteur 3,4 à 4,2) le rapport n-6/n-3 pour atteindre une valeur voisine de 2, confirmée chez des bovins alimentés selon deux systèmes de production d'herbe (Razminowicz *et al.,* 2006). La consommation de fourrage vert favorise également le dépôt musculaire des AGPI n-3 à longue chaîne, notamment l'EPA (acide eicosapentaénoïque, 20:5 n-3) (x 3,5) et le DPA (acide docosapentaénoïque, 22:5 n-3) (x 1,5) (Bauchart *et al.,* 2001). L'effet bénéfique de la consommation d'herbe sur le dépôt préférentiel d'AGPI n-3 dans la viande augmente avec la durée de consommation d'herbe au pâturage. Ainsi, chez le taurillon, la consommation d'herbe pendant 158 jours améliore, proportionnellement à la durée de l'essai, la valeur nutritionnelle des AG de la viande à la fois :

– en favorisant le dépôt musculaire des AGPI n-3 au détriment des AGPI n-6, conduisant à un rapport n-6/n-3 en fin d'essai très faible (1,3) ;

Muscle_Viande.indd 136 07/09/2010 12:53:00

– en diminuant la teneur en AG saturés de la viande bovine ;
– en augmentant la teneur en 9*cis*, 11*trans* 18:2 (acide ruménique) et celle de son précurseur 18:1 Δ11*trans* (acide vaccénique) (Noci *et al.,* 2005), tous deux favorables à la santé par un effet hypocholestérolémiant associé à la réduction de la forme la plus dense de lipoprotéines de basse densité (LDL), particulièrement athérogène chez l'homme (Bauchart *et al.,* 2007).

Concernant les isomères de CLA, Dannenberger *et al.* (2005) ont montré, en accord avec les observations de Noci *et al.* (2005), que le régime herbe favorise le dépôt des formes *trans trans*, notamment 11*trans*, 13*trans* et 9*trans*, 11*trans* (tableau 10.3). L'augmentation de la teneur en CLA avec le régime herbe concerne surtout les familles de CLA dominantes du muscle (90 % à 95 % des CLA totaux), soit donc les formes *cis trans* et *trans cis* (respectivement + 40 % et + 30 % pour les taurillons Holstein et Simmental) (tableau 10.3). La forme 10*trans,* 12*cis,* dont la valeur santé pour l'homme est encore actuellement très controversée, est très minoritaire dans les CLA de la viande bovine (< 0,3 % des CLA totaux), alors qu'elle est très abondante dans les mélanges synthétiques de CLA alimentaires produits par l'industrie (50 % des CLA totaux). La teneur de ce CLA augmente d'un facteur 4 avec l'emploi d'un régime à base d'aliment concentré par rapport à un régime à base d'herbe (tableau 10.3).

La forme largement dominante 9*cis*, 11*trans* 18:2 (très bénéfique à la santé humaine) représente de l'ordre de 80 % des CLA totaux avec le régime concentré, mais seulement 65-76 % avec le régime herbe en raison du dépôt accru de 11*trans,* 13*cis* 18:2, particulièrement notable avec les taurillons holstein (tableau 10.3). Ces travaux montrent en outre un net effet race sur les teneurs en CLA totaux du muscle, les taurillons holstein possédant des teneurs deux fois supérieures aux taurillons simmental pour les deux types de rations étudiés.

La valeur santé des CLA totaux de la viande bovine pour l'homme n'est pas clairement établie. En dehors d'un effet hypocholestérolémiant (rapporté dans le paragraphe précédent), les CLA issus de la viande bovine pourraient exercer un effet bénéfique de protection face à la carcinogenèse des cellules. Ainsi, avec l'emploi d'un modèle *in vitro* de cellules humaines tumorales en culture, De la Torre *et al.* (2006b) ont clairement montré un net pouvoir apoptotique de l'ensemble des classes de CLA extraits de la viande bovine, spécialement la forme 9*trans*, 11*trans* 18:2, vis-à-vis de différentes lignées cancéreuses humaines telles celles du sein, de la peau, des ovaires et du colon.

Concernant les différents isomères *trans* du 18:1 présents dans les lipides de la viande bovine (long dorsal), Dannenberger *et al.* (2004) ont décrit la variation de leur teneur chez les taurillons Holstein recevant une ration à base d'herbe comparée à celle issue d'une ration riche en aliment concentré (tableau 10.4).

Avec le régime riche en aliments concentrés, les isomères *trans* du 18:1 sont dominés par la forme Δ11 (41,2 %) associée aux formes Δ10 (14,1 %, connue pour être défavorable à la santé humaine), Δ12 (15,2 %) et Δ13/14 (12,4 %). Avec le régime herbe, les isomères *trans* totaux du 18:1, dont la teneur a augmenté de 25 %, présentent un profil modifié avec une domination accrue du Δ11*trans* (49 %) accompagnée des formes Δ13/14*trans* (17,6 %), au détriment des formes Δ10 (3,8 %) et Δ12*trans* (10,2 %) (tableau 10.4).

Muscle_Viande.indd 137 07/09/2010 12:53:00

Tableau 10.3. Variation de la teneur en différents isomères *trans* de l'acide linoléique conjugué (CLA) des lipides du muscle *Longissimus thoracis* en fonction de la race et du type d'alimentation chez le bovin (d'après Dannenberger *et al.,* 2005).

Race	**Holstein**		**Simmental**	
Régime	**Concentré**	**Herbe**	**Concentré**	**Herbe**
Teneur en lipides (% frais)	**2,7**	**2,3**	**2,6**	**1,5**
Trans, trans CLA				
12*trans*, 14*trans* CLA	0,07	0,5	0,03	0,1
11*trans*, 13*trans* CLA	0,1	0,8	0,05	0,2
10*trans*, 12*trans* CLA	0,1	0,2	0,07	0,06
9*trans*, 11*trans* CLA	0,2	0,4	0,1	0,1
8*trans*, 10*trans* CLA	0,07	0,1	0,04	0,02
7*trans*, 9*trans* CLA	0,06	0,2	0,04	0,05
Total *trans trans* CLA	**0,6**	**2,2**	**0,33**	**0,53**
Cis trans CLA ; *trans cis* CLA				
12*cis*, 14*trans* CLA	0,10	0,3	0,07	0,08
11*trans*, 13*cis* CLA	0,20	2,9	0,1	1,0
10*trans*, 12*cis* CLA	0,20	0,4	0,1	0,2
9*cis*, 11*trans* CLA	11,70	14,4	6,5	8,0
8*trans*, 10*cis* CLA	0,40	0,4	0,2	0,2
7*trans*, 9*cis* CLA	1,40	1,6	0,7	0,5
***Cis trans* + *trans cis* CLA**	14	20	7,67	9,98

Tableau 10.4. Composition et teneur des isomères *trans* du 18:1 des lipides du muscle *Longissimus thoracis* chez des vaches de réforme Normande recevant un régime à base d'aliment concentré/paille (70/30) (d'après Bispo-Villar *et al.,* 2009) et chez des taurillons Holstein recevant du concentré ou de l'herbe (d'après Dannenberger *et al.,* 2004).

	Vaches de réforme normandes			**Taurillons Holstein**	
Régimes	**Concentré/ paille**	**Concentré/paille + graines de lin1**	**Concentré/ paille + graines de colza/lin2**	**Concentré**	**Herbe au pâturage**
Lipides totaux (g/100 g de tissu frais)	**4,7**	**4,3**	**4,3**	**2,7**	**2,3**
	Composition en isomères trans du 18:1 (% 18:1 *trans* totaux)				
18:1 Δ6/7/8*trans*	3,7	2,6	3,4	1,8[a]	1,0[b]
18:1 Δ9*trans*	8,5[a]	5,0[b]	6,4[b]	4,8[a]	3,0[b]
18:1 Δ10*trans*	33,7[a]	15,6[b]	41,1[a]	14,1[a]	3,8[b]
18:1 Δ11*trans*	36,1[a]	33,2[a]	25,0[b]	41,2[b]	49,4[a]
18:1 Δ12*trans*	4,3[b]	6,1[a]	4,9[b]	15,2[a]	10,2[b]
18:1 Δ13/14*trans*	7,4[b]	17,8[a]	11,3[b]	12,4[b]	17,6[a]
18:1 Δ15*trans*	3,4[b]	10,9[a]	5,0[b]	4,8[b]	6,9[a]
18:1 Δ16*trans*	2,9[b]	8,9[a]	3,1[b]	5,2[b]	7,6[a]
Total 18:1 *trans* (mg/100 g de tissu frais)	**97,3[b]**	**149,3[a]**	**181,6[a]**	**163,2**	**205,0**

[a, b] : $P < 0,05$.

[1] Supplément lipidique (40 g lipides/kg aliment) sous forme de graines de lin seules.

[2] Supplément lipidique (40 g lipides/kg aliment) sous forme de graines de colza (66 %) et de graines de lin (33 %).

Muscle_Viande.indd 138 07/09/2010 12:53:00

Dans une étude similaire sur des vaches de réforme Normandes recevant une ration à base d'aliment concentré, Bispo-Villar *et al.* (2009) ont confirmé que l'isomère dominant avec ce type de ration reste la forme Δ11*trans* (36,1 %), mais associée à la forme Δ10*trans* (33,7 %) en proportion deux fois plus élevée que chez le taurillon recevant le même type de ration. Ces données (tableau 10.4) montrent l'importance des interactions alimentation x type/âge des animaux sur le profil en isomères *trans* du 18:1 et les conséquences sur la valeur santé des AG des viandes (taurillon > vache de réforme).

La nature et la proportion de fourrages apportés en complément de l'aliment concentré modifient également la valeur nutritionnelle des acides gras de la viande. Chez les taurillons croisés Charolais x Salers en finition, les effets de l'apport pendant 97 jours d'une ration à base de paille/aliment concentré (30/70) sur la composition en acides gras des lipides totaux du muscle RA ont été comparés à ceux d'une ration à base d'ensilage de maïs/aliment concentré (60/40) (Bauchart *et al.,* 2005).

Les résultats montrent que le régime paille/concentré conduit à une valeur nutritionnelle améliorée :
– en diminuant la teneur en acides gras saturés (– 13 %), notamment le 16:0 proathérogène (– 14 %) au profit des AGPI n-6 (+ 52 %) et n-3 (+ 57 %) ;
– en favorisant le dépôt de Cla de type 9*cis*, 11*trans* 18:2 (+ 57 %) et son précurseur 18:1 Δ11*trans* (+ 48 %) (tableau 10.5).

En revanche, le rapport des AGPI n-6/n-3 n'est pas significativement modifié par la composition des rations, avec une valeur de l'ordre de 4,2.

Tableau 10.5. Composition centésimale en acides gras (% des acides gras totaux) des lipides du muscle *Rectus abdominis* de taurillons Charolais en finition (n = 7/lot) recevant des régimes variant par la ration de base et par l'apport de graines de lin et/ou de colza et de vitamine E (Bauchart *et al.,* 2005).

	16:0	**18:0**	**18:1 Δ9*cis***	**18:1 Δ11*trans***	**18:2 n-6**	**18:3 n-3**	**9*cis*, 11*trans* CLA**	**n-6 /n-3**
P/C	22,0	14,1	27,8	5,3	8,8	1,1	1,02	4,15
P/C + lin	19,9	17,3	25,9	5,3	8,6	3,6	0,94	2,30
P/C + lin + vit. E	21,7	15,6	27,0	6,2	6,8	3,4	1,03	2,02
P/C + lin/colza + vit. E	20,3	15,3	27,6	6,5	10,3	1,5	0,89	4,56
EM/C	25,7	15,8	32,7	2,0	5,8	0,7	0,69	4,19
EM/C + lin	22,4	17,8	28,0	2,5	7,3	3,7	0,78	1,80
EM/C + lin + vit. E	22,6	17,0	30,8	3,4	5,9	3,2	1,05	1,77
EM/C + lin/colza + vit. E	22,9	17,6	30,4	4,1	6,7	1,3	0,85	3,27
SEM	*0,04*	*0,04*	*0,07*	*0,04*	*0,04*	*0,02*	*0,01*	*0,02*
Statistiques								
Ration de base	0,001	0,004	0,001	0,0001	0,0001	NS	NS	0,003
Suppléments	0,001	0,003	NS	0,065	0,007	0,001	NS	0,001
Interaction	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Témoin *versus* lipides	0,001	0,002	NS	0,067	NS	0,0001	NS	0,001
Lin *versus* lin/colza	NS	NS	NS	NS	0,0012	0,0001	NS	0,001
Lin *versus* lin + vit. E	NS	0,05	NS	NS	0,008	NS	NS	NS

NS = $P > 0,10$. Tendance : = $0,10 > P > 0,05$. Significatif : $P < 0,05$.
P/C = paille/concentré (30/70), EM/C = ensilage de maïs et concentré (60/40). Vit. E = vitamine E. Lin *versus* colza inclus le traitement vitamine E.

Muscle_Viande.indd 139 07/09/2010 12:53:00

Effets des suppléments lipidiques des rations

La pratique de proposer des suppléments lipidiques pendant la phase de finition des bovins s'est développée en France comme en Europe et en Amérique du Nord initialement parce qu'ils constituent une forme concentrée de haute densité énergétique, de coût modéré car produite en grande quantité par l'industrie. Cette pratique alimentaire permet d'engraisser les animaux et d'acquérir une conformation de carcasse satisfaisante pour sa commercialisation. Elle a notamment été proposée aux vaches mises à la réforme dont la conformation et l'état d'engraissement sont souvent très détériorés par la succession de lactations, notamment chez les vaches à haut potentiel laitier. La prise de conscience par la filière viande bovine de l'intérêt supplémentaire des apports lipidiques pour améliorer la valeur nutritionnelle des acides gras des viandes a renforcé cette pratique et expliqué la recherche de sources de matières grasses apportant des acides gras insaturés d'intérêt pour l'homme et souvent limités dans son alimentation (cas des AGPI n-3).

Différentes sources de matières grasses ont été testées chez le bovin (Clinquart *et al.,* 1995), l'incorporation des matières grasses s'effectuant sous forme d'huiles végétales purifiées (l'emploi de matières grasses animales telles le suif ou le saindoux n'est plus d'usage en France), de savons calciques ou de lipides micronisés (palmitostéarine, fraction saturée de l'huile de palme), mais surtout sous forme de graines oléagineuses (lin, colza, tournesol, etc.) traitées par extrusion ou aplatissage. L'emploi de matières grasses tend à réduire l'intensité des fermentations ruminales avec une production accrue d'acide propionique, mais elles sont généralement bien tolérées si les quantités administrées ne dépassent pas 5-6 % de la matière sèche ingérée.

Des essais nutritionnels contrôlés ont porté chez le bovin en production sur l'emploi de graines de lin en raison de sa très grande richesse en 18:3 n-3, AGPI indispensable de grand intérêt pour la santé humaine (rôles bénéfiques sur le développement du cerveau et ses fonctions cognitives, la croissance et la fertilité), mais souvent en quantité trop limitée dans l'alimentation humaine. Ainsi, des essais ont été menés chez le bovin en finition, notamment dans le cadre du programme européen HealthyBeef (2000-2003), par différentes équipes européennes, et les résultats obtenus ont fait l'objet d'une synthèse (Scollan *et al.,* 2005).

Dans ce cadre, des essais d'alimentation menés à l'Inra de Theix sur bouvillons Charolais x Salers avec une ration à base de foin et d'aliment concentré (45/55) pendant 70 jours supplémentée en lipides (4 % MS) par des graines de lin extrudées (très riches en 18:3 n-3) ont mis en évidence une amélioration de la valeur nutritionnelle de la viande (bavette de flanchet) traduite par *une élévation en 18:3 n-3,* entraînant une diminution du rapport AGPI n-6/AGPI n-3 des lipides neutres (– 18 %) et surtout des lipides polaires (– 38 %), et par une augmentation surtout dans les lipides neutres du 18:1 Δ11*trans* (+ 42 %) et du CLA (+ 50 %) (Bauchart *et al.,* 2003) (tableau 10.6). Un tel effet stimulant des graines oléagineuses riches en AGPI sur les CLA de la viande bovine a été régulièrement rapporté dans la littérature (voir revue de Scollan *et al.,* 2005), les effets les plus marqués étant obtenus avec des sources d'AGPI n-6 (tournesol, soja) par rapport aux sources d'AGPI n-3 (lin, herbe).

Muscle_Viande.indd 140 07/09/2010 12:53:00

Tableau 10.6. Effets de la supplémentation de la ration de base (foin/concentré 45/55) par des graines de lin extrudées (lipides : 4 % MS) riches en 18:3 n-3 (48 %) sur les acides gras des lipides neutres et polaires du muscle *Rectus abdominis* chez des taurillons Charolais x Salers (d'après Bauchart *et al.,* 2003).

	Lipides neutres		**Lipides polaires**	
	Foin/concentré	**Foin/concentré + graines de lin**	**Foin/concentré**	**Foin/concentré + graines de lin**
Σ 18:1 *trans*	2,71[a]	3,85[b]	0,27[a]	1,18[b]
9 cis, 11 *trans* CLA	0,53[a]	0,80[b]	0,17[a]	0,31[b]
16:0/18:0	1,57	1,56	3,79[a]	2,90[b]
N-6/n-3	3,650[a]	2,995[a]	5,109[a]	3,188[b]
AGPI/saturés	0,101	0,095	1,698[a]	1,422[b]

[a, b] : $P < 0,05$.

L'impact de l'apport de suppléments lipidiques par la graine de lin sur les acides gras de la viande bovine peut être variable selon la nature de la ration de base. Ainsi, les effets de deux rations à base de concentré-paille (70/30) ou d'ensilage de maïs-concentré (60/40) complétées avec des graines de lin extrudées ont été analysés chez des taurillons Charolais (Bauchart *et al.,* 2005). Les résultats montrent un effet positif plus marqué du régime paille-concentré/lin sur l'accroissement des teneurs en CLA et en 18:1 Δ 11 *trans* de la viande que le régime ensilage de maïs-concentré/lin, alors que les deux régimes supplémentés en graines de lin conduisent à des effets comparables sur l'enrichissement en 18:3 n-3 (tableau 10.5).

Des travaux similaires ont été effectués sur des vaches de réforme de race Normande âgées de 5 ans ou plus en période de finition dans le cadre du programme PNRA (pour Programme national de recherche en alimentation et nutrition humaine) de l'ANR Lipivimus (2007-2009). Le but était de vérifier si les effets des suppléments lipidiques sur la qualité des lipides et de leurs acides gras sont, en orientation et en intensité, comparables ou non à ceux mesurés dans l'essai sur des animaux plus jeunes et moins gras de type taurillon Charolais. Les vaches de réforme recevaient une ration à base d'aliment concentré (70 %) et de paille (30 %) avec ou non un supplément lipidique (40/kg MS) sous forme de graines de lin extrudées ou d'un mélange de graines de colza (2/3) et de graines de lin (1/3). Les résultats d'analyse des acides gras du muscle LT montrent un plus faible enrichissement du 18:3n-3 alimentaire chez la vache de réforme (0,6 % *versus* 0,4 % des AG totaux ; Habeanu *et al.*, 2008 que chez le taurillon (3,6 % *versus* 1,1 % ; Bauchart *et al.,* 2005).

Les mêmes effets de la supplémentation en graines de lin concernent les teneurs en *acides gras* trans *du 18:1 et en CLA,* notoirement plus faibles chez la vache de réforme que chez le jeune taurillon. Ce plus faible marquage par les acides gras alimentaires sur ceux des tissus chez la vache de réforme indiquerait des capacités de captage des acides gras plus faibles des cellules musculaires et des cellules adipeuses inter et intramusculaires, lesquelles pourraient dépendre de l'âge des animaux et/ou du niveau de dépôt lipidique de leurs tissus. Les essais réalisés dans le programme européen FP7 ProSafeBeef (actuellement en cours) mettant en jeu des taurillons issus de races variant notamment par leurs capacités de lipogenèse (Angus > Limousin

Muscle_Viande.indd 141 07/09/2010 12:53:00

> Blond d'Aquitaine) visent à préciser lesquels des facteurs, âge ou état d'engraissement des tissus, exercent l'effet le plus marqué dans le contrôle sur le métabolisme des acides gras des tissus, notamment leur captage, leur bioconversion et leur incorporation dans les lipides cellulaires.

Concernant le profil en *isomères* trans *du 18:1* de la viande, l'apport de graines de lin à une ration à base d'aliment concentré (70 %) et de paille (30 %) conduit, chez la vache de réforme Normande, à des modifications favorables à la santé humaine par rapport au régime témoin sans apport de lin ou surtout par rapport à un apport conjoint de graines de colza (2/3) et de graines de lin (1/3) extrudées. En effet, l'apport seul de graines de lin diminue très fortement ($P < 0,05$) la teneur des isomères Δ9*trans* (– 41 %) et Δ10*trans* (– 54 %), considérés comme proathérogènes, sans modification significative de la forme bénéfique Δ11*trans.* En revanche, l'apport de graines de colza et de lin entraîne une baisse de la forme bénéfique Δ11*trans* (– 31 %) au bénéfice de la forme indésirable Δ10*trans* (+ 22 %) (tableau 10.4) (Bispo-Villar *et al.,* 2009).

Ces résultats montrent la complexité des effets des conditions alimentaires sur la formation de ces composés *trans* réalisée au niveau du rumen par différentes populations microbiennes, ces acides gras étant ensuite absorbés par l'intestin grêle puis captés par les tissus où ils sont déposés principalement dans les lipides neutres (tableau 10.6). Les variations des conditions physico-chimiques du contenu ruminal induisant des modifications du faciès bactérien du rumen orienteraient les voies de bioconversion des AGPI alimentaires vers la formation de différentes isoformes de 18:1 *trans* par des réactions de biohydrogénation et *trans* isomérisation.

Ces travaux révèlent par ailleurs la forte plasticité de variation d'autres formes isomères *trans* telles que les formes Δ12 à Δ16*trans* (cas du régime lin), dont les propriétés nutritionnelles et valeur santé sont encore inconnues. Des travaux mettant en jeu des essais nutritionnels sur l'homme et les modèles animaux pour l'homme devraient être entrepris pour mesurer les conséquences sur la santé de la consommation de viandes enrichies en ces isomères *trans,* dont la teneur peut atteindre 40 % des isomères *trans* du 18:1 totaux (tableau 10.4).

L'introduction dans ces régimes d'un fort supplément en vitamine E (2 500 unités/animal/j) pour assurer une meilleure protection des AGPI vis-à-vis de la peroxydation entraîne des modifications de la composition en acides gras de la viande (Bauchart *et al.,* 2005) (tableau 10.5). Ainsi, la baisse des teneurs en AGPI de type 18:2 n-6 (– 20 %) et 18:3 n-3 (– 6 à – 13 %) observée pour les deux rations supplémentées en graines de lin pourrait s'expliquer par une stimulation de la biohydrogénation ruminale en présence de vitamine E. Celle-ci favoriserait la production accrue de 18:1 Δ11*trans* et son dépôt dans la viande (+ 17 % à 36 %) et celle parallèle en 9*cis*, 11*trans* CLA. Une même tendance est notée avec la ration supplémentée à la fois en graines de lin et colza (Bauchart *et al.,* 2005) (tableau 10.5).

Afin d'élever plus fortement les teneurs en AGPI de la viande, différentes sources de lipides protégées de la biohydrogénation du rumen ont été proposées par l'industrie mettant en œuvre des traitements chimiques ou thermiques des graines oléagineuses, d'émulsification et d'encapsulation des huiles par des protéines ou de formation de savons de calcium (Gulati *et al.,* 2005). Ainsi, l'emploi d'huiles végétales protégées contenant un mélange 50/50 d'AGPI n-6 et d'AGPI n-3 entraîne une

Muscle_Viande.indd 142 07/09/2010 12:53:00

baisse du rapport n-6/n-3 (de 3,6 à 1,9 ; Scollan *et al.,* 2004). L'utilisation d'huile de poisson protégée riche en AGPI n-3 longue chaîne offre l'avantage d'élever fortement les teneurs de ces acides gras très bénéficiaires pour l'homme, notamment l'EPA (20:5 n-3) et le DHA (22:6 n-3), diminuant ainsi favorablement le rapport n-6/n-3 de la viande (Richardson *et al.,* 2004).

Tableau 10.7. Composition centésimale en acides gras (% des acides gras totaux) et teneur en acides gras totaux (en mg/100 g de tissu frais) du muscle *Longissimus thoracis* de bouvillons Charolais x Salers recevant, pendant 70 jours, une ration à base de foin (40 %) et d'aliment concentré (60 %) (régime F/C) ou la même ration supplémentée avec de l'huile de lin (4 % MS) apportée sous forme de graines de lin extrudées (régime F/C + graines de lin) ou directement infusée dans le duodénum proximal (régime F/C + huile de lin) (d'après Bauchart *et al.,* 2003).

Acides gras du muscle *Longissimus thoracis*							
	Régime F/C		Régime F/C + graines de lin		Régime F/C + huile de lin*		Signification
Acides gras (%)	Moy.	*ET*	Moy.	*ET*	Moy.	*ET*	
16:0	24,5	*1,8*	23,2	*1,3*	25,1	*3,9*	NS
18:0	20,6	*4,2*	22,2	*3,1*	19,2	*2,4*	NS
18:1 Δ9cis	27,9	*6,1*	29,7	*3,4*	25,3	*3,3*	NS
18:2 n-6	6,1a	*1,2*	5,3a	*1,5*	7,4b	*1,5*	0,019
18:3 n-3	0,70a	*0,22*	1,3b	*0,38*	7,6c	*1,2*	0,001
20:4 n-6	1,75a	*0,65*	1,5b	*0,22*	1,1a	*0,27*	0,012
20:5 n-3	0,40a	*0,13*	0,41a	*0,16*	0,56b	*0,11*	0,043
22:5 n-3	0,92	*0,25*	0,86	*0,20*	0,69	*0,11*	NS
22:6 n-3	0,14	*0,07*	0,18	*0,13*	0,10	*0,07*	NS
9*cis*, 11*trans* CLA	0,40a	*0,14*	0,54b	*0,16*	0,31a	*0,09*	0,008
Σ AG saturés	49,7	*6,0*	48,7	*2,7*	48,4	*5,7*	NS
Σ 18:1 trans	2,1a	*0,4*	3,6b	*0,40*	2,3a	*0,34*	0,001
Σ AGPI n-3	2,3a	*0,5*	2,9a	*0,87*	9,0b	*1,2*	0,001
Σ AGPI n-6	9,2	*2,0*	8,1	*1,65*	9,3	*1,9*	NS
AGPI n-6/AGPI n-3	4,0c	*0,47*	2,9b	*0,45*	1,0 a	*0,17*	0,001
AGPI/saturés	0,2a	*0,06*	0,2a	*0,06*	0,39b	*0,08*	0,001
AG (mg/100 g)	**1613**	***634***	**1623**	***479***	**1904**	***337***	**NS**

a, b, c : $P < 0,05$.

* Infusée dans le duodénum proximal.

La potentialité réelle de captage des AGPI n-3 par les muscles a été mise en évidence expérimentalement par l'administration en continu, directement par voie duodénale pendant 70 jours, d'une quantité d'huile de lin équivalente à celle consommée sous forme de graines extrudées (400 g/j) (Bauchart *et al.,* 2003). Les résultats montrent un très fort afflux de 18:3 n-3 dans le compartiment sanguin et dans les muscles (tableau 10.7).

Ainsi, la teneur en 18:3 n-3 des lipides totaux de la viande a augmenté d'un facteur 16 avec le traitement par infusion duodénale de l'huile par rapport au traitement témoin sans ajout de lipides (8 % *versus* 0,5 % des AG totaux). Un tel traitement

Muscle_Viande.indd 143 07/09/2010 12:53:00

conduit à l'apparition d'un goût de poisson très prononcé de la viande totalement indésirable pour le consommateur, ce qui souligne la nécessité d'une bonne maîtrise du niveau d'incorporation du 18:3 n-3 dans la viande. De plus, il expose les acides gras polyinsaturés de ces viandes à un risque important de lipoperoxydation (Durand *et al.,* 2005) génératrice de composés peroxydés tels que les alkenals (voir chapitre quatorze, « Stabilité oxydative et qualités des viandes »), connus pour être toxiques pour l'animal et pour l'homme.

Conclusion

La valeur santé des lipides des viandes de ruminant comme le bovin en finition dépend de la teneur et de la répartition des lipides neutres (triglycérides) et polaires (phospholipides) ainsi que de la composition de leurs acides gras à chaîne longue. Ces caractéristiques sont différentes selon la localisation et l'activité métabolique des muscles et, pour un muscle donné, varient fortement en fonction des facteurs d'élevage liés à l'animal (génotype, âge, sexe) et surtout à son alimentation. Ainsi, la nature et la proportion des ingrédients entrant dans la composition de la ration de base et les suppléments lipidiques (en particulier sous forme de graines oléagineuses) exercent des effets marqués sur les caractéristiques des acides gras déposés, notamment le rapport des acides gras saturés de type 16:0 et 18:0, les teneurs en AG monoinsaturés *cis* et *trans* et la répartition des acides gras polyinsaturés des familles n-6 et n-3.

L'amélioration de la valeur santé des acides gras des viandes bovines ne doit pas se raisonner seulement par l'apport direct, par les rations, d'acides gras essentiels pour l'homme et parfois déficitaires dans son alimentation (AGPI n-3), mais aussi par les conséquences de ces apports d'acides gras d'intérêt sur la production d'acides gras issus des processus microbiens de biohydrogénation et de trans-isomérisation des AGPI. Certains de ces acides gras d'origine microbienne sont bénéfiques à la santé humaine, tels les CLA comme l'acide ruménique (9*cis*, 11*trans* 18:2) et son précurseur l'acide vaccénique (18:1 Δ11*trans*), mais d'autres sont franchement nocifs par leurs propriétés proathérogéniques (18:1 Δ9*trans* et Δ10*trans*). Les études en cours portant sur les interactions entre ration de base et suppléments lipidiques pour différentes races bovines variant par leur vitesse de lipogenèse devraient permettre de définir les conditions d'alimentation les mieux adaptées pour la production de viandes bovines de qualité nutritionnelle et de valeur santé accrues pour le consommateur.

Muscle_Viande.indd 144 07/09/2010 12:53:00

Chapitre 11

Marqueurs biologiques de la qualité sensorielle des viandes bovines

Brigitte Picard, Jean-François Hocquette,
Isabelle Cassar-Malek

Bien que la consommation de viande bovine ait retrouvé en France des valeurs d'avant les deux crises ESB (*encéphalopathie spongiforme bovine),* les consommateurs demeurent insatisfaits de la qualité sensorielle, en particulier de la tendreté et de la flaveur de cette viande, qui présentent une forte variabilité non maîtrisée. Ce point représente constitue un problème majeur de la filière bovine, confrontée à la concurrence des viandes blanches offrant un rapport qualité/prix plus attractif pour les consommateurs. Les nombreuses recherches conduites durant ces dernières années ont bien montré que cette variabilité est la conséquence de facteurs propres à l'animal (race, sexe, âge) et à ses conditions de production (Hocquette *et al.,* 2005 ; Oury *et al.,* 2005 ; 2007b), mais aussi propres aux conditions d'abattage, de maturation et de cuisson de la viande (Culioli *et al.,* 2003). La filière bovine est à la recherche d'indicateurs biologiques ou moléculaires permettant d'identifier les animaux aux qualités favorables, en particulier de tendreté, afin de les orienter vers les systèmes de production les plus appropriés.

Caractéristiques musculaires et tendreté

Les qualités sensorielles dépendent de la composition et des propriétés structurales du muscle, particulièrement de ses composantes majeures : la trame conjonctive, les fibres musculaires et les lipides intramusculaires (Guillemin *et al.,* 2009). La trame conjonctive, riche en collagène, subit très peu de modifications au cours de la phase de maturation, elle est responsable de la « dureté de base de la viande ». Plus la teneur en collagène est élevée et plus sa solubilité est faible, plus la viande est dure (Lepetit, 2004). Les propriétés des fibres musculaires vont conditionner la vitesse de maturation qui est un processus multifactoriel très complexe affectant principalement la structure myofibrillaire et dépendant de plusieurs facteurs *ante* et *post mortem*. C'est un processus essentiellement enzymatique (Ouali, 1992), qui

Muscle_Viande.indd 145 07/09/2010 12:53:00

résulte de l'action des protéases endogènes sur les protéines contractiles et sur les constituants du cytosquelette (Huff-Lonergan et Lonergan, 1999).

Les systèmes protéolytiques identifiés dans le muscle comprennent les métallo-peptidases (matrix metalopeptidases, ou MMP), les calpaïnes, les cathepsines, le protéasome et les sérine peptidases (Balcerzak *et al.,* 2001 ; Goll *et al.,* 1989). Deux d'entre eux ont été particulièrement étudiés. Il s'agit des calpaïnes et des cathepsines (Ouali, 1992). Une contribution significative du protéasome 20S au processus de maturation a été mise en évidence plus récemment (Dutaud *et al.,* 2006). Par ailleurs, certains résultats indiquent clairement que le taux d'inhibiteurs spécifiques de ces systèmes protéolytiques constitue un meilleur indicateur du processus d'attendrissage que le taux des enzymes cibles elles-mêmes (Ouali et Talman, 1990).

Cette phase de maturation est dépendante de facteurs physico-chimiques tels que la concentration en calcium du muscle, la pression osmotique et les propriétés contractiles et métaboliques des fibres. Ainsi, il a été démontré que le processus de maturation est plus rapide dans les muscles rapides glycolytiques que dans les muscles oxydatifs (Ouali, 1992). En effet, l'étude de Ouali et Talmant (1990) montre que le rapport calpaïne/calpastatine est plus élevé dans les muscles à contraction rapide, la protéolyse y étant plus importante et donc la vitesse de maturation plus grande. C'est ce qui explique la différence de temps de maturation très courte pour les viandes blanches comparativement à la viande rouge. Récemment, Ouali *et al.* (2006) ont proposé un nouveau concept impliquant des enzymes de la famille des caspases jouant également un rôle important dans les processus d'apoptose (mort cellulaire programmée). Ces derniers pourraient constituer une première étape du phénomène de maturation.

De nombreux travaux ont mis en évidence des relations entre les propriétés des fibres musculaires (diamètre de section transversale des fibres et type contractile et métabolique) et la tendreté. Toutefois, ces relations sont très variables selon le type d'étude. Par exemple, Maltin *et al.* (2003) montrent que plus le muscle *Longissimus lumborum* est oxydatif, plus il est tendre, à l'inverse de ce qui est observé pour le muscle *Vastus lateralis*. L'étude de Picard *et al.* (2006) montre le même type de résultats sur les muscles *Longissimus thoracis* (LT, oxydatif) et *Semitendinosus* (ST, glycolytique). Le muscle LT des vaches apparaît le plus tendre lorsqu'il est riche en lipides totaux et notamment en triglycérides, qu'il présente les propriétés les plus lentes et oxydatives et les teneurs en collagène total et insoluble les plus faibles (Picard *et al.,* 2007). De manière opposée, les muscles ST les plus tendres sont ceux qui ont les activités glycolytiques (lactate déshydrogénase, LDH) les plus élevées. Il n'y a d'ailleurs que cette propriété qui apparaît être significativement corrélée à la tendreté dans ce muscle.

Ceci démontre que selon le type de muscle considéré et sans doute aussi selon le type d'animal et le mode d'élevage (revue de Hocquette *et al.* 2005), la tendreté de la viande peut être expliquée par des caractéristiques différentes. Ceci permet de comprendre les nombreuses contradictions rencontrées dans la bibliographie sur les relations entre caractéristiques biochimiques du muscle et qualité sensorielle de la viande. En effet, selon les auteurs, les études ont été conduites sur des types de muscles ou d'animaux différents. Ceci montre également qu'aucune caractéristique d'un muscle donné ne peut être un prédicteur de la qualité sensorielle de l'ensemble

Muscle_Viande.indd 146 07/09/2010 12:53:00

des autres muscles de la carcasse. En particulier, l'étude de Picard *et al.* (2006) montre des différences entre taurillons et vaches pour les mêmes types de muscle. Les relations sont plus marquées chez les vaches que chez les jeunes bovins en croissance. Chez les taurillons, les caractéristiques musculaires les plus corrélées avec la tendreté globale de la viande (tous muscles confondus) sont les lipides totaux et les triglycérides (corrélés positivement), la surface moyenne des fibres, le pH 24 heures après l'abattage et la teneur en collagène total et insoluble (corrélés négativement avec la tendreté). Chez les vaches, ces corrélations se retrouvent de manière encore plus marquée.

À ces relations s'ajoute la proportion de fibres lentes oxydatives corrélée positivement avec la tendreté, alors que le pourcentage de fibres rapides oxydoglycolytiques est corrélé négativement. On peut également remarquer que chez les vaches, c'est la mesure du pH 3 heures après l'abattage qui est la plus corrélée (positivement) à la tendreté. La force contrainte maximale, chez les taurillons, est corrélée à la surface moyenne des fibres ainsi qu'à la teneur en collagène insoluble. Comme pour la tendreté globale, on observe des corrélations plus nombreuses chez les vaches : le pourcentage de fibres rapides étant corrélé positivement à la mesure de contrainte maximale, et le pourcentage de fibres lentes étant corrélé négativement, en cohérence avec une corrélation négative entre l'activité de l'enzyme isocitrate déshydrogénase (ICDH) et la contrainte maximale. Une corrélation positive est observée entre la teneur en collagène total et la contrainte maximale, alors que le pH à 1 heure, 3 heures et 24 heures après abattage est corrélé négativement.

Le pourcentage d'explication de la tendreté à partir de ces caractéristiques musculaires est plus élevé chez les vaches que chez les taurillons, avec 11 % de la tendreté globale et 13 % de la mesure de contrainte maximale expliqués chez les taurillons, et 32 % de variabilité de la tendreté globale et 22,5 % de variabilité de la mesure de contrainte expliqués chez les vaches.

Ainsi, l'ensemble de ces données montre que la tendreté de la viande, définie par analyse sensorielle ou par mesure mécanique, est expliquée en partie par la surface des fibres musculaires et la teneur en collagène insoluble chez les animaux issus de deux types de production : taurillons et vaches. Un effet du diamètre des fibres sur la dureté de la viande a été trouvé dans d'autres études, en particulier celle de Renand *et al.* (2001) dans le muscle LT de 106 taurillons âgés de 14 à 21 mois, mais cette relation est contestée par d'autres auteurs. Les valeurs de pH *post mortem*, en particulier le pH à 3 heures, apparaissent bien corrélées à la tendreté, surtout chez les vaches (Dransfield *et al.,* 2003). Il a été proposé par Marsh *et al.* (1988) que le pH à 3 heures pouvait être un indicateur de la tendreté et qu'une valeur de pH voisine de 6,1 conduirait à la viande la plus tendre. En revanche, selon une étude plus récente portant sur 444 bovins (Shakelford *et al.,* 1994), le pH mesuré très tôt après l'abattage n'apparaît pas bien corrélé avec la tendreté. Les résultats de Dransfield *et al.* (2003) montrent que les échantillons les plus tendres ont eu une chute lente de pH, ce qui confirme l'importance de ce facteur.

Ainsi, il apparaît clairement que la tendreté de la viande est très difficile à maîtriser en raison de son origine multifactorielle non totalement expliquée jusqu'à présent. Il en est de même pour la flaveur, qui dépend principalement mais dans des proportions variables de la quantité et des caractéristiques des lipides intramusculaires.

Muscle_Viande.indd 147 07/09/2010 12:53:00

Identification de nouveaux marqueurs biologiques

Ces dernières années, les techniques de génomique ont été exploitées, notamment en France, à l'Inra, et dans d'autres pays (Australie, États-Unis, etc.), afin de rechercher sans *a priori* des marqueurs biologiques de la qualité sensorielle, principalement de la tendreté (Hocquette *et al.,* 2007b). Le séquençage du génome bovin est également source de nouvelles informations et de nouveaux outils moléculaires susceptibles d'accélérer les recherches en génomique bovine (revue de Hocquette *et al.,* 2007a). Plus particulièrement, les approches de génomique fonctionnelle ont permis d'établir une liste de candidats potentiels marqueurs de la tendreté et de la flaveur de la viande bovine (figure 11.1) qui sont impliqués principalement dans plusieurs grandes fonctions biologiques, notamment dans les propriétés contractiles et métaboliques, le métabolisme des lipides, la structure du muscle, le métabolisme du calcium et le stress cellulaire (famille des *heat schock protein,* HSP) (Guillemin *et al.,* 2009 ; Picard *et al.,* 2010).

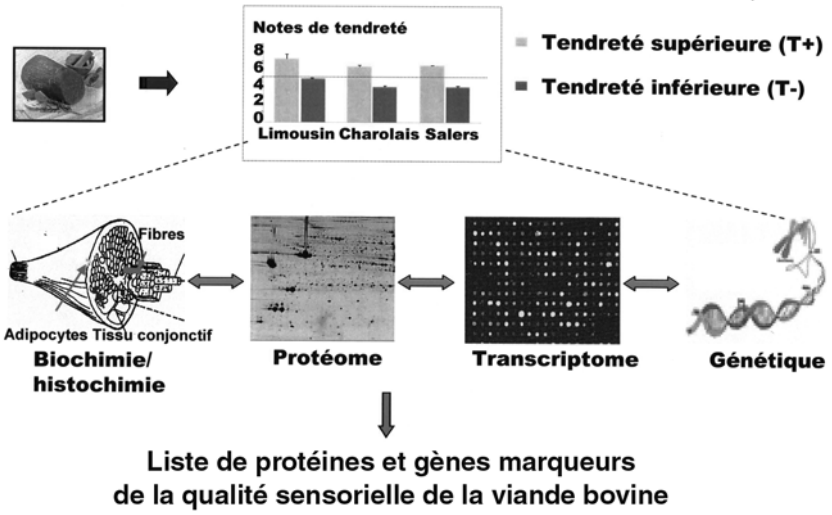

Figure 11.1. Stratégie d'identification de marqueurs de la qualité sensorielle de la viande.

Une approche de biologie intégrative combinant des analyses de biochimie, d'histochimie et de génomique (protéome, transcriptome) dans les muscles de bovins différant par leur aptitude à fournir une viande de bonne qualité sensorielle, permet d'établir une liste de marqueurs potentiels de la qualité de la viande, notamment de la tendreté (T), qui seront intégrés dans des équations de prédiction.

Propriétés contractiles et métaboliques

De façon générale, l'ensemble des résultats obtenus dans plusieurs études en comparant deux lots de tendreté (élevée ou faible) (Bouley *et al.,* 2004 ; Chaze *et al.,* 2009 ; Hocquette *et al.,* 2007c) montre, pour un muscle donné, que des protéines représentatives du type rapide glycolytique sont davantage exprimées dans les viandes les plus dures. C'est le cas de la phosphoglucomutase (PGM), de la lactate déshydrogénase-B (LDH-B), de la triosphosphate isomérase en Charolais et Salers, de la glycéraldéhyde 3-phosphate déshydrogénase (GAPDH) en Limousin, des isoformes

Muscle_Viande.indd 148 07/09/2010 12:53:00

de troponine T rapide (TnTr) en Charolais et Blond d'Aquitaine, et de la β-enolase en Limousin et Blond d'Aquitaine.

Au contraire, les protéines caractéristiques du type lent oxydatif sont davantage exprimées dans les viandes les plus tendres. On peut citer l'α-enolase en Limousin, une isoforme de troponine T lente et des isoformes lentes de chaînes légères de myosine en Blond d'Aquitaine ainsi que la créatine kinase M et la protéine mitochondriale NADH-ubiquinone oxydoréductase. D'autres expérimentations arrivent à des conclusions similaires sur la relation entre métabolisme oxydatif et tendreté. Notamment, Morzel *et al.* (2008) identifient la SDH (succinate déshydrogénase, enzyme du métabolisme oxydatif) comme le meilleur prédicteur de la tendreté initiale et globale, expliquant respectivement 65,6 % et 57,8 % de leur variation. Les résultats de Bouley *et al.* (2004 ; 2005) montrent que certaines protéines comme les isoformes de troponine T rapides, la MyBP-H et la PGM, apparaissent corrélées à la fois à la masse musculaire et à la tendreté de la viande. Ceci montre qu'il est envisageable de contrôler à la fois la quantité de viande produite et sa tendreté.

Métabolisme du calcium

Plusieurs protéines impliquées dans le métabolisme du calcium ont été identifiées comme marqueurs positifs de la tendreté (figure 11.2). Par exemple, la parvalbumine est fortement augmentée dans le lot de tendreté supérieure dans les races Charolaise et Limousine (Bouley *et al.,* 2004). Cette protéine possède des propriétés structurales qui lui procurent une forte affinité pour les ions calcium. Elle participe, particulièrement dans les fibres rapides, au cycle du calcium entre le cytoplasme et le réticulum sarcoplasmique (Berchtold *et al.*, 2000). D'autre part, la MLC2 (pour *myosin light chain 2*), dont l'expression est diminuée dans le lot de tendreté supérieure des deux races à viande Charolaise et Limousine (Bouley *et al.*, 2004), possède un site de fixation du calcium. Sa phosphorylation augmente son affinité pour le calcium (Szczesna *et al.*, 2001). Dans le lot de tendreté supérieure, la MLC2 est plus phosphorylée, ce qui se traduit par une augmentation de la forme phosphorylée (MLC2P) et une diminution de MLC2 (Bouley *et al.*, 2004). Ces modifications sont plus marquées en race Charolaise que Limousine.

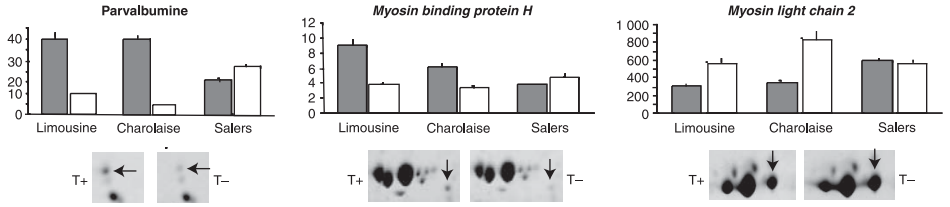

Figure 11.2. Illustration des différences d'intensité des volumes de spots protéiques entre les muscles *Semitendisosus* de jeunes bovins de race Limousine, Charolaise et Salers donnant de la viande de tendreté élevée (T+) ou faible (T–) (adapté de Bouley *et al.*, 2004).

La parvalbumine (protéine du cycle du calcium) et la *myosin binding protein H* (protéine structurale) sont plus abondantes dans les muscles des bovins T+ dans les deux races à viande (Limousine, Charolaise), mais pas dans la race rustique (Salers). En revanche, la chaîne légère de myosine (*myosin light chain 2,* une protéine contractile) est moins abondante dans les muscles des jeunes bovins T+ des deux races à viande, mais pas dans ceux de la race rustique.

Muscle_Viande.indd 149 07/09/2010 12:53:01

Dans la même logique, l'abondance de l'acyl-CoA-*binding protein* est augmentée dans le lot de tendreté supérieure particulièrement en race Limousine (Bouley *et al.,* 2004). Un des rôles du complexe acyl-CoA/ACBP est de réguler le relargage d'ions calcium par le réticulum sarcoplasmique en augmentant l'activité des canaux calciques (Fulceri *et al.,* 1997). Une équipe coréenne (Kim *et al.,* 2008) a également montré que l'expression du DNA binding/transcription factor (TCP1) et de l'inositol 1,4,5-triphosphate receptor 1 (IP3R1), impliqués dans l'activité des canaux calciques, était plus élevée dans les lots de tendreté supérieure. Ainsi, les protéines du cycle du calcium semblent fortement impliquées dans la tendreté de la viande. Étant donné le rôle important du calcium au cours de la maturation, ces résultats semblent tout à fait cohérents.

Protéines de structure

Des protéines de structure telles que l'actine-α et la CapZβ (protéine de liaison à l'actine) apparaissent discriminantes entre lots de tendreté sensorielle ou mécanique. En particulier, l'actine-α a été retrouvée plus abondante dans les lots de tendreté supérieure dans toutes les études réalisées à l'Inra dans différentes races bovines (Bouley *et al.,* 2004 ; Chaze *et al.,* 2009 ; Hocquette *et al.,* 2007b ; 2007c ; Morzel *et al.,* 2008). Cette protéine de structure subit des modifications au cours de la phase de maturation *post mortem* suite à son clivage par les systèmes protéolytiques. Le fait qu'elle apparaisse comme un bon marqueur de tendreté dans plusieurs situations semble donc cohérent.

Protéines de choc thermique (HSP)

Toutes les études de recherche de marqueurs biologiques de la tendreté par génomique fonctionnelle, au niveau ARNm ou protéines, ont révélé un rôle important des *heat shock proteins* (HSP). Dans le projet Mugène (approche intégrée combinant la génétique, la génomique et la biologie musculaire pour gérer la qualité de la viande bovine selon le potentiel de croissance des animaux et les facteurs d'élevage) du programme français Agénaé (Analyse du génome des animaux d'élevage) en partenariat avec la filière bovine, Bernard *et al.* (2006) ont montré que l'expression du gène DNAJA1 était un marqueur de dureté de la viande (figure 11.3, brevet déposé par l'Inra et l'industrie bovine française. Ce gène code pour une protéine chaperonne de la famille des HSP (HSP40), qui intervient dans l'entrée des protéines dans la mitochondrie et inhibe le mécanisme d'apoptose en interaction avec une autre protéine chaperonne (HSP70). Cette activité antiapoptotique pourrait ralentir le processus de mort cellulaire durant les premières phases de la maturation, en accord avec la théorie proposée par Ouali *et al.* (2006). La relation entre l'expression de DNAJA1 et la tendreté mise en évidence sur des taurillons (figure 11.3) a été validée sur le muscle LT de bœufs Charolais (Bernard *et al.,* 2007). D'autres protéines de la même famille ont été identifiées comme marqueurs de tendreté dans plusieurs programmes. Par exemple, les protéines HSP27 et Ð-crystalline B ont été trouvées corrélées avec la tendreté dans plusieurs études indépendantes (Bouley *et al.,* 2004 ; Herrera-Mendez *et al.,* 2006 ; Morzel *et al.,* 2008) La HSP27 agit en interaction

Muscle_Viande.indd 150 07/09/2010 12:53:01

avec d'autres partenaires, en particulier HSP70 et α-crystalline B, avec lesquelles elle forme un complexe dynamique qui permet de protéger plus particulièrement les enzymes du métabolisme oxydatif et des protéines myofibrillaires (comme la desmine, l'actine, la myosine, la titine) lors de stress cellulaires. Chez l'animal vivant, l'importante quantité de HSP27 protège l'actine de la dégradation. Or, après l'abattage, HSP27 empêcherait l'agrégation protéique et favoriserait ainsi l'accès des protéases à leurs cibles, augmentant ainsi la protéolyse de l'actine. La protéine HSP27, *via* son rôle antiapoptique, constitue donc une bonne candidate pour être un marqueur pertinent de la tendreté, une abondance élevée de cette protéine chez l'animal vivant étant liée à une meilleure tendreté après maturation (figure 11.3).

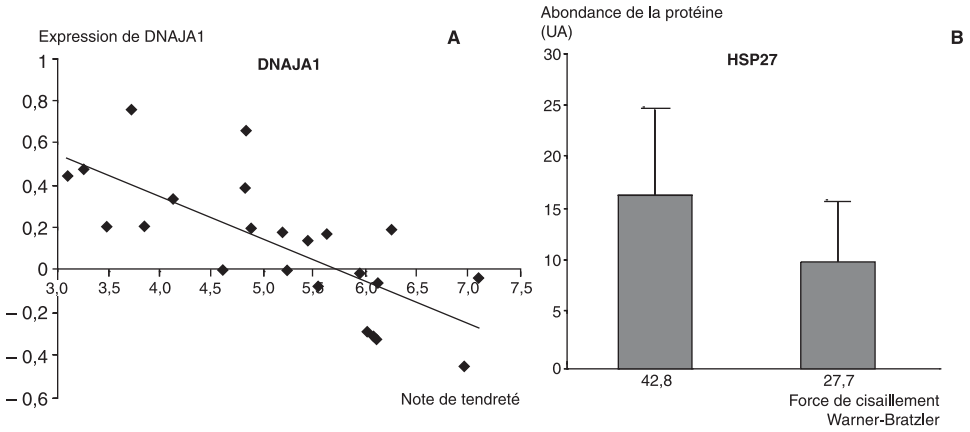

Figure 11.3. Des protéines de la famille des protéines de choc thermique (HSP) sont des marqueurs potentiels de tendreté.

(A) Relation entre la tendreté et l'expression du gène DNAJA1 dans le muscle *Longissimus thoracis* de jeunes bovins Charolais. (B) Abondance de la protéine HSP27 révélée par analyse protéomique dans les muscles de ces jeunes bovins différant par leur force de cisaillement Warner-Bratzler après 14 jours de maturation.

Les données de Morzel *et al.* (2008) montrent que la quantité de protéines dégradées au cours de la maturation augmente pour l'actine, la créatine kinase, l'α-crystalline B et la HSP27. En accord avec ceci, Jia *et al.* (2006) ont montré que la cofiline, qui contrôle la polymérisation de l'actine, chute de manière drastique au cours de la maturation. Hollung *et al.* (2007) montrent également que les fragments de protéines de structure telles que l'actine, la myosine, la troponine T ainsi que d'enzymes métaboliques comme la myokinase, la pyruvate kinase, la glycogène phosphorylase, détectés 48 heures après abattage, sont corrélés positivement à la tendreté de la viande.

Conclusion

Beaucoup de progrès ont été accomplis récemment dans notre compréhension des processus biologiques qui contribuent à la qualité de la viande. En particulier, l'utilisation des techniques de génomique fonctionnelle a révélé des gènes et/ou des

Muscle_Viande.indd 151 07/09/2010 12:53:01

protéines insoupçonnés comme marqueurs moléculaires des propriétés sensorielles (tendreté, saveur, jutosité) de la viande bovine. Ceci devrait conduire à l'élaboration de tests commerciaux de diagnostic basés sur les « marqueurs génomiques » pour le tri de qualité de la viande, l'optimisation de l'élevage ou de l'élevage sélectif. Cependant, l'application des données d'expression de gènes ou de protéines à des tests biologiques ou idéalement à des tests de diagnostic implique de nombreuses phases, en particulier de confirmer ces associations dans des effectifs élevés d'animaux. De plus, la pertinence de ces nouveaux marqueurs doit être testée avant leur exploitation commerciale, car des données récentes suggèrent que les marqueurs génétiques précédemment identifiés dans des races ou des systèmes de production particuliers à certains pays ne sont pas appropriés à tous les systèmes de production ou à d'autres régions du monde (Renand *et al.,* 2007a).

Muscle_Viande.indd 152 07/09/2010 12:53:01

Chapitre 12

La sélection des bovins pour une amélioration génétique de la qualité de la viande

Gilles Renand *et* Sophie Allais

Introduction

La perspective d'améliorer, par sélection, la qualité de la viande des races bovines à viande nécessite non seulement de déterminer si cette qualité a une origine génétique, mais également de raisonner cette amélioration conjointement à celle des objectifs économiques des éleveurs. En effet, l'éleveur naisseur, qui décide du choix des accouplements pour créer la nouvelle génération, choisira un taureau améliorateur des qualités de la viande si et seulement si les veaux procréés bénéficient d'une plus-value commerciale par rapport à des veaux issus d'un taureau améliorateur des seules qualités d'élevage des femelles et/ou des aptitudes bouchères des animaux de boucherie. À l'heure actuelle, ce choix n'est pas réalisable pour les deux raisons interdépendantes suivantes. Tout d'abord, parce qu'il n'existe pas d'évaluation génétique des taureaux sur la qualité de la viande de leurs descendants et donc pas d'offre différenciée de reproducteurs améliorateurs. Et surtout, force est de constater qu'il n'existe pas de différentiel de prix en fonction de la qualité en aval de la filière et donc, actuellement, aucune incitation économique à investir dans des animaux aux qualités supérieures. Ces deux lacunes sont évidemment dues à l'absence de critère de classement des viandes sur leurs qualités organoleptiques du fait d'un coût rédhibitoire des mesures de qualité de la viande bovine. Il n'est pas certain que, dans un avenir proche, puissent se mettre en place des mesures de routine peu coûteuses servant à différencier la qualité et à évaluer les reproducteurs.

Dans ce contexte, la recherche en génétique bovine ne peut proposer à la filière que des informations sur l'évolution probable des qualités de la viande corrélativement

Muscle_Viande.indd 153 07/09/2010 12:53:01

à la sélection actuellement pratiquée sur les aptitudes bouchères. Toutefois, afin de positiver l'image de la viande bovine auprès du consommateur, les éleveurs placent de grands espoirs dans la possibilité d'utiliser des marqueurs génétiques de la qualité. Il serait alors possible de se passer de la mesure en routine d'un grand nombre d'animaux et de proposer qu'un différentiel de sélection puisse être appliqué sur la seule information génétique portée par ces marqueurs.

Nos connaissances sur le déterminisme génétique de la qualité de la viande bovine et de ses composantes se sont largement accrues ces dernières années grâce à d'importants investissements de recherche menés dans les grands pays producteurs de viande bovine que sont les États-Unis et l'Australie. De même, en France, des programmes ont été mis en œuvre pour connaître ce déterminisme génétique dans les conditions de production et les modes de consommation de la viande bovine propres à notre pays.

Variabilité génétique des qualités de la viande et des caractéristiques musculaires associées

L'estimation de paramètres génétiques requiert un nombre élevé d'animaux mesurés et répartis dans des familles pour apprécier la part de la variabilité transmise entre générations et donc améliorable par sélection. Or la mesure des qualités de la viande et/ou des caractéristiques musculaires associées est fort coûteuse à l'heure actuelle, car elle nécessite la mise en place d'un jury de dégustation ou de mesures de laboratoire dont les coûts viennent s'additionner aux coûts de prélèvement des échantillons musculaires. De ce fait, il n'existe dans la littérature qu'un nombre restreint d'études visant à estimer la variabilité génétique de ces qualités. Jusqu'à peu, ces études étaient pour la plupart réalisées aux États-Unis ou en Australie (Burrow *et al.,* 2001 ; Johnston *et al.,* 2003). De ces études, il apparaît qu'il existe intrarace une variabilité génétique non négligeable de la tendreté, qu'elle soit appréciée par un jury de dégustation ou mesurée mécaniquement par une force de cisaillement ($h^2 \approx 1/4$).

Cette tendreté serait donc potentiellement améliorable par sélection si elle pouvait être mesurée, par exemple sur les descendants de taureaux destinés à l'insémination animale. Par contre, les notes de jutosité et de flaveur apparaissent nettement moins héritables ($h^2 \approx 1/10$) et assez étroitement liées à la tendreté ($|r_g| \approx + 0{,}9$). Une amélioration de la jutosité et de la flaveur peut donc difficilement être obtenue par une sélection directe sur les notes de dégustation, mais peut être éventuellement obtenue en réponse indirecte à une amélioration de la tendreté.

Dans ces études, les qualités de la viande sont généralement mises en relation avec la note de persillé, qui est un critère systématiquement enregistré dans ces pays car intégré dans la grille de notation des carcasses : une plus-value est accordée aux carcasses présentant la viande la plus persillée, car une relation positive a depuis longtemps été observée dans ces pays entre le persillé et la qualité de la viande, aussi bien la tendreté que la flaveur. Il faut noter que cette relation est observée avec un mode de consommation de la viande bovine spécifique à ces pays, c'est-à-

Muscle_Viande.indd 154 07/09/2010 12:53:01

dire suite à une cuisson à une température particulièrement élevée (70 °C à cœur). Cette relation observable au niveau phénotypique est également positive au niveau génétique entre l'adiposité de la viande, évaluée par la note de persillé ou le dosage de lipides intramusculaires, et la tendreté, évaluée par un jury de dégustation ou la mesure d'une force de cisaillement ($|r_g| \approx + 0{,}5$). Une sélection positive sur la note de persillé induira donc une réponse positive, bien qu'indirecte, sur la tendreté.

L'adiposité de la viande présente une variabilité génétique non négligeable avec des héritabilités de l'ordre de $h^2 \approx 0{,}4$. Dans les systèmes américain et australien, la notation systématique du persillé en abattoir permet donc d'évaluer les taureaux sur ce critère et de faire progresser la teneur en lipides des viandes si tel est l'objectif des éleveurs. Une telle sélection permet ainsi d'améliorer la qualité sensorielle des viandes, mais présente l'inconvénient d'induire aussi une réponse positive et donc défavorable sur l'adiposité des carcasses du fait de corrélations génétiques positives entre note de persillé et épaisseur de gras sous-cutané. Toutefois, ces corrélations restent relativement modestes ($r_g \approx + 0{,}3$). Pour éviter cet inconvénient, des recherches ont été entreprises pour trouver d'autres caractéristiques musculaires plus directement corrélées avec la tendreté et indépendantes de l'adiposité. C'est ainsi que des études aux États-Unis ont permis d'estimer que la teneur en calpastatine, une enzyme antiprotéolytique, avait une héritabilité non négligeable et était génétiquement bien corrélée, négativement, à la tendreté. Pour que cette caractéristique puisse être utilisée comme critère de sélection, il est toutefois nécessaire qu'une technique de dosage en routine soit mise au point, ce qui n'est pas le cas. Dans ces pays, l'amélioration génétique de la tendreté par sélection ne repose donc jusqu'à présent qu'indirectement sur la sélection du persillé.

En France, une première étude a eu pour objectif d'estimer la variabilité génétique conjointe des caractéristiques musculaires et des aptitudes bouchères à l'abattage sur un échantillon de 377 taurillons de race Charolaise et d'estimer, sur un sous-échantillon de 106 taurillons, les relations phénotypiques entre ces caractéristiques musculaires et les qualités de la viande, les steaks ayant été grillés jusqu'à une température à cœur de 55 °C conformément aux habitudes culinaires françaises (Renand *et al.,* 2001). Les principaux résultats montrent qu'au niveau phénotypique 25 % à 30 % de la variabilité des qualités de la viande peuvent être expliqués par celle des caractéristiques musculaires mesurées, à savoir les teneurs en lipides intramusculaires et en collagène, la solubilité du collagène, la taille et le typage des fibres musculaires. La flaveur apparaît prioritairement associée à la teneur en lipides, et la vitesse de maturation à la proportion de fibres blanches rapides. La viande est notée plus tendre chez les animaux qui ont des fibres musculaires plus fines et qui ont moins de collagène et un collagène plus soluble. Des résultats similaires ont été obtenus avec la même procédure d'évaluation des qualités sensorielles sur des taurillons de trois autres races (Aubrac, Gasconne et Salers). Ces premiers résultats se démarquent des résultats obtenus aux États-Unis et en Australie et rapportés plus haut, où la teneur en lipides de la viande apparaît comme la caractéristique musculaire la mieux corrélée à la tendreté. L'existence de ces différences de relations milite pour que les qualités de la viande soient étudiées dans les conditions de production et de consommation représentatives de chaque pays. Au niveau génétique, les principaux résultats révèlent une étroite corrélation génétique entre la composition de la carcasse (proportions de muscle et de gras) et certaines

Muscle_Viande.indd 155 07/09/2010 12:53:01

caractéristiques musculaires. Les animaux génétiquement gras ont des muscles avec plus de lipides intramusculaires, avec des fibres musculaires plus grosses et avec un collagène moins soluble. Ainsi, compte tenu des relations phénotypiques présentées ci-dessus, il est probable qu'une sélection en faveur de la croissance musculaire aux dépens des dépôts adipeux devrait avoir des effets plutôt favorables sur la tendreté, mais défavorables sur la flaveur.

Ces résultats préliminaires ont mis en évidence la nécessité d'entreprendre une étude du déterminisme génétique des qualités de la viande bovine selon le mode de production et les races exploitées en France, et selon le mode de consommation habituel de la viande bovine, c'est-à-dire avec une cuisson de type « saignant ». Un programme de grande envergure, nommé Qualvigène, a donc été mis en œuvre (Renand *et al.,* 2007a). Il a nécessité la mobilisation de moyens conséquents de la part des partenaires professionnels (UNCEIA, entreprises de sélection, Institut de l'élevage) comme de la recherche publique (Inra, ANR), et a permis de constituer un outil unique d'analyse du déterminisme génétique des qualités de la viande, aussi bien au niveau moléculaire que polygénique.

Le programme de recherche Qualvigène repose sur les capacités de testage sur descendance des trois races à viande spécialisées (Charolaise, Limousine et Blonde d'Aquitaine). Avec trois années de testage, il a été possible de disposer d'une base de données phénotypiques complète pour 3 349 taurillons de race pure, issus de 114 pères de races Charolaise (48), Limousine (36) ou Blonde d'Aquitaine (30). En plus des aptitudes bouchères classiquement contrôlées, des mesures originales ont été enregistrées concernant la qualité des carcasses (composition, surface du muscle *Longissimus dorsi*), les caractéristiques musculaires (teneurs en lipides intramusculaires et en collagène insoluble, taille des fibres musculaires) et les qualités de la viande (couleur, pertes en eau, force de cisaillement, qualités sensorielles).

Les premières estimations des coefficients d'héritabilité des qualités de la viande en France ont ainsi été obtenues grâce à ce programme. Il apparaît que les mesures des qualités de la viande et des caractéristiques musculaires peuvent se regrouper en trois catégories : celle dont la variabilité génétique est non négligeable ($h^2 \approx 1/4$), comme la teneur en lipides intramusculaires, la note de tendreté et la force de cisaillement, et qu'on peut donc améliorer par sélection à condition d'avoir des mesures enregistrables en routine ; celle de faible héritabilité, sans être trop négligeable toutefois ($h^2 \approx 1/7$), pour la teneur en collagène, la taille des fibres et la mesure de la luminescence L* ; enfin celle de très faible héritabilité ($h^2 \approx 1/15$), pour les notes de flaveur ou de jutosité et les pertes d'eau à la décongélation ou à la cuisson. Ces résultats confirment ceux des études nord-américaines et australiennes selon lesquelles les deux principales qualités de la viande qu'il est possible de modifier génétiquement par sélection sont la tendreté et la teneur en lipides intramusculaires. Par contre, on ne retrouve pas les relations génétiques systématiquement positives entre tendreté et teneur en lipides intramusculaires, puisque celles-ci ne sont que légèrement positives en races Charolaise et Blonde d'Aquitaine, et plutôt négatives en race Limousine. Par ailleurs, la flaveur de la viande des taurillons Limousins est génétiquement indépendante de la teneur en lipides intramusculaires, alors que la corrélation génétique est positive dans les deux autres races. Enfin et surtout, cette teneur en lipides intramusculaires est nettement corrélée avec l'adiposité des carcasses dans les trois

Muscle_Viande.indd 156 07/09/2010 12:53:01

races ($r_g \approx + 0,7$), le double de ce qui a été estimé dans les études américaines et australiennes. Il apparaît donc que sélectionner la teneur en lipides intramusculaires peut éventuellement être utilisé pour améliorer la flaveur, mais que cette sélection serait par contre inefficace pour améliorer la tendreté et qu'elle entraînerait une réponse corrélée défavorable sur la composition des carcasses.

Dans ce programme Qualvigène, la teneur en collagène insoluble et la taille des fibres musculaires ont été systématiquement mesurées, leur relation avec la tendreté ayant été mise en évidence dans l'étude phénotypique rapportée plus haut. Si la première est génétiquement indépendante de la tendreté, il apparaît que la taille des fibres musculaires est négativement corrélée avec la tendreté ($r_g \approx - 0,6$) et positivement avec la force de cisaillement ($r_g \approx + 0,5$) dans les trois races. Ce résultat est particulièrement original, car il montre que dans nos races à viande et avec notre type de cuisson, la finesse des fibres musculaires est systématiquement et positivement associée au potentiel génétique pour la tendreté, ce qui n'est pas le cas de la teneur en lipides intramusculaires.

En conclusion, l'existence d'une variabilité génétique non négligeable de la tendreté nous permet d'affirmer qu'un progrès génétique serait potentiellement réalisable sur cette qualité essentielle de la viande si une mesure peu onéreuse pouvait être mise en œuvre. En l'absence d'une telle mesure, il n'est pas possible de s'appuyer sur les résultats de la bibliographie anglo-saxonne pour préconiser en France une sélection indirecte sur la note de persillé ou la teneur en lipides intramusculaires. En effet, dans nos races, nos systèmes de production et notre mode de consommation, essayer d'accroître les lipides intramusculaires est illusoire pour améliorer la tendreté et aurait des effets négatifs sur la composition des carcasses, bien qu'on puisse espérer un effet favorable sur la flaveur. La relation significative entre la finesse des fibres musculaires et la tendreté représente une piste biologique intéressante, mais difficilement utilisable dans l'immédiat du fait que la mesure de la taille des fibres musculaires est tout aussi difficile que celle de la tendreté.

Recherche de marqueurs moléculaires

Dans le contexte décrit ci-dessus, l'impossibilité de mettre en place les méthodes classiques de sélection conduit à s'interroger sur les possibilités de sélectionner les reproducteurs sur des marqueurs moléculaires. La variabilité génétique des caractères trouve en effet son origine dans les variations, ou polymorphismes, au sein d'une multitude de gènes, chacun de ces polymorphismes induisant une modification plus ou moins importante des protéines synthétisées, et par conséquent un effet plus ou moins important sur l'expression du caractère. Ces polymorphismes associés à des variations quantitatives des caractères sont appelés QTL *(quantitative trait locus).* Contrairement aux méthodes de sélection génétique classiques, qui ignorent ces polymorphismes et ne considèrent que la somme des effets de toutes les variations du génome, la génétique moléculaire cherche à repérer ces QTL pour en tirer partie soit en mettant en évidence les mutations causales (tâche difficile à réaliser), soit en utilisant des marqueurs moléculaires neutres mais suffisamment proches des mutations causales pour les retrouver en déséquilibre de liaison dans les populations en sélection (l'essentiel des recherches en génomique).

Muscle_Viande.indd 157 07/09/2010 12:53:01

Toute la difficulté réside dans la détection de ces QTL et, surtout, dans la recherche de marqueurs suffisamment proches pour être utilisables en sélection. Il ne suffit pas en effet que les marqueurs soient à proximité d'un gène présentant une mutation causale, encore faut-il que la relation marqueur/QTL ne soit pas dégradée par les recombinaisons qui sévissent à chaque méiose, afin de conserver une relation privilégiée chez la majorité des animaux entre les allèles, ou copies, au marqueur et les allèles au QTL ; autrement dit, encore faut-il qu'il existe un déséquilibre de liaison durable sur quelques générations.

Les premiers travaux de détection de QTL ont été lancés dans les années 1990 à l'aide de microsatellites, marqueurs très polymorphes (nombreuses copies ou allèles différents) mais trop peu fréquents pour mettre en évidence des déséquilibres de liaison au niveau de populations. Ils ne peuvent être utilisés qu'intrafamille pour maximiser le déséquilibre de liaison chez les animaux contrôlés. Des programmes de primodétection ont donc été mis en place dans différents pays en générant un nombre réduit de familles informatives, généralement à partir de reproducteurs croisés entre races présentant des aptitudes fort différentes afin d'augmenter la probabilité que ces reproducteurs soient hétérozygotes (porteurs de deux allèles distincts) aux QTL (Hu *et al.,* 2007). On recense dix expérimentations impliquant divers types de croisements : Brahman x Hereford, Brahman x Angus, Charolais x Brahman, Charolais x Holstein, Limousin x Jersey, Limousin x Wagyu (Noire japonaise), Piémontais x Angus, Hereford x population mixte et Blanc-Bleu-Belge x population mixte, dont six furent réalisées aux États-unis. Une détection de QTL a également été menée en race pure au Japon sur la descendance d'un taureau Wagyu. Ces expérimentations requièrent des effectifs d'animaux contrôlés importants afin d'assurer la détection de QTL dont les effets sont modérés (1/3 d'écart type phénotypique), et pas seulement les « gros » QTL. Pour moitié, ces expérimentations ont été mises en œuvre avec des familles de demi-frères/sœurs paternels de très grande taille (250 descendants en moyenne), pour moitié avec des dispositifs F2, ou *back cross* (416 descendants en moyenne avec 72 descendants en moyenne par père).

La mise en place de telles expérimentations n'était justifiée que par la mise en œuvre de mesures fines des aptitudes bouchères à l'abattage et des qualités de la viande. La teneur en lipides intramusculaires et le persillé ont été mesurés respectivement dans trois et huit expérimentations. Pour évaluer la tendreté, la force de cisaillement a été plus souvent mesurée que la note de tendreté appréciée par un jury de dégustation, respectivement sept et deux expérimentations.

Toutes ces expérimentations ont permis de détecter de nombreux QTL sur presque tous les chromosomes. Malgré la diversité des populations étudiées et des conditions expérimentales, on retrouve dans plusieurs expérimentations des QTL sur les mêmes chromosomes aussi bien pour l'adiposité de la viande que pour la tendreté. C'est le cas du chromosome 2, sur lequel un QTL de la teneur en lipides intramusculaires ou du persillé fut mis en évidence dans quatre expérimentations, du chromosome 3 avec un QTL du persillé mis en évidence dans trois expérimentations et des chromosomes 10 et 29 avec trois expérimentations dans lesquelles fut détecté un QTL de la tendreté ou de la force de cisaillement. Les trois QTL de tendreté détectés sur le chromosome 29 sont positionnés exactement sur la même région et traduisent très certainement l'effet de mutations dans un seul et même gène. Par

Muscle_Viande.indd 158 07/09/2010 12:53:01

contre, le positionnement des quatre QTL d'adiposité détectés sur le chromosome 2 diffèrent d'une expérimentation à l'autre : deux en position centromérique, un en position télomérique et le dernier en position intermédiaire. Même si la position de ces QTL est très imprécise, il faut considérer qu'il s'agit de trois QTL différents. Par ailleurs, sur les chromosomes 10, 14 et 27 d'une part ou le chromosome 5 d'autre part, des QTL de l'adiposité ou de la tendreté ont été mis en évidence dans deux expérimentations. Enfin, dix chromosomes (BTA 1, 4, 5, 8, 9, 13, 16, 17, 22 et 29) hébergent un seul QTL de l'adiposité et dix autres (BTA 4, 7, 8, 9, 11, 15, 18, 19, 20 et 25) un seul QTL de la tendreté.

Même s'il est fort probable que plusieurs de ces régions sont des faux positifs, ces résultats montrent qu'il existe bien des QTL impliqués dans la variabilité génétique des qualités de la viande, que ceux-ci sont potentiellement nombreux et que chaque expérimentation ne permet de mettre en évidence que quelques-uns d'entre eux. Dans ces dispositifs en croisement, les effets de ces QTL sont en général d'environ un tiers à un demi d'écart type phénotypique. La transposition de ces résultats pour une utilisation en race pure n'est évidemment pas possible, car il faut tout d'abord s'assurer que la population en sélection n'est pas homozygote pour ces QTL. Toutefois, les qualités de la viande n'ayant jamais été directement sélectionnées, il est fort probable que les QTL impliqués dans la variabilité génétique de ces qualités sont en ségrégation dans nos populations bovines allaitantes, et donc qu'il doit être possible de détecter plusieurs QTL dans chaque race.

Le programme Qualvigène a été l'occasion d'entreprendre une première étude pour détecter des QTL sur des animaux de race pure, Limousine ou Blonde d'Aquitaine. En effet, dans chacune de ces deux races, nous disposions de trois taureaux totalisant près de 250 descendants mesurés pour les qualités de la viande. Pour la teneur en lipides, cinq régions QTL différentes furent détectées : trois en race Limousine (chromosomes 3, 6 et 9) et deux en race Blonde d'Aquitaine (chromosomes 9 et 26). Pour la tendreté, six régions QTL furent détectées : deux en race Limousine (chromosomes 6 et 23) et quatre en race Blonde d'Aquitaine (chromosomes 7, 10, 21 et 23). Ces QTL, pour la plupart, sont originaux par rapport aux résultats de la littérature décrits ci-dessus. Toutefois, le QTL affectant la tendreté sur le chromosome 10 est positionné sur la même région qu'un QTL de tendreté détecté dans deux croisements : Limousin x Wagyu et Charolais x Holstein. Cette région mérite donc d'être plus particulièrement explorée. Le grand avantage de cette expérimentation Qualvigène menée en race pure est d'avoir montré que même avec un dispositif de faible puissance, il a été possible de mettre en évidence plusieurs QTL dont l'effet est d'un tiers d'écart type phénotypique en moyenne. Même si certains de ces QTL sont des faux positifs, il est fort probable qu'il existe d'autres QTL dans nos races à viande, mais non détectables dans ces six familles, car seuls ont pu être détectés les QTL pour lesquels les pères étaient hétérozygotes. Exploiter la variabilité génétique des qualités de la viande à l'aide de marqueurs moléculaires est donc tout à fait possible dans les races à viande spécialisées exploitées en France. La mise en place d'une telle sélection n'est toutefois pas possible à partir des seuls résultats de détection de QTL car, comme pour tous les travaux de détection de QTL à l'aide de microsatellites, la localisation des QTL est beaucoup trop imprécise avec, ici, des intervalles de confiance de l'ordre de 40 cM.

Muscle_Viande.indd 159 07/09/2010 12:53:01

Pour qu'une sélection assistée par marqueurs puisse se mettre en place sur la seule information moléculaire sans requérir l'enregistrement de phénotypes, ou sélection génomique, il est indispensable de disposer de marqueurs en déséquilibre de liaison étroit avec la ou les mutations causales à l'origine de la variabilité génétique des qualités de la viande. Pour trouver de tels marqueurs, deux approches peuvent être mises en œuvre.

La première approche consiste à affiner les régions QTL en densifiant les marqueurs et en ajoutant des animaux informatifs, puis à rechercher des gènes candidats impliqués dans le déterminisme génétique en comparant la carte génétique bovine avec les cartes génétiques humaine et murine afin de repérer des gènes situés dans la région et potentiellement impliqués dans la physiologie du caractère (approche gènes candidats positionnels). Les programmes de détection de QTL ont ainsi débouché sur la proposition d'un certain nombre de gènes candidats, dont certains ont été brevetés et/ou inclus dans des tests génétiques. L'exemple le mieux documenté est celui du QTL sur le chromosome 29, pour lequel les équipes de l'US Department of Agriculture de Clay Center ont émis l'hypothèse que le gène de la calpaïne 1 était un gène candidat pertinent (Page *et al.,* 2002). Ce gène code en effet pour une protéase impliquée dans le processus de maturation de la viande *post mortem*. Ils ont alors recherché et détecté des mutations ponctuelles, ou SNP *(single nucleotid polymorphism),* dans ce gène qui présentaient une association avec la force de cisaillement dans les deux familles utilisées pour la détection de QTL. Il était ensuite nécessaire de vérifier si ces SNP détectés dans deux familles d'animaux croisés particulières étaient présents et présentaient la même association avec la tendreté dans les populations bovines en sélection. Il est alors apparu qu'ils n'étaient pas universels, parce que leur effet n'était pas toujours significatif ou parce qu'ils pouvaient être peu ou non polymorphes dans certaines populations, notamment des races *Bos indicus.* D'autres SNP ont été recherchés et finalement, parmi les cinq SNP testés, deux ont été retenus et inclus dans des tests génétiques commercialisés. Une dizaine d'expérimentations sur une quinzaine de populations différentes, dont certaines comprenant plusieurs milliers d'animaux, ont été mises en place pour valider l'association entre ces marqueurs et la tendreté, essentiellement la force de cisaillement. Il apparaît que ces deux SNP sont utilisables sur une large gamme de races, l'un plus particulièrement dans la sous-espèce *Bos taurus,* l'autre dans la sous-espèce *Bos indicus,* et que leur effet de substitution se situe entre 0,15 et 0,45 écart type phénotypique, 0,30 en moyenne (Van Eenennaam *et al.,* 2007 ; Johnston et Graser, 2010). Un des objectifs de l'expérimentation Qualvigène menée en France fut de tester la pertinence de marqueurs situés dans des gènes candidats potentiels (Allais *et al.,* 2010). Pour le gène de la calpaïne 1, un des deux SNP des tests génétiques commerciaux, celui qui est utilisable chez *Bos taurus,* a été évalué conjointement à trois autres SNP découverts dans les trois races étudiées. Malgré la puissance du dispositif, il s'avère qu'aucune association n'a été observée en races Limousine et Blonde d'Aquitaine. Toutefois, en race Charolaise, le SNP commun avec les tests commerciaux présente une association significative du même ordre que celle observée dans les expérimentations de validation étrangères (0,22 écart type pour la force de cisaillement et – 0,25 écart type pour la note de tendreté). Aucune association n'a été trouvée pour les deux autres SNP.

Muscle_Viande.indd 160 07/09/2010 12:53:01

La même démarche a été appliquée par les chercheurs australiens qui avaient détecté deux QTL différents localisés sur le chromosome 7. Ils ont proposé deux gènes candidats, le gène de la calpastatine, un inhibiteur de la calpaïne, et le gène de la lysyl oxydase, une enzyme impliquée dans la synthèse du collagène. Ils ont alors breveté deux SNP, un dans chacun de ces deux gènes, pour leur effet supposé sur la tendreté (Barendse, 2002a). Le SNP breveté dans le gène de la calpastatine a été inclus dans des tests génétiques et a été testé sur neuf populations dans six expérimentations. Les résultats sont généralement convergents et montrent que l'effet de substitution est compris entre 0,10 et 0,40 écart type, 0,25 en moyenne (Van Eenennaam *et al.,* 2007 ; Johnston et Graser, 2010). Ce même SNP et deux autres SNP du gène de la calpastatine ont été évalués dans l'expérimentation Qualvigène (Allais *et al.,* 2010). Aucune association n'a été observée en races Charolaise et Limousine. En race Blonde d'Aquitaine, seul le SNP commun avec les tests commerciaux présente une association significative avec la force de cisaillement (0,18 écart type) et avec la note de tendreté (– 0,22 écart type). Par contre, aucune association n'a été observée dans les trois races entre le marqueur dans le gène de la lysyl oxydase et les deux mesures de tendreté, ni avec la teneur en collagène qui avait été dosée pour tous les taurillons.

Enfin, un QTL ayant été localisé sur le chromosome 10 dans une famille issue d'un croisement Charolais x Brahman, des chercheurs australiens ont suggéré que le gène de la calpaïne 3, situé dans cette région, pouvait être un gène candidat potentiel. Un des trois SNP détecté présentait une association avec la force de cisaillement en race Brahman, mais aucune association dans deux races composites *Bos taurus* x *Bos indicus*. L'expérimentation de validation de grande envergure menée par le CRC australien n'a, par contre, trouvé aucune association entre ce SNP dans le gène calpaïne 3 et la tendreté dans toute une gamme de races et composites *Bos taurus* x *Bos indicus* (Johnston et Graser, 2010). Les expériences de détection de QTL n'ont pas débouché sur la proposition d'autres gènes candidats de la tendreté. Quelques gènes candidats fonctionnels, c'est-à-dire basés sur leur implication dans la physiologie du muscle ou la transformation du muscle en viande, ont bien été proposés, mais en nombre très restreint et surtout dans des dispositifs trop peu puissants pour qu'on leur accorde quelque crédibilité.

Finalement, il résulte de toutes ces recherches que l'utilisation de marqueurs moléculaires pour améliorer la tendreté par sélection ne repose jusqu'à présent que sur deux gènes candidats, les gènes de la calpaïne 1 et de la calpastatine, dont les effets ont certes été confirmés dans de nombreuses populations, sauf dans deux des trois races françaises étudiées, mais qui sont, tout compte fait, relativement modestes puisque équivalents à environ un quart d'écart type phénotypique. De fait, ces marqueurs pris individuellement ne peuvent expliquer plus de 5 % de la variabilité génétique et moins de 2 % de la variabilité phénotypique. Même utilisés conjointement, les deux marqueurs du gène de la calpaïne et celui de la calpastatine présents dans les tests génétiques commercialisés arrivent à expliquer tout au plus respectivement 11 % et 3 % des variabilités génétique et phénotypique des populations de validation étudiées par le CRC en Australie.

Pour ce qui concerne le persillé ou la teneur en lipides intramusculaires, la détection de QTL sur le chromosome 14 par les Australiens les a amenés à proposer le gène

Muscle_Viande.indd 161 07/09/2010 12:53:01

de la thyroglobuline comme gène candidat potentiel et à breveter un marqueur SNP qui a été introduit dans les tests commerciaux (Barendse, 2002b). Aux États-Unis et en Australie, où la viande persillée est recherchée par les consommateurs, ces tests commerciaux ont été largement diffusés, et une métaanalyse a été réalisée par les Australiens à partir de résultats le plus souvent privés (Wood *et al.,* 2006). Ils ont estimé que ce marqueur avait un effet significatif sur le persillé. Cet effet est toutefois très faible, 0,10 écart type. Par contre les expérimentations de validation conduites aux États-Unis et en Australie ont montré que ce marqueur n'était en fait pas utilisable pour sélectionner le persillé ou la teneur en lipides intramusculaires (Johnston et Graser, 2010 ; Van Eenennaam *et al.,* 2007). Toujours sur ce chromosome 14, un autre gène candidat a été suggéré et breveté, le gène de la diacylglycérol O-acyltransférase de type 1 (DGAT1). Mais aucune autre étude n'a pu trouver d'association entre ce marqueur et l'adiposité de la carcasse ou de la viande. De nombreux autres gènes candidats ont été proposés soit à l'issue des études de détection de QTL, soit de par leur fonction biologique, comme dans le cas du gène de la leptine, également breveté. Ces différents marqueurs sont en cours d'évaluation dans le dispositif Qualvigène sur les races Charolaise, Limousine et Blonde d'Aquitaine. Les premiers résultats confirment les résultats des chercheurs étrangers selon lesquels les marqueurs dans les gènes de la thyroglobuline et DGAT1 ne sont associés ni à la teneur en lipides intramusculaires de la viande, ni à l'adiposité des carcasses.

La seconde approche repose sur la nécessité de mettre en évidence beaucoup plus de gènes ou de QTL pour pouvoir expliquer une part suffisante de la variabilité des qualités de la viande bovine. L'approche gène candidat positionnel est par essence trop limitative, car elle ne s'intéresse qu'à un gène à la fois et, même si celui-ci est associé à des variations de la qualité, elle ne permettra d'exploiter que les quelques gènes ayant des effets détectables, c'est-à-dire autour de 0,2 à 0,3 écart type phénotypique, alors que l'on sait que la plupart des caractères quantitatifs sont contrôlés par un grand nombre de gènes. Ce sont très rarement des gènes ayant un effet important, supérieur à 0,5 écart type ; quelques-uns avec un effet modeste de 0,2 à 0,3 écart type ; beaucoup plus avec un faible effet de l'ordre de 0,1 écart type ou moins. Il faut donc être capable de « piéger » le maximum de ces « petits QTL » pour en additionner les effets afin de prédire avec plus de précision la valeur génétique des animaux. La seconde approche consiste donc à balayer l'ensemble du génome avec des marqueurs densément répartis le long de l'ADN des différents chromosomes. Ceci est désormais réalisable avec la possibilité de génotyper simultanément plusieurs dizaines de milliers de SNP pour le même animal. Les avancées extraordinaires dans les techniques de la génomique ont ainsi permis de détecter plusieurs millions de SNP sur le génome bovin, et des entreprises commercialisent désormais des puces de cinquante mille SNP et s'apprêtent à commercialiser des puces avec dix fois plus de SNP. Ces outils vont permettre de détecter et de localiser finement les QTL en exploitant les déséquilibres de liaison qui peuvent exister au sein des diverses populations autour des mutations causales. Ces régions en déséquilibre de liaison étant dégradées de génération en génération, il est évident que seule une couverture dense du génome avec ces SNP permettra de repérer les petits segments d'ADN qui contiennent des mutations causales.

Muscle_Viande.indd 162 07/09/2010 12:53:02

L'objectif affiché étant de détecter un nombre suffisant de QTL, la plupart ayant un effet très modeste, cette détection ne peut être réalisée avec une puissance suffisante que sur un grand nombre d'animaux représentatifs de la variabilité génétique des populations étudiées. Il est donc nécessaire de disposer d'une base de données et d'une banque d'ADN conséquentes pour mener à bien ces travaux. Des entreprises privées se sont lancées dans la production d'équations de prédiction génomique basées sur un nombre plus ou moins important de SNP. C'est ainsi qu'en Australie ont été évalués des tests génétiques destinés à prédire la valeur génétique pour la tendreté et le persillé de la viande et l'efficacité alimentaire de l'animal en croissance, chacun de ces caractères étant prédit en combinant les effets de plusieurs SNP parmi les 56 SNP génotypés simultanément (CRC, 2010). Il s'avère que sur les quatre populations de validation du CRC, totalisant plus de 1 800 animaux, la valeur prédictive de ces puces pour le persillé ou la teneur en lipides intramusculaires de la viande est nulle dans deux populations, et très faible, moins de 2 % de la variabilité génétique, dans les deux autres. Pour la force de cisaillement, la valeur prédictive est meilleure, soit 4 % de la variabilité génétique prédite dans trois populations et 30 % dans une population d'animaux *Bos indicus*. Une autre expérience de validation a été conduite aux États-Unis avec une puce développée par une autre entreprise pour prédire la valeur génétique pour le persillé et la teneur en lipides intramusculaires de 444 taureaux Angus à partir de 114 SNP choisis dans des gènes candidats et des QTL originaux (MacNeil *et al.,* 2010). Il apparaît que, parmi ces 114 SNP, un jeu de 40 SNP a permis d'obtenir une valeur génétique moléculaire prédite qui présente une corrélation génétique élevée avec les deux mesures d'adiposité, soit + 0,38 avec le persillé et + 0,80 avec la teneur en lipides intramusculaires.

On voit dans ces deux exemples que des avancées majeures sont à attendre de l'utilisation des puces à haute densité en SNP pour détecter des QTL et proposer des équations de prédiction génomique basées sur quelques dizaines de SNP, mais que la précision de ces nouveaux outils reste un enjeu majeur. Ne connaissant pas la méthodologie qui a permis d'établir ces équations, il est difficile d'identifier l'origine de la différence de précision des deux expérimentations reportées ci-dessus. On peut toutefois noter que la première équation de prédiction génomique a été testée sur des populations comprenant des animaux de races et croisements divers, alors que la seconde le fut en race pure Angus. Or les segments d'ADN en déséquilibre de liaison sont très certainement plus grands, et donc plus faciles à repérer intrarace qu'entre races. Quoi qu'il en soit, il est beaucoup plus prudent de réaliser ce type de recherche au sein des races exploitées dans un pays si celui-ci a les moyens de le faire. C'est le cas en France avec le dispositif Qualvigène, qui est idéal pour détecter des QTL en profitant de la structure familiale et de la représentativité des mères des taurillons pour tirer parti des déséquilibres de liaison. Disposer de l'ADN de tous les taurillons et de leurs pères, d'une base de données détaillée sur les qualités de la viande et d'une puce permettant de génotyper simultanément cinquante mille SNP, doit permettre d'effectuer cette recherche pour détecter et localiser finement des QTL, puis de proposer des équations de prédiction des qualités de la viande dans les races Charolaise, Limousine et Blonde d'Aquitaine.

Muscle_Viande.indd 163 07/09/2010 12:53:02

Chapitre 13

Qualités sensorielles de la viande bovine. Impacts des facteurs d'élevage ?

Didier Micol, Catherine Jurie et Jean-François Hocquette

Qualités sensorielles de la viande bovine

Les propriétés sensorielles d'un aliment sont les caractéristiques que le consommateur peut percevoir directement grâce à ses sens. Elles sont classées selon trois modalités :
– qualitative, qui est la caractéristique de ce qui est perçu (goût salé, etc.) ;
– quantitative, qui représente l'intensité de la sensation (peu à intense) ;
– hédonique, qui caractérise le plaisir ressenti par le consommateur. Pour la viande de ruminant, les principales caractéristiques sensorielles sont : la couleur, la tendreté, la jutosité et la flaveur (Touraille, 1994).

La couleur

La couleur est la première caractéristique perçue par le consommateur. C'est souvent la seule dont il dispose pour choisir la viande au moment de l'achat, en particulier dans les circuits de distribution actuels. La couleur rouge de la viande, notamment chez le bovin, lui est conférée par un pigment, la myoglobine, dont le rôle est de transporter l'oxygène dans le muscle, comme l'hémoglobine dans le sang. Il contient un noyau héminique qui possède un noyau de fer central permettant le dosage quantitatif du pigment. Au sein du muscle, la myoglobine est sous forme réduite, de couleur pourpre, en raison de l'absence d'oxygène. En surface, au contact de l'air, elle se trouve sous forme oxygénée (oxymyoglobine), de couleur rouge vif, couleur appréciée lors de l'achat. Après une exposition prolongée à l'air, cette couleur est instable car le pigment s'oxyde en metmyoglobine, de couleur brunâtre, désagréable à l'œil de l'acheteur.

Muscle_Viande.indd 165 07/09/2010 12:53:02

La tendreté

La tendreté peut être définie comme la facilité avec laquelle une viande se laisse trancher et mastiquer, au contraire d'une viande dure, difficile à mastiquer (Touraille, 1994). C'est la qualité sensorielle la plus déterminante pour le consommateur de viande bovine. C'est aussi le critère de qualité d'origine multifactorielle le plus variable, et donc le plus difficile à maîtriser ou à prédire. Deux facteurs principaux jouent un rôle sur la tendreté de la viande : d'une part, le tissu conjonctif, par sa quantité et sa nature et, d'autre part, la structure myofibrillaire, par son état de contraction et son amplitude de maturation au-delà de l'abattage. La tendreté est appréciée soit par des méthodes d'analyse sensorielle faisant appel à des jurys entraînés, soit par des méthodes instrumentales qui reposent sur les propriétés physiques ou rhéologiques de la viande (cisaillement, compression).

La jutosité

La jutosité représente le caractère plus ou moins sec de la viande au cours de la consommation. On distingue la jutosité initiale, celle qui est perçue au premier coup de dent, de la jutosité soutenue. La première est surtout liée à la quantité d'eau présente et libérée lors de la mastication, la seconde est plutôt en relation avec la teneur en lipides de la viande. Le facteur essentiel qui va jouer sur la jutosité est la capacité de rétention d'eau du muscle. Le pH de la viande est déterminant pour la jutosité. Une viande à très bas pH a tendance à perdre son eau et à être sèche. Par contre, les viandes à haut pH ont une très bonne rétention d'eau et présentent une jutosité supérieure (Touraille, 1994).

La flaveur

La flaveur de la viande est le résultat de la sollicitation de deux sens, le goût et l'odorat, c'est une perception olfacto-gustative. La perception de l'odeur est produite par des composés chimiques volatils de faible poids moléculaire qui stimulent les récepteurs de l'épithélium nasal. Le goût est généralement sollicité par des substances solubles dans l'eau et d'un poids moléculaire plus élevé que les composés volatils. La viande à l'état cru n'a que très peu de goût, à l'exception du goût de sang, et contient très peu de composés aromatiques. Ce n'est qu'au cours de la cuisson que se développe sa saveur typique, qui va dépendre des paramètres de cuisson (mode, température, durée, etc.). Les composés aromatiques responsables de la flaveur de la viande cuite sont issus de deux grands types de réaction induits par le chauffage : d'une part, les réactions de Maillard entre les acides aminés et les sucres et, d'autre part, la dégradation des lipides. La dégradation des lipides (composés de triglycérides et de phospholipides) conduit à une large gamme de composés aromatiques. C'est ainsi que la quantité et la nature des lipides, modulables selon le type d'animal et sa conduite d'élevage, sont souvent en relation avec l'appréciation de la flaveur des viandes.

Muscle_Viande.indd 166 07/09/2010 12:53:02

Impacts des facteurs d'élevage

Effets des caractéristiques propres de l'animal

Effet de l'âge

En ce qui concerne la *couleur* des muscles de bovins, associée à l'augmentation de la teneur en pigment, il est établi que la teneur en myoglobine augmente avec l'âge. Dans nos conditions de production, la couleur augmente sensiblement entre 9 et 13 mois, mais se développe surtout entre 13 et 17 mois. Au-delà de cet âge, l'évolution de la couleur est nettement moins importante (Renerre, 1982b ; Renerre et Valin, 1979).

Chez le jeune bovin mâle, de race tardive, la couleur des muscles est reconnue un peu claire pour notre marché (10 ppm de fer) (Bastien, 2002), l'allongement de la période de finition (4-5 mois) ne semblant pas modifier notablement l'appréciation de cette couleur claire (Haurez et Joulié, 1994). Les femelles bovines, dans la même tranche d'âge (9-24 mois), présentent une augmentation plus rapide de la teneur en pigment que les mâles, ce qui correspond à leur plus grande précocité (Renerre, 1982b). Cependant, les différences d'âge entre les types de production ne semblent pas suffisamment marquées pour donner lieu à des différences sensibles de couleur de la viande (Haurez *et al.,* 1998). Le tableau 13.1 illustre cette lente augmentation de la pigmentation avec l'âge chez des génisses de boucherie de 2 à 4 ans. La couleur rouge vif soutenue (20 ppm et plus de fer dans le muscle long dorsal) est atteinte par les bovins adultes, vaches de réforme en particulier (Normand, 2005). Très peu d'écarts de couleur sont constatés entre des jeunes vaches et des vaches nettement plus âgées, la couleur pouvant devenir sombre pour des âges extrêmes en race à viande (Institut de l'élevage, 2006).

Tableau 13.1. Effets de l'âge à l'abattage sur les teneurs (moyenne, écart type entre parenthèses) en fer héminique et en lipides du muscle long dorsal de génisses Limousines (d'après Micol *et al.,* 1992).

	Génisses 24 mois	**Génisses 31 mois**	**Génisses 36 mois**	**Génisses 43 mois**
Nombre d'animaux par lot	9	13	12	12
Poids vif (kg)	542 (22)	634 (48)	668 (37)	704 (43)
Poids de carcasse (kg)	333 (12)	382 (28)	400 (21)	423 (23)
Teneur en fer héminique (μg/g de muscle frais)	20,0	19,8	21,6	23,0
Teneur en lipides (%/poids de muscle frais)	2,3 (0,6)	2,9 (0,7)	3,7 (0,7)	3,8 (0,7)

La *tendreté* de la viande bovine évolue peu dans le jeune âge de l'animal et a tendance à diminuer lorsque les animaux atteignent le stade adulte. Dans nos conditions de production, entre les âges de 12 à 24 mois chez le mâle entier ou castré, la plupart des essais répertoriés récemment ne mettent pas en évidence d'augmentation de la

Muscle_Viande.indd 167 07/09/2010 12:53:02

dureté de la viande appréciée par l'analyse sensorielle ou par la force de cisaillement (Oury *et al.,* 2007b). Cependant, en intra-essai, entre 15 et 19 mois, on note une augmentation de la dureté (+ 20 %) chez le mâle entier lourd (Dransfield *et al.,* 2003 ; Renand *et al.,* 1997). Au-delà de l'âge de 2 ans, la tendreté peut se dégrader, en particulier chez des mâles entiers (33 mois) ou chez des bœufs (33 *versus* 24 mois) (Touraille, 1982a). Chez les femelles, entre 12 et 35 mois, la tendreté n'est pas altérée par l'augmentation de l'âge. Ceci semble être accrédité par des teneurs en collagène total et soluble voisines dans les viandes de génisses dans ces tranches d'âge. Chez les vaches de réforme, les résultats d'analyse sensorielle ne montrent pas d'effet significatif de l'âge de 4, 7 ou 9 ans sur les notes de tendreté obtenues à partir de races à viande (Jurie *et al.,* 2002). Ceci se confirme chez des vaches laitières Normandes entre 3-5 ans et 9-11 ans (Bastien *et al.,* 2002).

La *flaveur* normale de la viande bovine dépend de l'animal et du type de dominant dans le muscle (Hocquette *et al.,* 2005). En général, des fibres contractiles plus rouges et oxydatives, associées à des teneurs en lipides intramusculaires plus élevées, conduisent à des viandes ayant une flaveur plus développée. L'âge de l'animal est un critère important pour la flaveur, la flaveur caractéristique d'une viande se développant en effet lorsque les animaux vieillissent. Le tableau 13.1 illustre cette augmentation de la teneur en lipides intramusculaires avec l'âge chez des génisses Limousines. Une quantité minimale de lipides dans le muscle est nécessaire pour que s'exprime la flaveur. Le goût de la viande bovine augmente jusqu'à des teneurs de 4-5 % selon l'âge (Meurice *et al.,* 2008 ; Touraille, 1994) et se stabilise au-delà.

Effet du type racial

Entre types raciaux, la *couleur* obtenue est essentiellement dépendante de la précocité de l'animal, ces différences s'expriment tout particulièrement durant la phase de développement de l'animal avant l'acquisition de sa maturité d'adulte. Les types génétiques anglo-saxons et laitiers, en moyenne plus précoces, se colorent plus intensément et plus vite que les types à viande continentaux. Ainsi, ces différences entre races sont estompées quand elles sont comparées à un même stade physiologique de développement ou de maturité (exprimée en % du poids adulte) (Renerre, 1982a). Dans nos conditions de production de jeunes bovins, de fortes différences de couleur de viande sont notées entre des taurillons de race précoce (types laitiers) et tardive (races à viande). Ainsi, une part importante des jeunes bovins Blonds d'Aquitaine présente des viandes très claires, absentes pour les races Normande, Montbéliarde et Holstein (Brouard-Jabet, 2001). De même, la différence de précocité entre la race Limousine et Charolaise se traduit par des viandes légèrement plus foncées pour les jeunes bovins Limousins par rapport aux Charolais (Bastien, 2002). Enfin, ces différences de couleur sont liées au potentiel propre de développement de chaque animal, ce qui se traduit par une variabilité assez importante de la couleur chez les races tardives. Ainsi, des écarts de coloration sont régulièrement constatés entre des carcasses de même race, de même âge, de même sexe, produites en conditions comparables.

Les comparaisons entre races sur la *tendreté* de la viande sont délicates à interpréter. En effet, chaque génotype a son potentiel de développement musculaire

Muscle_Viande.indd 168 07/09/2010 12:53:02

et sa maturité physiologique qui lui sont propres, ce qui amène à comparer des animaux à des stades physiologiques différents. De l'ensemble des études disponibles, il ressort que pour les qualités de la viande, les différences entre races ne sont généralement pas significatives compte tenu de la forte variabilité observée intrarace entre animaux (Dransfield *et al.,* 2003 ; Renand, 1988). Les seules différences nettes concernent la moindre tendreté de la viande d'animaux croisés zébu *(Bos indicus). A contrario,* le gène culard induit une moindre quantité, une modification du réseau conjonctif et une orientation glycolytique des fibres musculaires, qui conduisent à une tendreté élevée (Hocquette *et al.,* 2005). Les faibles relations entre le type racial et la tendreté sont prévisibles dans la mesure où, même à état d'engraissement et à teneur en lipides du muscle identiques, il existe peu de différences entre les propriétés sensorielles des viandes de races différentes (Dransfield *et al.,* 2003). Cependant, des comparaisons des qualités da la viande entre races, il apparaît dans tous les cas que le principal facteur de discrimination est la tendreté et que les appréciations globales des jurys de dégustation en dépendent fortement. Cette appréciation de la tendreté est reliée en général de façon positive avec la teneur en lipides intramusculaires de la viande (Dransfield *et al.,* 2003 ; Renand, 1988). Comme illustration, la figure 13.1 présente les appréciations des qualités sensorielles à partir de onze races européennes (projet Gemqual, Genetics of Meat Quality) (Olleta *et al.,* 2006). Les animaux de race Pirenaica ont produit à la fois des viande très tendres, juteuses et de flaveur importante, contrairement aux animaux de race Simmental qui conduisent à des viandes dures, avec moins de flaveur et de jutosité. Globalement dans cette étude, les races à viande semblent présenter des qualités sensorielles supérieures aux races laitières. Cette figure souligne, par ailleurs, les relations entre les appréciations entre les qualités sensorielles. Plus la viande est tendre, plus rapidement l'eau est libérée par la mastication et plus la jutosité est appréciée (Cross, 1988).

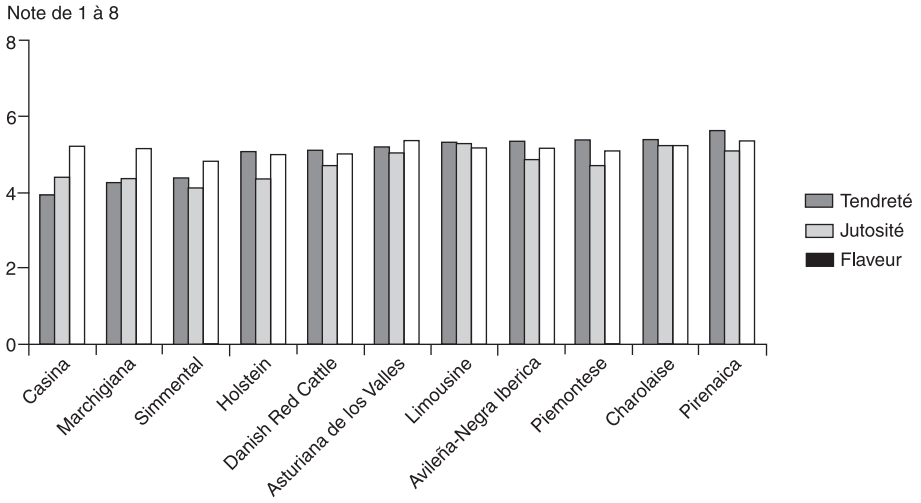

Figure 13.1. Appréciations des qualités sensorielles du muscle *Longissimus thoracis* chez onze races européennes (d'après Olleta *et al.,* 2006).

Muscle_Viande.indd 169 07/09/2010 12:53:02

Entre types d'animaux d'âge ou de génotype différents, la *flaveur* caractéristique de la viande de « bœuf » se développe lorsque les animaux vieillissent ou présentent une teneur en lipides intramusculaires plus forte. Une quantité minimale de lipides est nécessaire dans le muscle pour que cette flaveur s'exprime. La relation entre la teneur en lipides et la flaveur est curvilinéaire, et les variations de la teneur en lipides expliquent 56 % des variations de flaveur chez des animaux de types différents (Dransfield *et al.,* 2003) ; ainsi, une augmentation de 1 % à 3 % de lipides augmente l'indice de flaveur de 0,7 point sur une échelle de 1 à 10. La teneur en lipides joue également un rôle important sur la *jutosité* de la viande. Une viande riche en lipides est toujours moins sèche qu'une viande maigre en partie au cours de la mastication en bouche, alors que la jutosité initiale est surtout liée à la tenue en eau et au pH atteint *post mortem*.

Effet du statut physiologique

Pour des animaux de même âge et de même type, le sexe du bovin (mâle entier, mâle castré ou femelle) conduit à des différences de qualités organoleptiques. La tendreté des femelles et des mâles castrés est toujours supérieure à celle des mâles entiers. Ces différences sont toujours importantes et significatives pour différents muscles (Touraille, 1982b). Cependant, la différence entre mâles castrés et femelles est moins nette, mais toujours en faveur des femelles appréciées plus tendres. Dans cette étude, les bovins castrés ont la meilleure jutosité devant les femelles et les mâles entiers. Pour la flaveur, le classement est le même que pour la jutosité : mâles castrés, puis femelles et mâles entiers jugés fades. Ces classements sont en accord avec les différences d'état d'engraissement entre animaux.

Lorsque les femelles sont abattues à même âge après ou sans gestation, les génisses ont en général un poids de carcasse plus élevé. Les études permettent de conclure que la gestation et le vêlage ne modifient pas la tendreté de la viande (Dumont *et al.,* 1987 ; Micol *et al.,* 1992). En revanche, lorsque les femelles qui ont vêlé sont abattues à un âge et un poids notablement supérieurs (vaches adultes) à celui des génisses, elles présentent une tendreté moindre, liée à l'accroissement de l'âge (Patterson *et al.,* 2002).

Effets de la conduite de l'animal sur les qualités sensorielles

La conduite d'un animal donné (conduite alimentaire principalement et modulation de sa courbe de croissance) influe plus ou moins fortement sur les différentes qualités sensorielles de sa viande. Ces effets s'expliquent par la nature et la quantité des nutriments ingérés qui peuvent modifier les caractéristiques et la composition du muscle.

Effet du niveau alimentaire

Le niveau alimentaire semble conditionner la teneur globale en pigments de la viande des ruminants, dans la mesure où une réduction des apports alimentaires se traduit par une augmentation de la proportion de fibres oxydatives rouges (Picard *et al.,* 1995). Ainsi la *couleur* de certains muscles de mâles restreints est

Muscle_Viande.indd 170 07/09/2010 12:53:02

plus sombre que celle des animaux recevant un niveau alimentaire élevé pour un même poids à l'abattage.

Certains auteurs ont montré que la réduction du niveau alimentaire avant l'abattage détériore les qualités sensorielles de la viande, en particulier la *tendreté.* Cette réduction s'accompagne chez le ruminant d'une réduction de la proportion de fibres glycolytiques, à vitesse de maturation rapide (Picard *et al.,* 1995). La proportion de tissu conjonctif peut s'accroître et la solubilité du collagène diminuer (Fischell *et al.,* 1985). En outre, il est connu que la réduction du niveau alimentaire s'accompagne d'une réduction de l'adiposité de la carcasse et du dépôt lipidique du muscle, qui peut entrer en interaction avec l'appréciation de la tendreté en liaison avec la contracture au froid *post mortem* et le processus de maturation de la viande. La réduction du taux de lipides intramusculaires réduit la tendreté, bien que cette teneur en lipides n'intervienne que pour 3 % à 10 % dans les différences de tendreté entre échantillons (Dransfield *et al.,* 2003).

Dans la mesure où les variations de niveau alimentaire se traduisent par des différences de gain de poids vif des animaux, l'effet du niveau alimentaire sur la tendreté de la viande peut être analysé par les relations avec le gain de poids vif. Une étude sur une centaine de génisses charolaises a permis de conclure que l'augmentation de 360 kg à 380 kg de carcasse pour un même âge à l'abattage de 33 mois s'accompagne d'une augmentation de 15 % de la note de tendreté par un jury d'analyse sensorielle. Ainsi, il semble que l'augmentation du poids de carcasse et du gain de poids vif, au cours de la vie productive pour un même âge à l'abattage, soit favorable à la tendreté de la viande (Oury, 2006).

Bien que l'accroissement du niveau des apports alimentaires se traduise par une augmentation de la teneur en lipides intramusculaires, les auteurs n'observent pas de différences sensibles de la *jutosité* de la viande (Miller *et al.,* 1987).

Effet de la croissance compensatrice

La réalimentation des ruminants après une période de restriction entraîne une reprise de la croissance à un niveau supérieur à celui atteint si les animaux n'avaient pas été restreints (Hoch *et al.,* 2003). Cette croissance, dite compensatrice, peut se traduire par une amélioration chez les ruminants de la tendreté de la viande (Geay *et al.,* 2001). Cette amélioration s'explique en partie par une augmentation de la synthèse en collagène jeune, de solubilité plus élevée ou de nature différente (Listrat *et al.,* 1997). L'accroissement de la *tendreté* pourrait également être relié à l'augmentation de la proportion de fibres musculaires glycolytiques, à maturation plus rapide, aux dépens de la proportion de fibres lentes (Picard *et al.,* 1995). Enfin, cet accroissement de tendreté pourrait être relié à l'augmentation de la teneur en lipides intramusculaires, importante selon l'âge physiologique de l'animal au moment de sa réalimentation et de sa finition.

Effet de la nature et de la composition de la ration

Les variations de composition de la ration entraînent des modifications des processus digestifs qui régulent la nature et les proportions des nutriments absorbés

Muscle_Viande.indd 171 07/09/2010 12:53:02

par le ruminant. Elles sont donc susceptibles de modifier les qualités sensorielles de la viande.

Chez les bovins âgés, une pigmentation plus marquée et une couleur rouge plus intense ont été observées avec des régimes d'herbe au pâturage comparativement à des régimes riches en aliments concentrés distribués à l'auge (Priolo *et al.,* 2001). Cette *coloration* plus importante pourrait être liée à un âge plus élevé des animaux conduits au pâturage, mais également à l'activité physique plus intense liée au déplacement, conduisant à un métabolisme plus oxydatif (Jurie *et al.,* 2006) et à une proportion plus importante de fibres musculaires oxydatives correspondantes (Vestergaard *et al.,* 2000).

De nombreux essais ont évalué l'effet de la nature des aliments distribués aux animaux en finition sur la tendreté de la viande à niveau d'apport alimentaire identique ou différent. Les résultats sont ainsi souvent liés à l'effet combiné de la nature des aliments et du niveau alimentaire pratiqué. Une récente revue des essais récapitule les résultats observés sur la *tendreté* de la viande entre différents aliments, fourrages secs, ensilage de maïs ou d'herbe et aliments concentrés (Oury *et al.,* 2007b). À même niveau alimentaire, il ne semble pas ressortir de différences nettes de tendreté de la viande entre la nature des aliments, fourrages secs ou humides, régimes mixtes avec des céréales. Des travaux complémentaires sont donc nécessaires pour mieux cerner l'effet strict de la nature et de la composition de la ration sur la tendreté de la viande (Geay *et al.,* 2001).

En Europe, certains consommateurs considèrent que les viandes des animaux élevés à l'herbe ont une *flaveur* spécifique et un meilleur goût (Keane et Allen, 1998), alors qu'aux États-Unis, au contraire, la viande des animaux finis à l'herbe est moins bien appréciée pour sa flaveur que celle d'animaux finis sur des régimes concentrés (Melton, 1990). Les animaux élevés et finis à l'herbe se distinguent fréquemment par leur flaveur « pastorale » plus forte dont la rémanence, lorsque les animaux passent sur des régimes de concentrés, persiste.

Les lipides contribuent à la flaveur de la viande, en particulier par la nature de leurs acides gras qui conditionne la nature des produits de l'oxydation induite par la cuisson. Par exemple, il est à noter que les acides gras saturés, très résistants à l'oxydation à basse température, contrairement aux acides gras polyinsaturés, sont décomposés à haute température. Par exemple, lorsque les ruminants reçoivent des rations riches en céréales, une proportion importante de l'acide gras polyinsaturé de type 18:2 n-6, qui a échappé à l'hydrogénation ruminale, est déposée dans les tissus au détriment des acides gras saturés et dans les phospholipides au détriment du C18:3 n-3. Ainsi, Larick et Turner (1989) ont montré que la flaveur de la viande des bouvillons finis à l'herbe était modifiée lorsque l'on distribuait des céréales. La flaveur identifiée comme douceâtre chez les animaux issus du pâturage déclinait alors au profit de la flaveur de « viande de bœuf » dans les conditions de consommation nord-américaines. Ces auteurs ont également observé que les produits de dégradation des lipides tels que les aldéhydes et les cétones étaient beaucoup plus apparents dans les composés volatils dans la viande de bouvillons finis à l'herbe que dans celle de bouvillons consommant des céréales. Les terpènes sont également moins abondants dans la viande de ces derniers, et leur concentration dans la viande est reliée à des changements de flaveur (Coulon et Priolo, 2002). Par

Muscle_Viande.indd 172 07/09/2010 12:53:02

exemple, la teneur en terpénoïde-néophytadiène est corrélée positivement à la flaveur « pastorale » de la viande bovine (Larick et Turner, 1989).

Pour de nombreux auteurs, la nature de la ration n'influe pas sur la *jutosité* de la viande entre différentes natures d'aliments, herbe pâturée, ensilage ou régime à base de céréales. Certaines différences sont parfois rapportées, comme entre le foin et l'ensilage d'herbe (Listrat *et al.,* 1997).

Conclusion

En liaison avec d'autres chapitres de cet ouvrage, le tableau 13.2 résume les relations entre les caractéristiques du muscle (composition chimique, nature histologique et métaboliques des fibres) et les conséquences attendues sur les qualités sensorielles de la viande bovine selon différents facteurs d'élevage. L'augmentation de l'âge des animaux conduit à une diminution de la solubilité du collagène et à des fibres plus oxydatives à contraction lente. L'hypertrophie musculaire induit une diminution des teneurs en collagène soluble ou insoluble et augmente la proportion de fibres glycolytiques rapides. L'augmentation des teneurs en lipides intramusculaires va de pair avec l'âge ou le niveau alimentaire. Un métabolisme plus oxydatif ainsi qu'un dépôt d'arômes spécifiques sont observés chez les animaux finis au pâturage. L'augmentation des teneurs en lipides intramusculaires est globalement favorable à la flaveur et à la jutosité de la viande.

Tableau 13.2. Modifications des caractéristiques musculaires par les facteurs d'élevage et conséquences attendues sur les qualités sensorielles de la viande bovine.

	Lipides intra-musculaires	**Fibres**			**Collagène**		**Qualités sensorielles attendues**	
		Taille	**Type**	**Métabolisme**	**Teneur**	**Solubilité**	**Favorable**	**Défavorable**
Âge	++	++	+ de I	+ oxydatif	=	–	Couleur Flaveur	Tendreté
Hypertrophie musculaire	–	++	+ de IIX	+ glycolytique	– ou =	= ou +	Tendreté	Couleur Flaveur
Sexe (femelle/mâle)	++	–	+ de I	+ oxydatif	–	+	Couleur Tendreté	
Niveau alimentaire	++	+	+ de IIX	+ glycolytique	=	++	Tendreté Flaveur	
Conduite au pâturage	– ou =	=	+ de IIX	+ oxydatif	=	= ou +	Couleur Flaveur	

La viande, et principalement celle des ruminants, est un aliment très attractif, en particulier par ses qualités sensorielles de couleur, tendreté, flaveur et jutosité. Ces qualités sont le fruit de mécanismes biologiques complexes qui interviennent dans l'élaboration de leurs déterminants physico-chimiques et métaboliques. Les caractéristiques du muscle et ses qualités sensorielles dépendent du type d'animal, sexe, âge,

Muscle_Viande.indd 173 07/09/2010 12:53:02

type racial. L'augmentation de l'âge semble être favorable à la flaveur, à la jutosité et à la couleur de la viande. Le sexe joue un rôle important, les femelles fournissent des viandes plus tendres, plus goûteuses et plus rouges que celles des bœufs et des mâles entiers. Les conduites d'élevage jouent également un rôle, principalement par le niveau des apports alimentaires, mais aussi par la nature des apports alimentaires. Une restriction alimentaire est défavorable à la tendreté et à la flaveur de la viande. Un niveau alimentaire élevé avant l'abattage favorise la tendreté et accroît la teneur en lipides intramusculaires, améliorant ainsi la flaveur de la viande. L'effet favorable de l'élévation du niveau alimentaire est d'autant plus sensible que l'animal réalise une croissance compensatrice après une période de sous-alimentation.

Muscle_Viande.indd 174 07/09/2010 12:53:02

Références bibliographiques

A

AFSSA-CNERNA-CNRS, ANC, 2001. *Apports nutritionnels conseillés pour la population française,* Éditions Tech et Doc, Paris.

Allais S., Journaux L., Levéziel H., Payet-Duprat N., Raynaud P., Hocquette J.F., Lepetit J., Rousset S., Denoyelle C., Bernard-Capel C., Renand G., 2010. Effects of polymorphisms in the calpastatin and Ð-calpain genes on meat tenderness in three French beef breeds. *Journal of Animal Science* (soumis avril 2010).

B

Balcerzak D., Querengesser L., Dixon W.T., Baracos V.E., 2001. Coordinate expression of matrix-degrading proteinases and their activators and inhibitors in bovine skeletal muscle. *Journal of Animal Science,* 79 (1), 94-107.

Barendse W.J., 2002a. DNA markers for meat tenderness. Patent WO02064820, <http://ep.espacenet.com> (consulté le 23 juillet 2010), 88 p.

Barendse W.J., 2002b. Assessing lipid metabolism. Patent WO9923248, <http://ep.espacenet.com> (consulté le 23 juillet 2010), 88 p.

Bastien D., 2002. État des lieux des essais conduits sur la production de jeunes bovins. Compte rendu de l'Institut de l'élevage, 2033225.

Bastien D., Denoyelle C., Trobot-Laspiere P., 2002. Âge à l'abattage, suspension pelvienne, pratique de l'affranchi : pour une meilleure argumentation des choix techniques en matière de gestion de la tendreté dans les démarches qualités. *Rencontres Recherches Ruminants*, 9, 251-254.

Bauchart D., Chantelot F., Gandemer G., 2008. Qualités nutritionnelles de la viande et des abats chez le bovin : données récentes sur les principaux constituants d'intérêt nutritionnel. *Cahiers de nutrition et de diététique,* 43, hors série 1, 1S9-1S39.

Bauchart D., Durand D., Gruffat D., 2003. Effects of linseed-supplemented diets on specific fatty acids in total lipids and in neutral and polar components of lipids of *Rectus abdominis* and *Longissimus thoracis* muscles and of intermuscular adipose tissue of finishing crossbred Charolais x Salers steers. *In: Proceedings of 6th Scientific Meeting of the European Program "HealthyBeef" (5th PCRD),* juin, Dublin, Irlande, 10 p.

Bauchart D., De La Torre A., Durand D., Gruffat D., Peyron A., 2002c. L'apport de graines de lin riches en acide linolénique favorise le dépôt de CLA principalement dans les triglycérides du muscle chez le bouvillon. *Viandes et produits carnés,* 9, hors série, 73-74.

Bauchart D., Gladine C., Gruffat D., Leloutre L., Durand D., 2005. Effects of diets supplemented with oil seeds and vitamin E on specific fatty acids of *Rectus abdominis* muscle in charolais fattening bulls. *In: 55th Annual Meeting of the European Association for Animal Production,* Bled, Slovénie, *Indicators of Milk and Beef Quality* (J.F. Hocquette, S. Gigli, eds), EAAP Publication, 431-436.

Bauchart D., Durand D., Gruffat-Mouty D., Dozias D., Ortigues-Marty I., Micol D., 2001. Effets d'un régime à base d'herbe sur la teneur et la composition en acides gras des lipides des muscles et du foie chez le bouvillon à l'engrais. *Rencontres Recherches Ruminants,* 8, 108.

Bauchart D., Durand D., Martin J.F., Jailler R.D., Geay Y., Picard B., 2002b. Effets de la race et de l'âge sur les lipides des muscles *Longissimus thoracis, Triceps brachii* et *Semitendinosus* chez le taurillon. *Rencontres Recherches Ruminants,* 9, 268.

Bauchart D., Durand D., Martin J.F., Jailler R.D., Picard B., Geay Y., 2002a. Effets de l'âge et du type de production des muscles *Longissimus thoracis, Semitendinosus et Triceps brachii* de bovins de race charolaise. *In : 9es Journées des Sciences du muscle et technologie de la viande,* 15-16 octobre, Clermont-Ferrand, *Viandes et produits carnés,* 9, hors série, 127-128.

Muscle_Viande.indd 175 07/09/2010 12:53:02

Bauchart D., Roy A., Lorenz S., Ferlay A., Gruffat D., Chardigny J.M., Sébédio J.L., Chilliard Y., Durand D., 2007. Dietary supply of butter rich in *trans* 18:1 isomers or in 9*cis,* 11*trans* conjugated linoleic acid affects plasma lipoproteins in hypercholesterolemic rabbits. *Lipids,* 42, 123-133.

Berchtold M.W., Brinkmeier H., Muntener M., 2000. Calcium ion in skeletal muscle: its crucial role for muscle function, plasticity, and disease. *Physiological Reviews,* 80 (3), 1215-1265.

Bernard C., Cassar-Malek I., Hocquette J.F., 2006. Genomic marker for meat tenderness. Brevet 06 300943.5 déposé le 12 septembre 2006.

Bernard C., Cassar-Malek I., Le Cunff M., Dubroeucq H., Renand G., Hocquette J.F., 2007. New indicators of beef sensory quality revealed by expression of specific genes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry,* 55 (13), 5229-5237.

Bispo-Villar E., Thomas A., Lyan B., Gruffat D., Durand D., Bauchart D., 2009. Lipid supplements rich in n-3 polyunsaturated fatty acids deeply modify *trans* 18:1 isomers in the *Longissimus thoracis* muscle of finishing bovine. *In: Proceedings of the 11th International Symposium on Ruminant Physiology,* 6-9 septembre, Clermont-Ferrand, France, 464-466.

Bouley J., Meunier B., Culioli J., Picard B., 2004. Analyse protéomique du muscle de bovin appliquée à la recherche de marqueurs de la tendreté de la viande. *In : 11es Rencontres Recherches Ruminants,* 8-9 décembre, Paris, 87-89.

Bouley J., Meunier B., Chambon C., De Smet S., Hocquette J.F., Picard B., 2005. Proteomic analysis of bovine skeletal muscle hypertrophy. *Proteomics,* 5 (2), 490-500.

Brouard-Jabet S., 2001. Étude de la couleur des viandes de jeunes bovins abattus à l'entreprise Soviba. Institut de l'élevage, Paris, 2013204.

Burrow H.M., Moore S.S., Johnston D.J., Barendse W., Bindon B.M., 2001. Quantitative and molecular genetic influences on properties of beef: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture,* 41, 893-919.

C

Chaze T., Bouley J., Chambon C., Barboiron C., Picard B., 2006. Mapping of alkaline proteins in bovine skeletal muscle. *Proteomics,* 6 (8), 2571-2575.

Chaze T., Hocquette J.F., Meunier B., Renand G., Journaux L., Capel C., Picard B., 2009. Recherche de marqueurs de tendreté de la viande de jeunes bovins de races à viande par analyse protéomique. *In : 16es Rencontres Recherches Ruminants,* 2-6 décembre, Paris, 151-154.

Clinquart A., Micol D., Brundseaux C., Dufrasne I., Istasse L., 1995. Utilisation des matières grasses chez le bovin à l'engraissement. *Inra Productions animales,* 8 (1), 29-42.

Coulon J.B., Priolo A., 2002. La qualité sensorielle des produits laitiers et de la viande dépend fortement des fourrages consommés par les animaux. *Inra Productions animales,* 15 (5), 333-342.

CRC (Cooperative Research Center website), 2010. Australian marker panel evaluation. <http://www.beefcrc.com.au/Aus-Beef-DNA-results> (consulté le 14 avril 2010).

Cross H.R., 1988. Factors affecting sensory properties of meat. *In: Meat Science, Milk Science and Technology (*H.R. Cross, ed), Elsevier Science Publisher BV, Amsterdam, 158-161.

Culioli J., Berri C., Mourot J., 2003. Muscle foods: consumption, composition and quality. *Sciences des aliments,* 23 (1), 13-34.

D

Dalainas I., Ioannou H.P., 2008. The role of *trans* fatty acids in atherosclerosis, cardiovascular disease and infant development. *International Angiology,* 27, 146-156.

Dannenberger D, Nürnberg K., Nürnberg G., Scollan N., Steinhart H., Ender K., 2005. Effect of pasture *vs* concentrate diet on CLA isomer distribution in different tissue lipids of beef cattle. *Lipids,* 40 (6), 589-598.

Dannenberger D., Nürnberg G., Scollan N., Schabbel W., Steinhart H., Ender K, Nürnberg K., 2004. Effect of diet on the deposition of n-3 fatty acids, conjugated linoleic and C18:1 *trans* fatty acid isomers in muscle lipids of German Holstein bulls. *Journal of Agricultural Food Chemistry,* 52, 6607-6615.

De La Torre A., Gruffat D., Durand D., Micol D., Peyron A., Scislowski V., Bauchart D., 2006a. Factors influencing proportion and composition of CLA in beef. *Meat Science,* 73, 258-268.

De La Torre A., Debiton E., Durand D., Juanéda P., Durand D., Chardigny J.M., Barthomeuf C., Bauchart D., Gruffat D., 2006b. Beef conjugated linoleic acid isomers reduce human cancer cell growth even when associated to other beef fatty acids. *British Journal of Nutrition,* 95, 346-352.

Muscle_Viande.indd 176 07/09/2010 12:53:02

Dransfield E., Martin J.F., Bauchart D., Abouelkaram S., Lepetit J., Culioli J., Jurie C., Picard B., 2003. Meat quality and composition of three muscles from French cull cows and young bulls. *Animal Science,* 76, 387-399.

Dumont R., Teissier J.H., Bonnemaire J., Roux M., 1987. Early calving heifers *versus* maiden heifers for beef production from dairy herd. 2. Physicochemical and sensorial characteristics of meay. *Livestock Production Science,* 16, 21-35.

Durand D., Scislowski V., Chilliard Y., Gruffat D., Bauchart D., 2005. High fat rations and lipid peroxidation in ruminants: consequences on animal health and quality of products. *In: Indicators of milk and beef quality* (J.F. Hocquette, S. Gigli, eds), *EAAP Publications,* 112, Wageningen Academic Publishers, 137-150.

Dutaud D., Aubry L., Sentandreu M.A., Ouali A., 2006. Bovine muscle 20S proteasome. 1. Simple purification procedure and enzymatic characterization in relation with postmortem conditions. *Meat Science,* 74 (2), 327-336.

E

Evrat-Georgel C., 2005. *Étude préalable sur la construction d'une table de composition nutritionnelle des produits carnés (viandes et abats de ruminants),* Ofival-Interbev-CIV-Institut de l'élevage, 154 p.

F

Fischell V.K., Abelery E.D., Judge M.D., Perry T.W., 1985. Palabibity and muscles properties of beef influenced by pre-slaughter growth rate. *Journal of Animal Science,* 61, 151-157.

Fulceri R., Knudsen J., Giunti R., Volpe P., Nori A., Benedetti A., 1997. Fatty acyl-CoA acyl-CoA-binding protein complexes activate the Ca2+ release channel of skeletal muscle sarcoplasmic reticulum. *Biochemical Journal,* 325, 423-428.

G

Gandemer G., 1992. Les lipides de la viande : vers une estimation précise de leurs apports nutritionnels dans l'alimentation de l'homme. *Cahiers de l'ENSBANA*, 8, 25-48.

Gandemer G., 1995. Qualité nutritionnelle des lipides de la viande bovine. *Le point vétérinaire,* 26, 167-172.

Geay Y., Bauchart D., Hocquette J.F., Culioli J., 2001. Effect of nutritional factors on biochemical structural and metabolic characteristics of muscles in ruminaants, consequences on dietetic value and sensorial qualities of meat. *Reproduction Nutrition Development,* 41, 1-26.

Geay Y., Bauchart D., Hocquette J.F., Culioli J., 2002. Valeur diététique et qualités sensorielles des viandes de ruminants. Incidence de l'alimentation des animaux. *Inra Productions animales,* 15 (1), 37-52.

Goll D.E., Klesse W.C., Szpacenko A., 1989. Skeletal muscle proteases and protein turnover. *In: Animal Growth Regulation* (D.R. Hausman, R.J. Martin, eds), Plenum Publishing Corporation, New York, 141-182.

Gruffat D., Rémond C., Durand D., Loreau O., Bauchart D., 2008. 9*cis*, 11*trans* CLA is synthesized and desaturated into conjugated 18:3 in bovine adipose tissues. *Animal,* 2, 645-652.

Guesdon J.C., 2008. Productions bovines : chiffres clés 2008 en lait et viande. Office de l'élevage, *Tendances,* 183, 11 p.

Guillemin N., Cassar-Malek I., Hocquette J.F., Jurie C., Micol D., Listrat A., Levéziel H., Renand G., Picard B., 2009. La maîtrise de la tendreté de la viande bovine : identification de marqueurs biologiques. *Inra Productions animales,* 22 (4), 331-344.

Gulati S.K., Garq M.R., Scott T.W., 2005. Rumen protected protein and fat produced from oil seeds and/or meals by formaldehyde treatment: their role in ruminant production and product quality. *Aust. Journal of Experimental Agriculture,* 45, 1189-1203.

H

Habeanu M., Durand D., Gobert M., Bauchart D., 2008. Lipid and fatty acid composition of *Longissimus Thoracis* and *Semitendinosus* muscles in finishing Normand cows (fat breed) given unsaturated lipid supplements. *In: Proceedings of the 54th International Congress of Meat Science and Technology (ICOMST),* 10-15 août, Le Cape, Afrique du Sud, 2B5.

Haurez P., Joulié A., 1994. Influence de la vitesse de croissance et de l'âge à l'abattage de jeunes bovins charolais sur la qualité de la viande. *Rencontres Recherches Ruminants,* 1, 201-204.

Haurez P., Cadot M., Jabet S., Mourier C., 1998. Production de génisses et de jeunes vaches de boucherie. Synthèse de dix années d'essais. Institut de l'élevage.

Hébel P., 2007. *Comportements et consommations alimentaires en France,* Éditions Tec et Doc, 120 p.

Muscle_Viande.indd 177 07/09/2010 12:53:02

Hermus R.J.J., Albers H.F.F., 1986. Meat and meat products in nutrition. *In: Proceeding of the 32nd European Meeting of Meat Research Workers,* 24-29 août, Gand, Belgique, 11 p.

Herrera-Mendez C.H., Becila S., Boudjellal A., Ouali A., 2006. Meat ageing: reconsideration of the current concept. *Trends in Food Science and Technology,* 17 (8), 394-405.

Hoch T., Begon C., Cassar-Malek I., Picard B., Savary-Auzeloux I., 2003. Mécanismes et conséquences de la croissance compensatrice chez les ruminants. *Inra Productions animales,* 16, 49-59.

Hocquette J.F., Levéziel H., Renand G., Malafosse A., 2007a. The genomics revolution also applies to the bovine genome. *Cahiers Agricultures,* 16 (3), 163-169.

Hocquette J.F., Lehnert S.A., Barendse W., Cassar-Malek I., Picard B., 2007b. Recent advances in cattle functional genomics and their application to beef quality. *Animal,* 1, 159-173.

Hocquette J.F., Cassar-Malek I., Listrat A., Jurie C., Jailler R., Picard B., 2005. Évolution des recherches sur le muscle des bovins et la qualité sensorielle de leur viande. 2. Influence des facteurs d'élevage sur les caractéristiques musculaires. *Cahiers Agricultures,* 14 (4), 365-372.

Hocquette J.F., Bernard C., Cassar-Malek I., Lepetit J., Micol D., Jurie C., Meunier B., Renand G., Picard B., 2007c. Mise en évidence de marqueurs de tendreté de la viande bovine par des approches de génomique fonctionnelle (projet Mugène). *In : Rencontres Recherche Ruminants,* 14, 5-6 décembre, Paris, 117-120.

Hollung K., Veiseth E., Jia X., Faergestad E.M., Hildrum K.I., 2007. Application of proteomics to understand the molecular mechanisms behind meat quality. *Meat Science,* 77 (1), 97-104.

Homan R., Anderson K., 1998. Rapid separation and quantitation of combined neutral and polar lipid classes by high-performance liquid chromatography and evaporative light-scattering mass detection. *Journal of Chromatography (B),* 708, 21-28.

Hu Z., Fritz E.R., Reecy J.M., 2007. AnimalQTLdb: a livestock QTL database tool set for positional QTL information mining and beyond. *Nucleic Acids Research,* 35, D604-D609.

Huff-Lonergan E.J., Lonergan S.M., 1999. *Post mortem* mechanisms of meat tenderization: the roles of the structural proteins and the calpain system. *In: Quality Attributes of Muscle Foods* (Y.L. Xiong, C.T.H.a.F.S., eds), Kluwer Academic/Plenum Press, New York, 229-252.

I

Institut de l'élevage, 2006. Le point sur la couleur de la viande bovine. Institut de l'élevage-Interbev, Paris.

J

Jia X., Hollung K., Therkildsen M., Hildrum K.I., Bendixen E., 2006. Proteome analysis of early *post mortem* changes in two bovine muscle types: M. *Longissimus dorsi* and M. *Semitendinosus*. *Proteomics,* 6 (3), 936-944.

Johnston D.J., Graser H.U., 2010. Estimated gene frequencies of GeneSTAR markers and their size of effects on meat tenderness, marbling and feed efficiency in temperate and tropical beef cattle breeds across a range of production systems. *Journal of Animal Science,* 88, 1917-1935.

Johnston D.J., Reverter A., Ferguson D.M., Thompson J.M., Burrow H.M., 2003. Genetic and phenotypic characterization of animal, carcass and meat quality traits from temperate and tropically adapted beef breeds. 3. Meat quality traits. *Australian Journal of Agricultural Research,* 54, 135-147.

Jurie C., Ortigues-Marty I., Picard B., Micol D., Hocquette J.F., 2006. The separate effect of the nature of diet and grazing mobility on metabolic potential of muscles from Charolais steers. *Livestock Science,* 104, 182-192.

Jurie C., Bauchart D., Culioli J., Dransfield E., Jailler R., Lepetit J., Listrat A., Martin J.F., Ouali A., Geay Y., Picard B., 2002. Les caractéristiques du muscle *Longissimus thoracis* ne sont pas modifiées chez les vaches de réforme entre 4 et 9 ans d'âge. *Rencontres Recherches Ruminants,* 9, 266.

K

Keane M.G., Allen P., 1998. Effects of production system intensity on performance, carcass composition and meat quality of beef cattle. *Livestock Production Science,* 56, 203-214.

Kim N.K., Cho S., Lee S.H., Park H.R., Lee C.S., Cho Y.M., Choy Y.H., Yoon D., Im S.K., Park E.W., 2008. Proteins in longissimus muscle of Korean native cattle and their relationship to meat quality. *Meat Science,* 80 (4), 1068-1073.

L

Larick D.K., Turner B.E., 1989. Influence of finishing diet on phospholipid composition and fatty acid profile of individual phospholipids in

Muscle_Viande.indd 178 07/09/2010 12:53:02

lean muscles of beef cattle. *Journal of Animal Science,* 67, 2282-2293.

Legrand P., Bourre J.M., Descomp B., Durand G., Renaud S., 2001. *Apports nutritionnels conseillés pour la population française* (Martin A., ed), 3e édition, Tec et Doc.

Lepetit J., 2004. Rôle des tissus conjonctifs dans le déterminisme de la tendreté de la viande. *In : 10es Journées des Sciences du muscle et technologies de la viande,* Clermont-Ferrand, 15-25.

Listrat A., Picard B., Geay Y., 1997. Age related changes and location of types I, III and IV collagens during skeletal muscle development of double-muscled and normal bovine fetuses. *Journal of Muscle Research and Cellular Motility,* 18, 1-14.

M

MacNeil M.D., Nkrumah J.D., Woodward B.W., Northcutt S.L, 2010. Genetic evaluation of Angus cattle for carcass marbling using ultrasound and genomic indicators. *Journal of Animal Science,* 88, 517-522.

Maltin C., Balcerzak D., Tilley R., Delday M., 2003. Determinants of meat quality: tenderness. *Proc. Nutr. Soc.,* 62 (2), 337-347.

Marsh B.B., Ringkob T.P., Russel R.L., Swartz D.R., Pagel L.A., 1988. Mechanisms and strategies for improving meat tenderness. *In: 41st Reciprocal Meat Conference,* 12-15 juin, University of Wyoming, Laramie, USA, 113-125.

Melton S.L., 1990. Effects of feeds on flavor of red meat: a review. *Journal of Animal Science,* 68, 4421-4435.

Meurice P., Brun J.P., Jurie C., Renand G., Nute G.G., Picard B., Hocquette J.F., 2008. Bif-beef : un entrepôt de données sur la biologie du muscle pour prédire la qualité de la viande bovine. *In : 12es Journées des Sciences du muscle et technologies de la viande. Viandes et produits carnés*, hors série, 153-154.

Micol D., Berge Ph., Dozias D., Lepetit J., Liénard G., Picard B., Renerre M., Robelin J., Touraille C., Geay Y., 1992. Effect of pregnancy and calving on muscle characteristics in cattle. *In: Proceedings of the 38th International Congress of Meat Science and Technology*, Clermont-Ferrand, France, 2, 93-96.

Miller R.K., Cross H.R., Crouse J.D., Tatum J.D., 1987. The influence of diet and time on feed on carcass traits and quality. *Meat Science,* 19, 303-313.

Moreno J., Mitjavila M.T., 2003. The degree of unsaturation of dietary fatty acids and the development of atherosclerosis (review). *Journal of Nutritional Biochemistry,* 14, 182-195.

Morzel M., Terlouw C., Chambon C., Micol D., Picard B., 2008. Muscle proteome and meat eating qualities of *Longissimus thoracis* of Blonde d'Aquitaine young bulls: a central role of HSP27 isoforms. *Meat Science,* 78 (3), 297-304.

N

Noci F., Monahan F.J., French P., Moloney A.P., 2005. The fatty acid composition of muscle fat and subcutaneous adipose tissue of pasture-fed heifers: influence of the duration grazing. *Journal of Animal Science,* 83, 1167-1178.

Norat T., Bingham S., Ferrari P., Slimani N., Jenab M., Mazuir M., Overvad K., Olsen A., Tjønneland A., Clavel F., Boutron-Ruault M-C., Kesse E., Boeing H., Bergmann M.M., Nieters A., Linseisen J., Trichopoulou A., Trichopoulos D., Tountas Y., Berrino F., Palli D., Panico S., Tumino R., Vineis P., Bueno-de-Mesquita H.B., Peeters P.H.M., Engeset D., Lund E., Skeie G., Ardanaz E., González C., Navarro C., Quirós J.R., Sanchez M.J., Berglund G., Mattisson I., Hallmans G., Palmqvist R., Day N.E., Khaw K.T., Key T.J., San Joaquin M., Hémon B., Saracci R., Kaaks R., Riboli E., 2005. Meat, fish, and colorectal cancer risk: the European prospective investigation into cancer and nutrition. *Journal of the National Cancer Institute,* 97 (12), 906-916.

Normand J., 2005. Couleur de la viande de veau et de gros bovins. Note de synthèse bibliographique. Institut de l'élevage, 170532004.

Nürnberg K., Dannenberger D., Nürnberg G., Ender K., Voigt J., Scollan N., Wood J.D., Nute G., Richardson I., 2005. Effect of a grass-based and a concentrate feeding systems on meat quality characteristics and fatty acid composition of *Longissimus* muscle in different cattle breeds. *Livestock Production Science,* 94, 137-147.

O

Olleta J.L., Sañudo C., Monsón F., Campo M.M., Panea B., Albertí P., Christensen M., Ertbjerg P., Failla S., Gigli S., Hocquette J.F., Hughes S.I., Williams J.L., Nute G.R., 2006. Sensory evaluation of several European cattle breeds. *In: Mediterranean livestock production: uncertainties and opportunities (Les productions de l'élevage méditerranéen : défis et atouts)* (A. Olaizola, J.P. Boutonnet, A. Bernués, eds). CIHEAM-IAMZ/CITA, Saragosse, Espagne, 297-300.

Muscle_Viande.indd 179 07/09/2010 12:53:02

Ouali A., 1992. Proteolytic and physicocohemical mechanisms involved in meat texture development. *Biochimie,* 74 (3), 251-265.

Ouali A., Talmant A., 1990. Calpains and calpastatin distribution in bovine, porcine and ovine skeletal muscles. *Meat Science,* 28 (4), 331-348.

Ouali A., Herrera-Mendez C.H., Coulis G., Becila S., Boudjellal A., Aubry L., Sentandreu M.A., 2006. Revisiting the conversion of muscle into meat and the underlying mechanisms. *Meat Science,* 74 (1), 44-58.

Oury M.P., 2006. Éléments de différenciation de la qualité sensorielle des viandes liées aux pratiques d'élevage chez la génisse charolaise ? Thèse de doctorat, université de Bourgogne, ENESAD, 139 p.

Oury M.P., Micol D., Laboure H., Roux M., Dumont R., 2005. Assessment of the impact of herd management on sensorial quality of Charolais heifer meat. *In: Indicators of Milk and Beef Quality* (J.F. Hocquette, S. Gigli, eds), EAAP publication, 112, Wageningen Academic Publishers, Wageningen, Pays-Bas, 447-451.

Oury M.P., Picard B., Istasse L., Micol D., Dumont R., 2007b. Mode de conduite en élevage et tendreté de la viande bovine. *Inra Productions animales,* 29 (4), 309-326.

Oury M.P., Agabriel J., Agabriel C., Micol D., Picard B., Blanquet J., Laboure H., Roux M., Dumont R., 2007a. Relationship between rearing practices and eating quality traits of the muscle *Rectus abdominis* of Charolais heifers. *Livestock Science,* 111 (3), 242-254.

P

Page B.T., Casas E., Heaton M.P., Cullen N.G., Hyndman D.L., Morris C.A., Crawford A.M., Wheeler T.L., Koohmaraie M., Keele J.W., Smith T.P.L., 2002. Evaluation of single-nucleotide polymorphisms in CAPN1 for association with meat tenderness in cattle. *Journal of Animal Science,* 80, 3077-3085.

Patterson D.C., Moore C.A., Moss B.W., Kilpartrick D.J., 2002. Parity associated changes in slaughter weight and carcass characteristics of Charolais crossbred cows kept on a lowland grass/grass silage feeding and management system. *Animal Science,* 75, 221-235.

Picard B., Robelin J., Geay Y., 1995. Influence of castration and postnatal energy restriction on the contractile and metabolic characteristics of bovine muscle. *Annales de zootechnie,* 44, 347-357.

Picard B., Jurie C., Duris M.P., Renand G., 2006. Consequences of selection for higher growth rate on muscle fibre development in cattle. *Livestock Science,* 102 (1-2), 107-120.

Picard B., Jurie C., Bauchart D., Dransfield E., Ouali A., Martin J.F., Jailler R., Lepetit J., Culioli J., 2007. Caractéristiques des muscles et de la viande des principales races bovines allaitantes du Massif central. *Sciences des aliments,* 27 (2), 168-180.

Picard B., Berri C., Lefaucheur L., Molette C., Sayd T., Terlouw C., 2010. Skeletal muscle proteomics in livestock production. *Briefings in Functional Genomics and Proteomics,* 9, 259-278.

Picard B., Bauchart D., Culioli J., Dransfield E., Jailler R.D., Jurie C., Lepetit J., Listrat A., Ouali A., Rudel S., Geay Y., 2002. Caractéristiques des muscles de taurillons et de vaches de réforme de quatre races bovines du Massif central. *In : 9es Journées des Sciences du muscle et technologie de la viande,* 15-16 octobre, Clermont-Ferrand, France. *Viandes et produits carnés,* 9, 107-108.

Priolo A., Micol D., Agabriel J., 2001. Effects of grass feeding systems on ruminant meat color and flavor. A review. *Animal Research,* 50, 185-200.

Promeyrat A., Gatellier P., Lebret B., Kajak-Siemaszko K., Aubry L., Santé-Lhoutellier V., 2009. Evaluation of protein aggregation in cooked meat. *Food Chemistry,* 121 (2), 412-417.

R

Razminowicz R.H., Kreuzer M., Scheeder M.R.L., 2006. Quality of retail beef from two grass-based production systems in comparison with conventional beef. *Meat Science,* 73, 351-361.

Renand G., 1988. Variabilité génétique de la croissance musculaire et conséquences sur la qualité de la viande chez les bovins. *Inra Productions animales,* 1 (2), 115-121.

Renand G., Picard B., Touraille C., Berge P., Lepetit J., 2001. Relationships between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls. *Meat Science,* 59 (1), 49-60.

Renand G., Touraille C., Geay Y., Berge P., Lepetit J., Picard B., 1997. Variabilité des qualités organoleptiques de la viande bovine en relation avec les caractéristiques musculaires. *Rencontres Recherches Ruminants,* 4, 311-314.

Renand G., Malafosse A., Denoyelle C., Bernard C., Levéziel H., Hocquette J.F., Lepetit

Muscle_Viande.indd 180 07/09/2010 12:53:02

J., Rousset S., 2007a. Qualvigène program: detection and validation of genes involved in the beef meat quality in the major beef breeds in France. *Séminaire AGENAE,* 15-16 octobre, Dourdan.

Renand G., Payet N., Levéziel H., Denoyelle C., Hocquette J.-F., Lepetit J., Rousset S., Dodelin V., Malafosse A., 2007b. Markers in DAGT1 and TG genes are not associated with intramuscular lipid content in the french beef breeds. *In: 53rd International Congress of Meat Science and Technology,* 5-10 août, Beijing, Chine, 75-76.

Renerre M., 1982a. La couleur de la viande – Les principaux types de production de viande. *Bulletin technique du CRZV Theix,* 48, 42-46.

Renerre M., 1982b. Effects of age and slaughter weight on the colour of beef (Friesian and Charolais breeds). *Sciences des aliments,* 2 (1), 17-30.

Renerre M., Valin C., 1979. Influence de l'âge sur les caractéristiques de la couleur des viandes bovines de race limousine. *Annales de technologies agricoles,* 28, 319-332.

Richardson R.I., Hallett K., Robinson A.M., Nute G.R., Enser M., Wood J.D., Scollan N.D. 2004. effect of free and ruminally-protected fish oils on fatty acid composition, sensory and oxidative characteristics of beef loin muscle. *In: Proceedings of the 50th International Congress of Meat Science and Technology,* Helsinki, Finland.

Rock E., 2002. Les apports en micronutriments par la viande. *In : 9es Journées des Sciences du muscle et technologie de la viande,* Clermont-Ferrand, France.

Rogowski B., 1980. Meat in human nutrition. *World Review Nutrition and Dietetic,* 34, 46-101.

Scollan N., Enser M., Gulati S., Hallett K. G., Nute G.R., Wood J.D., 2004. The effects of ruminally protected dietary lipids on the fatty acid composition and quality of beef muscle. *In: Proceedings of the 50th International Congress of Meat science and Technology,* Helsinki, Finland.

S

Scollan N., Richardson I., De Smet S., Moloney A.P., Doreau M., Bauchart D., Nürnberg K., 2005. Enhancing the content of beneficial fatty acids in beef and consequences for meat quality. *In: Indicators of milk and beef quality* (J.F. Hocquette, S. Gigli, eds), *EAAP Publications,* 112, Wageningen Academic Publishers, 151-162.

Shakelford S.D., Koohmaraie M., Wheeler T.L., Cundiff L.V., Dikeman M.E., 1994. Effect of biological type of cattle on the incidence of the dark, firm, and dry condition in the *Longissimus* muscle. *Journal of Animal Science,* 72 (2), 337-343.

Szczesna D., Ghosh D., Gomes A.V., Guzman G., Arana C., Zhi G., Stull J.T., Potter J.D., 2001. Familial hypertrophic cardiomyopathy mutations in the regulatory light chains of myosin affect their structure, Ca2+ binding, and phosphorylation. *Journal of Biological Chemistry,* 276 (10), 7086-7092.

T

Touraille C., 1982a. Qualité des viandes de taurillons : évolution avec l'âge des caractéristiques physico-chimiques des muscles – la tendreté. *Bulletin technique du CRZV Theix,* 48, 37-41.

Touraille C., 1982b. Influence du sexe et de l'âge à l'abattage sur les qualités organoleptiques des viandes de bovins limousins abattus entre 16 et 33 mois. *Bulletin technique du CRZV Theix,* 48, 83-89.

Touraille C., 1994. Incidence des caractéristiques musculaires sur les qualités organoleptiques des viandes. *Rencontres Recherches Ruminants,* 1, 169-176.

V

Van Eenennaam A.L., Li J., Thallman R.M., Quaas R.L., Dikeman M.E., Gill C.A., Franke D.E., Thomas M.G., 2007. Validation of commercial DNA tests for quantitative beef quality traits. *Journal of Animal Science,* 85, 891-900.

Vestergaard M., Therkildsen M., Henckel P., Jensen L.R., Andersen H.R., Sejrsen K., 2000. Influence of feeding intensity, grazing and finishing feeding on meat and eating quality of young bulls and the relationship between muscle fibre characteristics, fibre, fragmentation and meat tenderness. *Meat Science,* 54, 187-196.

Williams C.M., 2000. Dietary fatty acids and human health. *Annales de zootechnie,* 49, 165-180.

Wood I.A., Moser G., Burrel D.L., Mengersen K.L., Hetzel D.J.S., 2006. A meta-analysis assessment of a thyroglobulin marker for marbling in beef cattle. *Genetics, Selection, Evolution,* 38, 479-494.

Muscle_Viande.indd 181 07/09/2010 12:53:02

Partie IV

Impacts technologiques sur les qualités des viandes

Chapitre 14

Stabilité oxydative et qualités des viandes

Denys Durand, Philippe Gatellier et Émilie Parafita

Introduction

Depuis plusieurs années, les consommateurs exigent une sécurité alimentaire accrue, ce qui donne une importance primordiale aux caractéristiques qualitatives des produits. Ainsi, il convient de limiter la présence, dans les produits animaux (viande et lait), de composés défavorables à la santé humaine. Parmi ceux-ci figurent les composés issus de la peroxydation des lipides, des protéines et des glucides. Concernant les viandes, de nombreuses synthèses rapportant les mécanismes et les conséquences de la peroxydation des lipides (Durand *et al.,* 2005 ; Gandemer, 1999) et des protéines (Apple *et al.,* 1995 ; Martinaud *et al.,* 1997 ; Santé-Lhoutellier *et al.,* 2008c) ont été publiées depuis près de quinze ans. On identifie notamment l'effet de seuil caractéristique des phénomènes radicalaires, ces phénomènes présentant d'abord une intensité modérée induisant un effet bénéfique sur la flaveur des aliments, sans danger particulier pour la santé du consommateur. Lorsque leur intensité augmente, les phénomènes radicalaires exercent des effets négatifs sur la flaveur et conduisent à la formation de peroxydes potentiellement nuisibles pour le fonctionnement de l'organisme (Aurousseau, 2002). La peroxydation des lipides est l'un des premiers mécanismes de dégradation de la qualité des viandes ; elle peut se manifester par la détérioration de la flaveur, de la texture, de la valeur nutritionnelle associée à la production de composés toxiques, mais également de la couleur. Les conséquences des processus d'oxydation sur la couleur vont interférer directement sur l'acte d'achat de la viande, puisque l'altération du pigment rouge en surface est souvent perçue par le consommateur comme un manque de fraîcheur. Ainsi, il est primordial de maîtriser les problèmes d'oxydation tant pour des raisons d'ordre nutritionnel que sensoriel et commercial. Par contre, l'oxydation des protéines et ses conséquences sur la qualité sensorielle et nutritionnelle restent des domaines encore peu connus.

Muscle_Viande.indd 185 07/09/2010 12:53:02

Différents facteurs peuvent influencer l'oxydation : l'origine anatomique du muscle, le taux d'oxygène, la température, la lumière, le pH de la viande, mais également son contenu en antioxydants. Dans ce chapitre, nous aborderons uniquement les facteurs liés aux modes d'élevage des animaux et aux différents conditionnements des viandes actuellement rencontrées.

Rappels concernant les mécanismes biochimiques impliqués dans la stabilité oxydative des viandes

Oxydation des lipides

La peroxydation des lipides concerne principalement les acides gras polyinsaturés. En effet, ceux-ci, sont de par leur structure, facilement dégradables par des processus oxydants non enzymatiques. Plus l'acide gras est riche en doubles liaisons, plus il est peroxydable. La *peroxydation* des *acides gras,* lorsque son intensité est modérée, a un effet bénéfique sur la flaveur de la viande. Toutefois, lorsque son intensité augmente, elle devient une des causes majeures de la détérioration de la qualité des produits carnés crus ou cuits pendant leur stockage sous forme réfrigérée ou congelée. En effet, les produits de l'oxydation des lipides ont été associés à une diminution de la flaveur, à l'apparition d'odeurs désagréables (rance), à la perte de couleur, et peuvent affecter la valeur santé de la viande (Gandemer *et al.,* 1999).

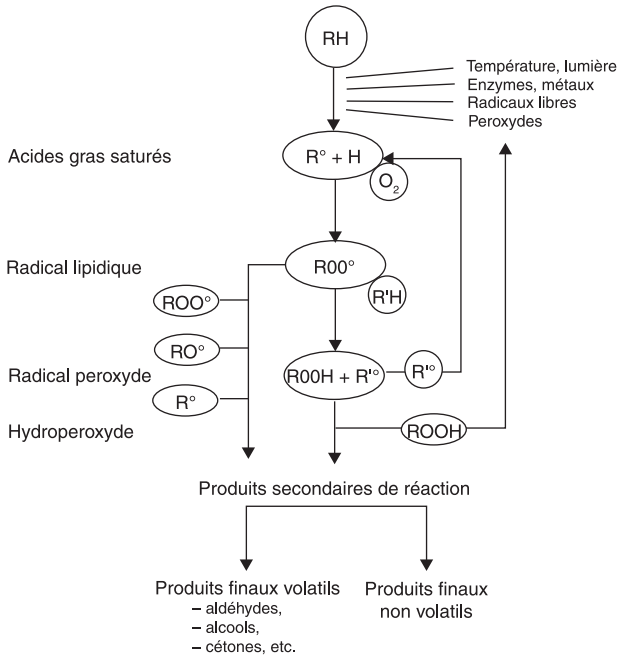

Figure 14.1. Oxydation des lipides.

Muscle_Viande.indd 186 07/09/2010 12:53:02

Les phospholipides (PL) sont les substrats préférentiels de la peroxydation, alors que les triglycérides jouent un rôle mineur. La plus forte sensibilité des PL à l'oxydation résulte principalement du fait qu'ils sont plus riches en acides gras polyinsaturés (AGPI) et qu'ils sont plus exposés aux oxydations, car situés principalement dans les membranes, donc plus proches des facteurs de catalyse de l'oxydation des lipides qui sont essentiellement dans la phase aqueuse.

L'oxydation des lipides est une réaction radicalaire se décomposant en trois phases : l'initiation, la propagation et la terminaison (figure 14.1), qui vont conduire à la formation de plusieurs produits terminaux dont des composés volatils (alkanes, cétones, aldéhydes, alcools, esters, etc.). La nature et les proportions relatives de ces différents composés volatils dépend de plusieurs facteurs dont la nature des AG peroxydés, le type d'oxydation (auto-oxydation, thermo-oxydation, photo-oxydation, etc.), les conditions de milieu (température, pH, présence de fer, etc.). Parmi les différents produits volatils formés à partir des AGPI, les composés aromatiques les plus importants sont les aldéhydes et plusieurs dérivés des cétones et des furanes, le malondialdéhyde (MDA) étant l'aldéhyde le plus mesuré actuellement pour évaluer le niveau de peroxydation des lipides.

Oxydation des protéines

Depuis peu, l'oxydation des protéines est prise en compte dans la viande, notamment lors des procédés de transformation tels que la cuisson (Gatellier *et al.,* 2009a ; 2009b). Dans ces procédés, les niveaux d'oxydation atteints peuvent être responsables d'un défaut de flaveur et d'une perte de qualité nutritionnelle. Nous présenterons dans ce chapitre les données connues en ce qui concerne l'oxydation des protéines lors de la conservation des viandes. Bien que l'amplitude de cette oxydation à la conservation reste modeste par rapport à ce qui est observé à la cuisson, une modification substantielle de certains acides aminés particulièrement sensibles a été observée (Martinaud *et al.,* 1997 ; Santé-Lhoutellier *et al.,* 2008c). L'oxydation de ces acides aminés, dont certains sont essentiels, est une cause non négligeable de la perte de valeur nutritionnelle des viandes. Des niveaux d'oxydation importants des protéines myofibrillaires peuvent entraîner une diminution de la tendreté des viandes du fait de la mauvaise reconnaissance de ces protéines par les protéases endogènes, comme les cathepsines ou les calpaïnes, responsables de la tendreté des produits (Morzel *et al.,* 2006).

Dans le cas de la conservation réfrigérée des viandes, le stress oxydatif reste modéré, car la production de radicaux est partiellement contrôlée par la protection antioxydante du muscle (enzymes et vitamines antioxydantes) (Gatellier *et al.,* 2004). C'est pourquoi, à la conservation, seuls certains acides aminés particulièrement sensibles aux radicaux pourront être oxydés. Les acides aminés basiques, acides aminés ayant une fonction amine (lysine, histidine, arginine), sont très sensibles à l'attaque radicalaire (Morzel *et al.,* 2006). L'oxydation de ces acides aminés conduit à la production de groupements carbonyles. Ces acides aminés sont des acides aminés essentiels, leur oxydation va donc conduire à une perte de qualité nutritionnelle des produits. D'autre part, les groupements carbonyles ainsi formés peuvent réagir avec des groupements amines libres de la lysine pour donner des liaisons amides (Morzel

Muscle_Viande.indd 187 07/09/2010 12:53:03

et al., 2006). Ces liaisons amides sont impliquées dans les phénomènes de pontage des chaînes peptidiques pouvant conduire à l'agrégation des protéines (Promeyrat *et al.,* 2010 ; Santé-Lhoutellier *et al.,* 2008a), et il a été montré que l'agrégation entraînait une perte de digestibilité des protéines (Gatellier et Santé-Lhoutellier, 2009 ; Santé-Lhoutellier *et al.,* 2008a ; 2008b).

La fonction thiol (-SH) de la cystéine est susceptible de s'oxyder en formant des ponts disulfures (-S-S-). La cystéine n'est pas, à proprement parler, un acide aminé essentiel, sauf chez les personnes pour lesquelles sa formation à partir de l'homocystéine est déficiente. Par contre, en formant des ponts disulfures, l'oxydation des thiols participe aussi au phénomène d'agrégation des protéines (Morzel *et al.,* 2006).

Les acides aminés aromatiques (phénylalanine, Phe ; tyrosine, Tyr ; tryptophane, Trp) sont très sensibles à l'attaque radicalaire (Gatellier *et al.,* 2009a). La Phe subit une hydroxylation et est transformée en Tyr. La Tyr subit elle aussi des réactions d'hydroxylation qui conduisent à la formation de L-dihydroxyphénylalanine et de L-trihydroxyphénylalanine, considérées comme des agents mutagènes possibles (Husain et Hadi, 1995). Elle peut aussi s'oxyder en dityrosine, composé impliqué dans l'agrégation des protéines (Morzel *et al.,* 2006). Le Trp est hydroxylé en hydroxytryptophane. Dans des conditions de stress oxydatif plus intense, le noyau aromatique du Trp peut s'ouvrir, conduisant à la formation de composés kinuréniques potentiellement mutagènes (Hashizume *et al.,* 1991). La Phe et le Trp sont des acides aminés essentiels, leur dégradation oxydative participera donc à la baisse de la valeur nutritionnelle des produits.

Oxydation et couleur

La myoglobine est le principal pigment responsable de la couleur de la viande. Cette protéine transporte l'oxygène, apporté par l'hémoglobine du sang, jusqu'aux mitochondries et stocke cet oxygène dans les tissus musculaires.

En dehors de la teneur en pigments héminiques (myoglobine), d'autres variables contrôlent l'apparence de la couleur de la viande fraîche, dont principalement l'état chimique du pigment. En effet, c'est l'état d'oxydation de l'atome de fer situé dans l'hème de la protéine qui est à l'origine de sa couleur. Le pigment peut ainsi se trouver sous plusieurs formes : sous forme réduite, désoxygénée (couleur rouge pourpre), sous forme oxygénée (couleur rouge vif), qui est la teinte recherchée par le consommateur, et sous forme oxydée (couleur brune).

L'oxydation de la myoglobine en metmyoglobine altère la couleur des viandes, sa présence se manifeste par des taches brunes plus ou moins prononcées à la surface des tranches. La présence de metmyoglobine est néfaste pour la commercialisation des viandes : lorsque sa concentration atteint 20 %, les ventes sont divisées par deux (Renerre et Mazuel, 1985).

La formation de la metmyoglobine dans la viande dépend de nombreux facteurs intrinsèques (pH, type de muscle, animal, taux de NADH, régimes, etc.), mais aussi extrinsèques (traitement préabattage, réfrigération, stimulation électrique, etc.). Durant la conservation des viandes conditionnées, d'autres facteurs jouent un rôle sur l'oxydation de la myoglobine, notamment la pression partielle en oxygène, la

Muscle_Viande.indd 188 07/09/2010 12:53:03

température, le type de conditionnement et, dans quelques cas, la croissance microbienne. Selon Renerre et Labas (1987), l'autoxydation de la myoglobine serait le facteur principal qui explique les différences d'instabilité de la couleur de muscles de bovins, les mécanismes de réduction ne devant prendre qu'une part minime dans le phénomène. Toute élévation de température et diminution de pH est susceptible d'augmenter la vitesse d'oxydation de la myoglobine. Les produits d'oxydation des lipides comme le 4-hydroxy-2-nonenal (Alderton *et al.,* 2003) ou encore les aldéhydes (Faustman *et al.,* 1999 ; Lee *et al.,* 2003 ; Lynch et Faustman, 2000) induiraient également une instabilité de l'oxymyoglobine de la viande de bœuf et limiteraient la réduction de la metmyoglobine par les systèmes enzymatiques, favorisant ainsi l'altération de la couleur des viandes. La production de molécules radicalaires issues soit de l'initiation de la peroxydation soit de produits de peroxydation des membranes tiendrait également un rôle dans l'oxydation du pigment. Inversement, l'interaction entre le peroxyde d'hydrogène et la myoglobine oxydée pourrait provoquer directement une peroxydation lipidique. L'oxydation de la myoglobine et l'oxydation des lipides membranaires sont donc deux processus liés (Anton *et al.,* 1993 ; Renerre et Labadie, 1993). Ainsi, limiter les phénomènes d'oxydation des lipides peut permettre de diminuer, voire de retarder l'apparition de metmyoglobine à la surface de la viande.

Effets des modes d'élevage et des modes de conservation-conditionnement

Effets sur la lipoperoxydation

Effets de l'alimentation

Parmi les différents facteurs d'élevage impliqués dans la modulation de l'intensité des processus de lipoperoxydation, les conduites alimentaires modifiant la teneur en acides gras polyinsaturés et le contenu en antioxydants dans le muscle au moment de l'abattage semblent déterminants.

Depuis plusieurs années, un intérêt tout particulier s'est porté sur les AGPI de la famille des n-3, leurs effets bénéfiques dans la prévention de nombreuses pathologies chez l'homme n'étant plus à démontrer. Aussi, différentes stratégies alimentaires ont été mises en place chez le bovin pour améliorer le contenu en AGPI dans les viandes (voir chapitres neuf, « Qualité nutritionnelle des viandes et abats de bovins », et dix, « Facteurs d'élevage et valeur santé des acides gras des viandes »). Nous avons montré que l'alimentation à base d'herbe, bien qu'augmentant significativement la teneur en AGPI (+ 300 %), n'entraînait pas d'augmentation des processus de peroxydation au niveau des muscles de taurillons en finition, contrairement aux supplémentations en graines oléagineuses (lin ou tournesol) (Durand *et al.,* 2005). Il semble que l'apport d'herbe riche en vitamine E confère aux muscles un pouvoir antioxydant suffisant pour prévenir celui-ci de la lipoperoxydation, les activités des enzymes antioxydantes comme la superoxyde dismutase (SOD), la catalase

Muscle_Viande.indd 189 07/09/2010 12:53:03

et la glutathion peroxydase (GPx) n'étant jamais significativement modifiées par les différents régimes (Durand *et al.*, 2005). Par contre, la supplémentation des rations en graines oléagineuses riches en AGPI de type oméga 6 (tournesol) ou oméga 3 (lin) dans les rations des animaux en phase de finition ne confère pas un statut en antioxydant suffisant pour prévenir efficacement les processus de lipoperoxydation des viandes. C'est pourquoi, depuis quelques années, de nombreuses études se sont mises en place afin « d'accompagner » ces supplémentations avec des apports d'antioxydants alimentaires. Différentes études ont clairement montré que parmi les stratégies alimentaires visant à renforcer les défenses antioxydantes des muscles, l'apport de vitamine E seule, même à des niveaux très élevés (150 UI/kg de matière sèche ingérée), n'était pas suffisant pour prévenir efficacement la lipoperoxydation dans les viandes au cours des étapes de maturation et de conditionnement. Au cours des dernières années, de nouvelles stratégies d'apport en antioxydant se sont développées, visant à compléter l'action de la vitamine E. Nous avons montré que l'apport simultané de vitamine E et d'extraits végétaux riches en polyphénols (EVRP) augmentait significativement le niveau de défense antioxydante des viandes issues des animaux ayant reçu ces suppléments (Bauchart *et al.*, 2009 ; Gobert *et al.*, 2008).

Effets du stress

En dehors de l'alimentation, le stress préabattage peut influer fortement sur les niveaux de peroxydation des viandes. En effet, le stress est directement lié à l'oxydation des lipides du muscle (McClelland *et al.,* 2004), c'est pourquoi des manipulations inadaptées des animaux au cours des phases d'abattage, peuvent affecter le niveau de rancidité des viandes (Juncher *et al.,* 2003). Plusieurs facteurs sont à impliquer dans l'induction du stress préabattage comme la peur, l'exercice physique, la privation de nourriture (Ferguson et Warner, 2008 ; Terlouw *et al.,* 2007). Les effets du stress sur l'intensité des processus de peroxydation dépendent également du devenir des viandes, et particulièrement du type de conditionnement (Linares *et al.,* 2007). Nous avons confirmé ces observations, l'impact du stress étant le plus marqué sur des viandes conservées sous film (+ 80 %, $P < 0,05$) par rapport à des viandes conservées sous vide ou sous atmosphère riche en oxygène (respectivement + 50 et 25 %, $P < 0,05$) (Gobert *et al.,* 2009).

Effets du conditionnement

De nombreux facteurs technologiques amplifient les phénomènes de lipoperoxydation comme la réfrigération, la congélation, le broyage, la restructuration, l'irradiation, le chauffage, la cuisson ou l'emploi de sel (Renerre, 2002). Par ailleurs, les facteurs exogènes regroupant l'oxygène de l'air, les micro-organismes, la température, la lumière, l'évaporation et la dessiccation peuvent également modifier la qualité des viandes. Après le ressuage ou en fin de maturation en carcasse, les muscles sont extraits de la carcasse, mis à nu, découpés et ainsi exposés à ces différents facteurs de dégradation. C'est pourquoi la protection des viandes (sous forme de steaks, rôtis, hachées, etc.) doit être assurée par un conditionnement approprié pour leur distribution. Elles se présentent réfrigérées ou surgelées. Les viandes

Muscle_Viande.indd 190 07/09/2010 12:53:03

réfrigérées peuvent être conditionnées selon différentes techniques qui leur confèrent une durée de vie plus ou moins longue. Il existe trois grandes catégories de conditionnement pour les viandes : le « sous étirable » (ou sous film) classique (une barquette recouverte d'un film transparent perméable à l'air ambiant ; durée de vie de 3 à 6 jours) ; le « sous atmosphère modifiée » (une barquette et un film imperméable aux échanges gazeux dans laquelle sont injectés des mélanges binaires ou ternaires de gaz (O_2, CO_2 et N ; durée de vie de 7 à 12 jours) et le « sous vide », où le produit est en contact direct avec le film plastique sans mélange gazeux, ce qui confère à la viande une couleur rouge sombre (durée de vie de 21 jours). La viande peut être congelée (ou surgelée) chez l'industriel, ce qui garantit une durée de vie beaucoup plus longue. Ces traitements technologiques influent sur leur valeur nutritionnelle (Denoyelle, 2008).

La maturation des viandes est accompagnée par de profondes modifications chimiques et structurelles des tissus musculaires (Polak *et al.,* 2009), mais peu de travaux se sont intéressés à l'évolution des réactions de peroxydation au cours de la maturation. Concernant les lipides, il s'avère que la maturation du muscle en viande augmente peu l'intensité de la lipoperoxydation. En effet, nous avons montré que la maturation de viandes, réalisée à l'abri de la lumière et à + 4 °C pendant 12 jours, n'a pas eu d'effet sur l'intensité de la lipoperoxydation (Gobert *et al.,* 2009). Cette bonne résistance des viandes vis-à-vis de la lipoperoxydation au cours des 12 jours de maturation peut s'expliquer par le fait que la maturation a été conduite sans découpe de la viande (maturation en carcasse) ou avec une découpe suivie d'une mise sous vide rapide des quartiers de viande (maturation sous vide), protégeant ainsi les morceaux de l'oxygène de l'air atmosphérique, générateur d'espèces réactives de l'oxygène regroupées sous le terme d'ERO.

C'est au cours des étapes suivantes de conditionnement et de stockage que la concentration en MDA de la viande augmente fortement, les facteurs pro-oxydants (lumière, découpe, contact avec l'O_2, etc.) étant nombreux au cours de ces étapes. Or ils n'exercent pas tous la même influence sur les paramètres de peroxydation. En effet, nous n'avons pas observé d'augmentation significative de la lipoperoxydation de la viande après un conditionnement sous vide à + 4 °C pendant 14 jours (Gobert *et al.,* 2009) ou après une congélation à – 20 °C pendant 9 mois, montrant bien les avantages de ces deux types de conditionnement pour la préservation des qualités nutritionnelles des lipides des aliments. Par contre, l'augmentation de la lipoperoxydation est extrêmement importante dans les viandes conditionnées sous air ambiant (x 3,5 ; $P < 0{,}001$) et surtout sous atmosphère modifiée (x 7,2 ; $P < 0{,}001$) (figure 14.2) par rapport aux viandes uniquement maturées non conditionnées. Ces augmentations sont principalement attribuées à la teneur en O_2 de l'atmosphère ambiant au contact de la viande, facteur pro-oxydant puissant, soit environ 20 % d'O_2 dans l'air atmosphérique (conditionnement sous film) et 70 % d'O_2 dans l'air injecté (conditionnement sous atmosphère modifiée). Dans ce dernier conditionnement, la concentration en MDA des viandes peut atteindre 2,85 μg de MDA/g de viande dans le cas le plus délétère (steak provenant du muscle ST maturé en carcasse). Ces concentrations observées dans les conditionnements très riches en oxygène avec des DLC longues peuvent atteindre, voire dépasser, le seuil d'acceptabilité du goût de rance des viandes bovines, évalué à environ 1 μg de MDA/g de viande cuite (Campo *et al.,* 2006).

Muscle_Viande.indd 191 07/09/2010 12:53:03

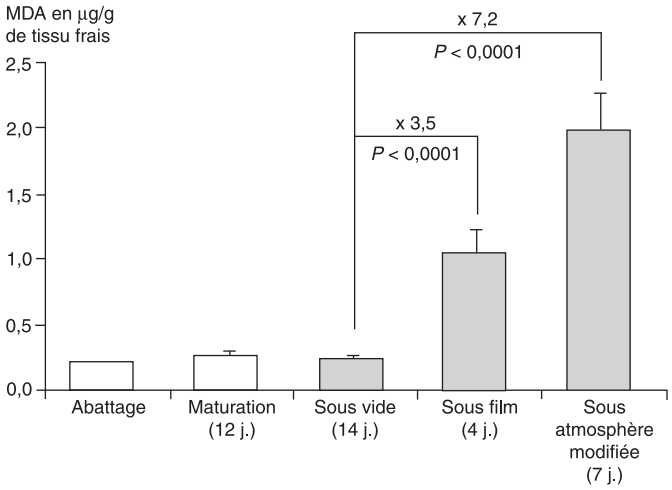

Figure 14.2. Évolution des teneurs en malondialdéhyde (MDA) dans des viandes bovines au cours des étapes de maturation et de conditionnement (d'après Gobert *et al.,* 2009).

Effets sur l'oxydation des protéines (PG)

Effets de l'alimentation et de la conservation sur la viande bovine

Dans une étude déjà ancienne (Martinaud *et al.,* 1997), nous avions analysé par la mesure du taux de carbonyles le taux d'oxydation des acides aminés basiques et celui de la cystéine dans le cas de deux muscles de bovin : le muscle *Longissimus lumborum* (LL, ou faux-filet) et le muscle *Diaphragma pédialis* (DP, ou onglet). Ces deux muscles avaient été choisis, car ils sont de types contractile et métabolique différents. Le *Longissimus lumborum* est un muscle rouge rapide à métabolisme oxydoglycolytique, alors que le muscle *Diaphragma pédialis* est un muscle rouge lent à métabolisme purement oxydatif. Ces deux muscles ont été conservés 10 jours sous film perméable à l'air et à 4 °C. Les mesures d'oxydation ont été réalisées sur les protéines myofibrillaires, protéines majoritaires (> 60 %) dans la viande.

Formation de groupements carbonyles

Dès le premier jour de conservation, le muscle DP, plus oxydatif, présentait des niveaux de groupements carbonyles plus élevés que le muscle LL (3,1 +/– 1,6 nanomoles de carbonyles par mg de protéines pour le muscle LL *versus* 5,1 +/– 0,4 pour le muscle DP). Après 10 jours de conservation, ces taux de carbonyles étaient respectivement de 4,8 +/– 1,5 et de 6,9 +/– 0,8 nanomoles de carbonyles par mg de protéines dans les muscles LL et DP. Il est cependant à noter que ces niveaux d'oxydation observés à la conservation restent très en dessous des niveaux généralement observés lors de la cuisson (voir chapitre quinze, « Cuisson et sensibilité à la peroxydation des viandes »).

Muscle_Viande.indd 192 07/09/2010 12:53:03

Oxydation de la cystéine

Lors de la conservation, nous avons observé une diminution du taux de -SH libres liée à l'attaque radicalaire. Cette diminution était significativement plus importante dans le muscle DP que dans le muscle LL. Après 10 jours de conservation, une chute de 10 % de la teneur en thiols libres était observée dans le muscle LL, alors que cette chute était de 17 % dans le muscle DP, confirmant les résultats obtenus au niveau des groupements carbonyles.

Agrégation des protéines

Dans cette étude, l'agrégation des protéines a été évaluée par électrophorèse (technique qui permet de séparer les protéines en fonction de leur masse et de leur charge). La présence de polymère de myosine de haut poids moléculaire a été observée, et ce phénomène était plus marqué dans le muscle DP que dans le muscle LL. Ce résultat montrait que la conservation pouvait générer une agrégation importante des protéines myofibrillaires. Agrégation qui augmentait avec le niveau d'oxydation des protéines mesuré en parallèle.

Effets de l'alimentation et de la conservation sur la viande ovine

Le même type d'étude a été réalisé sur le muscle *Longissimus dorsi* (faux-filet) d'agneau (Santé-Lhoutellier *et al.,* 2008c). Dans cette étude, des animaux de 7 mois élevés aux concentrés ont été comparés à des animaux du même âge élevés à l'herbe. La figure 14.3 montre une augmentation significative du taux de carbonyle des protéines de la viande avec le temps de conservation à l'air.

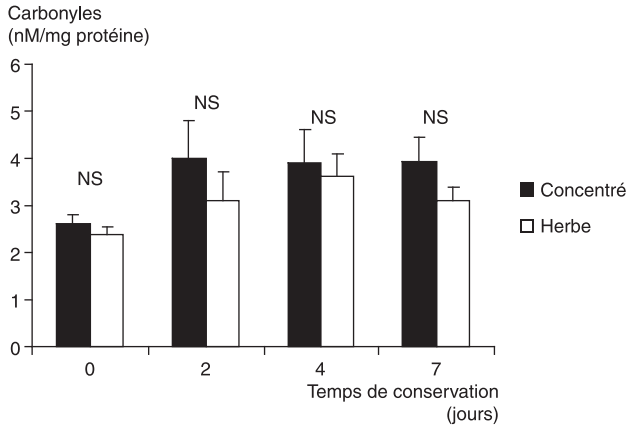

Figure 14.3. Effet du temps de conservation à l'air et du mode d'élevage sur l'oxydation des protéines de la viande d'agneau mesurée par le taux de groupements carbonyles (n = 8 pour chaque lot). NS : différences entre lots non significatives (d'après Santé-Lhoutellier *et al.,* 2008c).

Par contre, aucun effet significatif du mode d'élevage n'a été observé. Dans la même étude, nous avons mesuré des niveaux d'oxydation des lipides beaucoup plus bas dans le cas des animaux élevés à l'herbe (un facteur 5 entre herbe et concentrés a

Muscle_Viande.indd 193 07/09/2010 12:53:03

été mesuré au bout de 7 jours de conservation), vraisemblablement liés aux fortes teneurs en vitamine E apportée par l'herbe, comme décrit précédemment chez le bovin.

Effets sur la stabilité de la couleur

Effets de l'alimentation

Par leurs liens directs ou indirects avec les processus d'oxydation, différents facteurs peuvent influencer l'oxydation de la myoglobine dans la viande. Il s'agit notamment de la race, des régimes alimentaires et du système d'élevage des animaux (Lynch *et al.,* 2002).

L'effet des régimes alimentaires sur la couleur est attribué à la relation entre l'oxydation des lipides et l'oxydation de la myoglobine, et donc principalement à la teneur en acides gras polyinsaturés, comme nous l'avons rapporté dans les paragraphes précédents.

De nombreux travaux ont été réalisés afin d'étudier l'incidence d'une supplémentation en vitamine E sur la stabilité de couleur des viandes. Les travaux de Gatellier *et al.* en 2001 ont montré que cette supplémentation ne permettait pas d'obtenir de différences significatives par rapport au témoin, mais permettait d'avoir une teinte rouge plus soutenue sur des viandes de bœuf conditionnées sous atmosphère modifiée (20 % de CO_2, 80 % d'O_2). (O'Sullivan *et al.,* 2003) ont montré que l'incidence des régimes (herbe *versus* concentrés) sur la couleur était significative dans le cas d'un conditionnement sous atmosphère modifiée, mais pas dans celui d'un conditionnement sous film.

Effets du stress

Il a été montré que le stress préabattage était susceptible de générer des phénomènes d'oxydation (McClelland *et al.,* 2004) entraînant des défauts de couleur, ces phénomènes étant potentiellement plus importants sur des animaux ayant reçu des acides gras polyinsaturés. Comme dans le cadre de prévention des processus de peroxydation par les antioxydants, nous avons montré que l'apport de vitamine E ou d'EVRP pouvait améliorer la stabilité de couleur des viandes, même chez des animaux ayant subi un stress avant l'abattage, l'association d'antioxydants liposolubles et hydrosolubles étant la plus efficace (Parafita-Thomas *et al.,* 2008) (figure 14.4).

Effets du conditionnement

L'effet des conditionnements sur la stabilité de couleur des viandes est directement lié à la pression en oxygène dans l'emballage et aux phénomènes d'oxydation de la myoglobine que cela induit. La formation de myoglobine oxygénée de couleur rouge vif est favorisée par des concentrations en oxygène élevées, alors que de faibles pressions en oxygène induisent des oxydations de la myoglobine (couleur brune) et que de très faibles pressions en oxygène induisent une réduction de la myoglobine (de couleur pourpre).

Muscle_Viande.indd 194 07/09/2010 12:53:03

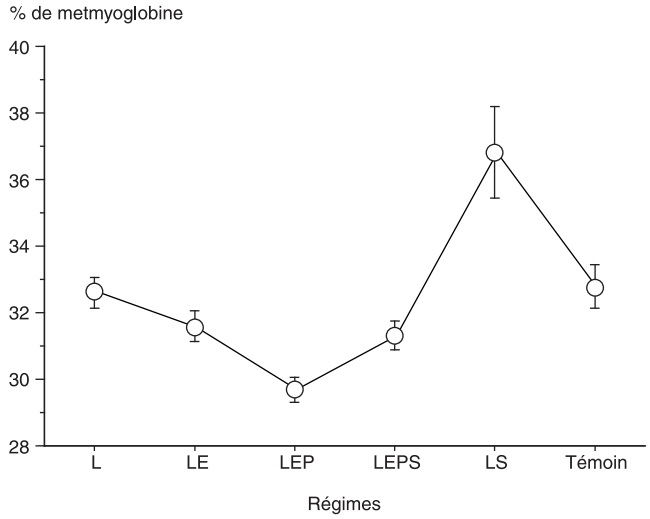

Figure 14.4. Évolution de la teneur en myoglobine oxydée dans la viande (muscle *Semitendinosus*) issue de vaches de réforme Normandes recevant une alimentation à base de concentrés (témoin) ou supplémentée avec de la graine de lin (L) seule ou avec de la vitamine E (E) ou de la vitamine E et des extraits végétaux riches en polyphénols (EP). Les lots « S » concernent des animaux qui ont subi un stress préabattage (d'après Parafita *et al.,* 2008).

Ainsi, parmi les trois grands types de conditionnement de viande bovine fraîche que sont les conditionnements sous film perméable, sous vide et sous atmosphère modifiée riche en oxygène, le conditionnement imperméable sous vide est celui dont la pression en oxygène est la plus basse. Ce mode de conditionnement permet une stabilité de couleur optimale jusqu'à 21 jours, voire 28 jours, puisque la viande reprend sa couleur rouge d'origine dès sa réoxygénation. Néanmoins, si le vide n'est pas correct, c'est-à-dire avec un taux d'oxygène résiduel supérieur à 0,05 % pour la viande de bœuf, la vitesse d'oxydation de la myoglobine est fortement accélérée, entraînant un taux important de metmyoglobine à la surface des viandes et donc des conséquences néfastes en termes de couleur (Mancini et Hunt, 2005, d'après Jakobsen et Bertelsen, 2000). Selon Ledward (1970) et Georges et Stratman (1952), chez le bovin, la formation de metmyoglobine est maximale pour des pressions en oxygène basses, de l'ordre de 6 ± 3 mm de Hg à 0 °C et de 7,5 ± 3 mm de Hg à 7 °C.

Le conditionnement sous film étirable et perméable à l'air est celui dont les DLC sont les plus courtes, pour des raisons microbiologiques d'une part et de couleur d'autre part. En effet, dans ce type d'emballage, il se forme un gradient de concentration en oxygène avec une pression partielle critique qui favorise la formation de metmyoglobine quelques millimètres en dessous de la surface (Renerre, 1987). Les altérations de couleur apparaissent donc en général entre le 5e et le 7e jour en fonction du muscle et de l'animal.

Dans le cas de conditionnements sous atmosphère modifiée, les mélanges couramment utilisés sont ceux composés de 20 % à 30 % de CO_2 et de 70 % à 80 % d'O_2. La présence de CO_2 permet de retarder le développement microbien, et les concen-

Muscle_Viande.indd 195 07/09/2010 12:53:03

trations élevées en oxygène permettent de garder le pigment sous sa forme oxygénée durant 10 à 12 jours selon le type de muscle. Néanmoins, des expériences réalisées dans nos laboratoires ont montré que certaines viandes pouvaient conserver une couleur attrayante jusqu'à 20 jours dans certains cas, alors que d'autres, probablement maturées sous vide le plus souvent, présentaient des virements de couleur précoces après 7 à 9 jours de conservation.

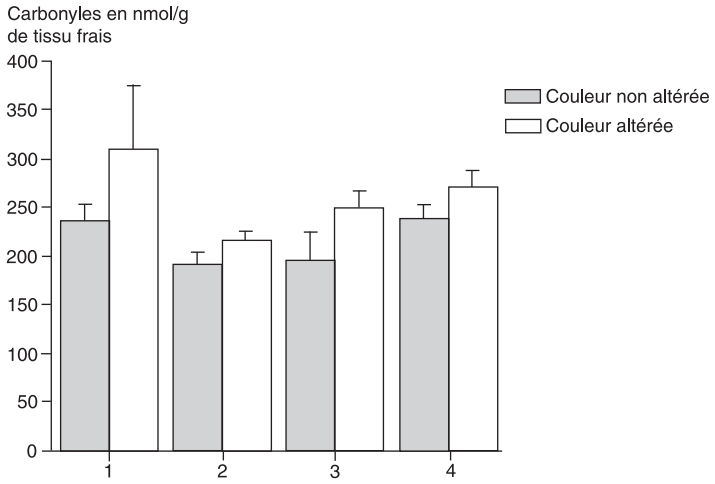

Figure 14.5. Taux de carbonyles en nmol/g de tissu frais en fonction de la zone de prélèvement des tranches de muscles de *Longissimus dorsi* numérotés de 1 à 4 : zone de couleur altérée *versus* zone de couleur non altérée (d'après Parafita, 2009).

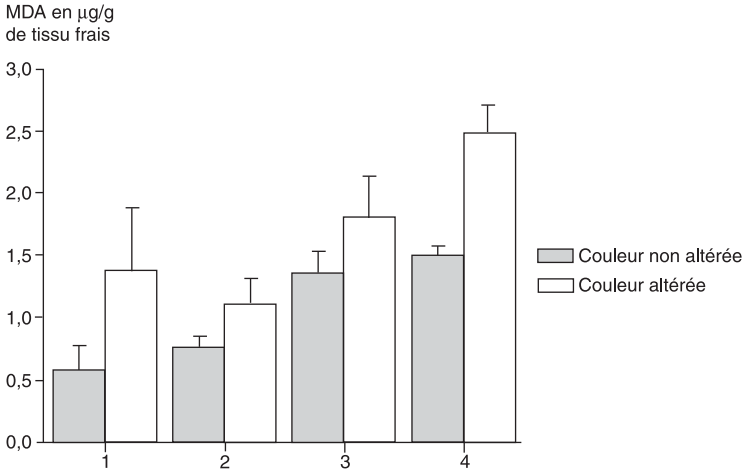

Figure 14.6. Taux de malondialdéhyde en μg/g de tissu frais en fonction de la zone de prélèvement des tranches de muscles de *Longissimus dorsi* numérotés de 1 à 4 : zone de couleur altérée *versus* zone de couleur non altérée (d'après Parafita, 2009).

Muscle_Viande.indd 196 07/09/2010 12:53:03

Ce phénomène, qui n'apparaît pas si tôt ou si fréquemment quand la viande est maturée sur carcasse, n'a pas encore été expliqué à ce jour. Il constitue pourtant un problème économique important, car il génère des retours clients fréquents. Des travaux menés par l'ADIV (Association pour le développement de l'institut de la viande) en 2009 et financés par FranceAgrimer et Interbev ont montré que les causes du virement précoce des UVCI (unité de vente consommation industrielle) de bovin étaient d'origine biochimique et non microbiologique (Parafita, 2009). En effet, sur une même tranche, les zones qui apparaissent brunes ont un taux de carbonyles et de TBARS (pour *thiobarbituric acid reactive substances*) significativement plus important que les zones restées rouges. Ces résultats suggèrent que le virement de couleur est directement relié aux phénomènes d'oxydation des protéines et des lipides (figures 14.5 et 14.6)
Les différences observées sur l'ensemble des indicateurs biochimiques ne sont significatives que lorsque l'on compare les valeurs de chaque zone pour un même animal, mais ne le sont pas forcément d'un animal à l'autre, ce qui suppose l'apparition d'un phénomène de déséquilibre endogène entre les éléments pro et antioxydant d'un même animal, déclenchant le processus d'oxydation de la myoglobine et donc son brunissement.

Conclusions et perspectives

Les processus de lipoperoxydation ont été assez largement étudiés et dépendent fortement de la richesse de la viande en acides gras « peroxydables », comme les acides gras polyinsaturés, mais également de la teneur et de la composition en antioxydants présents dans les muscles au moment de l'abattage. Il apparaît également que les étapes de conditionnement, en particulier les conservations longues sous atmosphère riche en oxygène, sont les plus délétères dans la production de produits peroxydés.

Les mécanismes impliqués dans l'altération de la myoglobine sont complexes et, malgré de nombreux travaux, ne sont pas encore parfaitement élucidés. De nombreux facteurs intrinsèques mais aussi extrinsèques jouent un rôle dans l'apparition de metmyoglobine soit de façon directe en générant des espèces radicalaires et créant ainsi des oxydations, soit de façon indirecte en déséquilibrant progressivement la balance pro et antioxydante de la viande. Les facteurs impliqués dans ces phénomènes sont divers, leur nombre ainsi que leur intensité vont déterminer la potentialité à oxyder la myoglobine de la viande.

Bien que moins étudiée que l'oxydation des lipides et de la myoglobine, l'oxydation des protéines lors de la conservation de la viande peut entraîner une perte non négligeable des qualités organoleptiques et nutritionnelles des produits. Des études complémentaires seront nécessaires pour évaluer l'effet des modes d'élevage, de l'alimentation des animaux et de la formulation des produits sur l'oxydation des protéines.

Ainsi, il apparaît que les phénomènes de peroxydation des macromolécules dans la viande au cours des phases d'élevage et de transformation sont susceptibles d'altérer

Muscle_Viande.indd 197 07/09/2010 12:53:03

de façon importante les qualités sensorielles des viandes (en particulier le développement des goûts de rance et la détérioration de la couleur), mais également leurs qualités nutritionnelles (pertes d'AGPI, diminution de la biodisponibilité des acides aminés). Ces processus sont particulièrement importants à prendre en compte dans le cadre de l'augmentation du contenu en AGPI des viandes, les nouvelles possibilités d'association d'antioxydants à propriétés lipophile et hydrophile offrant à la filière de nouvelles stratégies de prévention particulièrement prometteuses.

Par ailleurs, le développement des ventes en UVCI, l'allongement des dates limites de consommation ainsi que l'augmentation de la proportion des conditionnements riches en oxygène augmentent sérieusement le risque de peroxydation des viandes, ce qui justifie les différentes études mises en place actuellement visant à mieux comprendre pour mieux maîtriser ces phénomènes.

Parmi les différents axes développés, une bonne maîtrise de l'alimentation, en particulier des apports en antioxydants, et des conditions d'abattage, visant à réduire le stress préabattage, semblent à privilégier pour conserver les qualités des produits au cours des différentes phases de conditionnement et de transformation de la viande.

Muscle_Viande.indd 198 07/09/2010 12:53:03

Chapitre 15

Cuisson et sensibilité à la peroxydation des viandes

Philippe Gatellier et Véronique Santé-Lhoutellier

Introduction

Dans nos sociétés modernes, la viande est presque toujours consommée cuite. La cuisson améliore la qualité microbiologique des produits en réduisant les flores pathogènes. Elle confère aussi aux produits carnés des qualités organoleptiques (odeur, flaveur et couleur) caractéristiques qui sont recherchées par le consommateur. Cependant, à côté de ces effets favorables, la cuisson peut aussi générer une oxydation importante des lipides et des protéines de la viande avec des effets négatifs sur les qualités sensorielles (Badiani *et al.,* 2002 ; Garcia-Segovia *et al.,* 2007) et nutritionnelles des produits (Gatellier et Santé-Lhoutellier, 2009). Des odeurs désagréables (par exemple des odeurs de rance) peuvent se développer à la cuisson, surtout dans le cas des produits riches en acides gras polyinsaturés, composés particulièrement sensibles à l'oxydation. L'oxydation de ces acides gras, en particulier ceux de la série oméga 3, réputés bons pour la santé, altère la valeur nutritionnelle de la viande au niveau de l'apport en lipides. L'oxydation des protéines de la viande lors de la cuisson conduit, quant à elle, à une perte de biodisponibilité des acides aminés soit par dénaturation chimique de ces composés (Gatellier *et al.,* 2009a), soit par diminution de la digestibilité des protéines (Gatellier et Santé-Lhoutellier, 2009). Ce phénomène, surtout lorsqu'il touche les acides aminés essentiels, va impacter de manière négative la valeur nutritionnelle des viandes. La diminution de la vitesse de digestibilité des protéines, liée à leur oxydation et à leur agrégation, peut aussi avoir des conséquences négatives sur la santé humaine. Il a été en effet démontré, dans plusieurs études, que l'accumulation et la fermentation dans le gros côlon de protéines non digérées ou insuffisamment digérées dans l'intestin grêle pouvaient conduire à la formation de produits potentiellement mutagènes, comme les crésols et les phénols

Muscle_Viande.indd 199 07/09/2010 12:53:03

formés à partir de la tyrosine (Evenepoel *et al.,* 1998 ; Geypens *et al.,* 1997), et des composés nitrosés. Ces produits sont fortement soupçonnés d'être impliqués dans le cancer de l'intestin. Une bonne connaissance des effets des traitements thermiques (couple temps/température) en relation avec la composition des matrices (teneur en oxydants, antioxydants, gras insaturés, etc.) est donc nécessaire pour maîtriser au mieux la qualité finale des viandes et produits carnés.

Depuis quelques années, notre équipe a initié des études portant sur une meilleure compréhension des mécanismes physico-chimiques mis en jeu dans l'oxydation des viandes lors de la cuisson et sur les conséquences de ces oxydations sur la qualité des produits. À terme, ces connaissances permettront d'apporter aux industriels de la filière (transformateurs) ainsi qu'aux usagers (restaurateurs et consommateurs) des conseils, par exemple sous la forme d'un guide de bonnes pratiques, sur les modes de cuisson et les traitements thermiques qui permettent de préserver au mieux les qualités sensorielles, sanitaires et nutritionnelles des viandes.

▸▸ Mécanismes biochimiques impliqués dans l'oxydation des lipides et des protéines de la viande lors des traitements thermiques

Les mécanismes impliqués dans l'oxydation des viandes reposent sur deux phénomènes principaux, la production de radicaux libres oxygénés, très réactifs vis-à-vis des lipides et des protéines, et la diminution de la protection antioxydante. La viande est un milieu biologique particulièrement riche en métaux, comme le cuivre et surtout le fer, lesquels sont d'excellents promoteurs des réactions d'oxydation.

Du vivant de l'animal, le fer contenu dans le muscle est séquestré par une protéine de stockage, la ferritine. Cette forme « liée » du fer n'est pas réactive et ne participe pas aux réactions d'oxydation. Dans les quelques heures qui suivent la mort de l'animal, la baisse du pH musculaire de 7,0 à 5,4 entraîne une libération massive du fer à partir de la ferritine sous forme de fer « libre », beaucoup plus réactive (Kanner et Doll, 1991 ; Kanner *et al.,* 1988). Le fer réagira alors avec le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), qui s'accumule dans la cellule musculaire du fait de la dismutation de l'oxygène moléculaire (O_2) dissous, générant ainsi des quantités importantes de radicaux libres de type hydroxyle (OH°), particulièrement réactifs vis-à-vis des molécules biologiques (Martinaud *et al.,* 1997). Une autre source importante de production de radicaux libres est la myoglobine, pigment protéique qui assure la couleur rouge de la viande. Dans les cellules musculaires, la myoglobine permet la fixation de l'oxygène et son transport vers les mitochondries, qui le consomment au cours de l'oxydation des nutriments. L'hémoglobine assure le transport sanguin de l'oxygène jusqu'aux cellules musculaires. La présence d'hémoglobine au niveau du tissu musculaire s'explique par le fait que, à l'abattage, la saignée des animaux ne permet pas d'éliminer complètement le sang présent dans les capillaires.

La myoglobine est constituée d'une protéine globulaire, la globine, et d'un groupe héminique porphyrinique auquel est lié un atome de fer. En s'oxydant, la myoglobine libère de l'oxygène sous la forme hautement réactive de radical superoxyde

Muscle_Viande.indd 200 07/09/2010 12:53:03

($O_2^{\circ-}$). Ce radical superoxyde peut réagir avec les molécules biologiques ou être dismuté en peroxyde d'hydrogène. D'autre part, la myoglobine oxydée (metmyoglobine) peut aussi, par l'intermédiaire de son fer héminique présent sous forme ferrique (Fe^{3+}), réagir avec le peroxyde d'hydrogène pour former des radicaux de type phénoxyle ou peroxyle sur un résidu tyrosine proche de la structure héminique de la metmyoglobine. Cette forme activée de la metmyoglobine est très réactive vis-à-vis des lipides (Batifoulier *et al.,* 2002 ; Gatellier *et al.,* 1995) et des protéines de la viande (Batifoulier *et al.,* 2002). Certains organites cellulaires, comme les mitochondries et les peroxysomes, peuvent aussi initier la production de radicaux libres. Les mitochondries peuvent ainsi produire des radicaux pendant au moins 48 heures après la mort de l'animal. Ces radicaux libres vont attaquer en priorité les doubles liaisons des acides gras insaturés, conduisant à la production d'aldéhydes mais aussi de radicaux lipidiques de type alkyles (L°), alcoxyles ($LO^{\circ-}$) ou peroxyles ($LOO^{\circ-}$), capables de propager à leur tour les réactions d'oxydation (Gatellier *et al.*, 2000). Ces différents radicaux vont aussi attaquer les protéines de la viande au niveau de certains acides aminés cibles. Les acides aminés les plus sensibles à l'attaque radicalaire sont les acides aminés basiques (Santé-Lhoutellier *et al.,* 2008a ; 2008b ; 2008c) et aromatiques (Gatellier *et al.,* 2009a) ainsi que la cystéine (Santé-Lhoutellier *et al.,* 2008a). La figure 15.1 illustre cet enchaînement de réactions radicalaires qui conduit à l'oxydation des lipides et des protéines de la viande.

Ces réactions d'oxydation peuvent se développer lors de la conservation réfrigérée des viandes (Gatellier *et al.,* 2005 ; Santé-Lhoutellier *et al.,* 2008b ; 2008c), mais avec une amplitude relativement faible. Ceci est dû à la présence d'un système antioxydant enzymatique (superoxyde dismutase, catalase et glutathion peroxydase) et non enzymatique (vitamine E, glutathion) qui garde son efficacité plusieurs jours après la mort de l'animal (Gatellier *et al.,* 2004 ; Renerre *et al.,* 1996). Par contre, lors de la cuisson, on observe un déséquilibre important entre les potentiels pro et antioxydants du muscle en faveur de l'oxydation. L'augmentation de la température entraîne une surproduction de radicaux libres oxygénés par activation de certains des mécanismes décrits ci-dessus avec, en parallèle, une dégradation rapide de la protection antioxydante. La combinaison de ces deux phénomènes conduit à une augmentation importante des oxydations lipidiques et protéiques de la viande. À la cuisson de la viande, les enzymes antioxydantes, comme la plupart des protéines, perdent en effet rapidement leur activité au-dessus de 60 °C, et la vitamine E est dégradée à partir de 80 °C. Des interactions moléculaires sont observées lors de la cuisson de la viande qui participent aussi à la dégradation de la qualité des produits. Ainsi, les sucres réducteurs et les aldéhydes, issus de la peroxydation lipidique, peuvent réagir avec les protéines par l'intermédiaire des acides aminés basiques ou de la cystéine.

Muscle_Viande.indd 201 07/09/2010 12:53:04

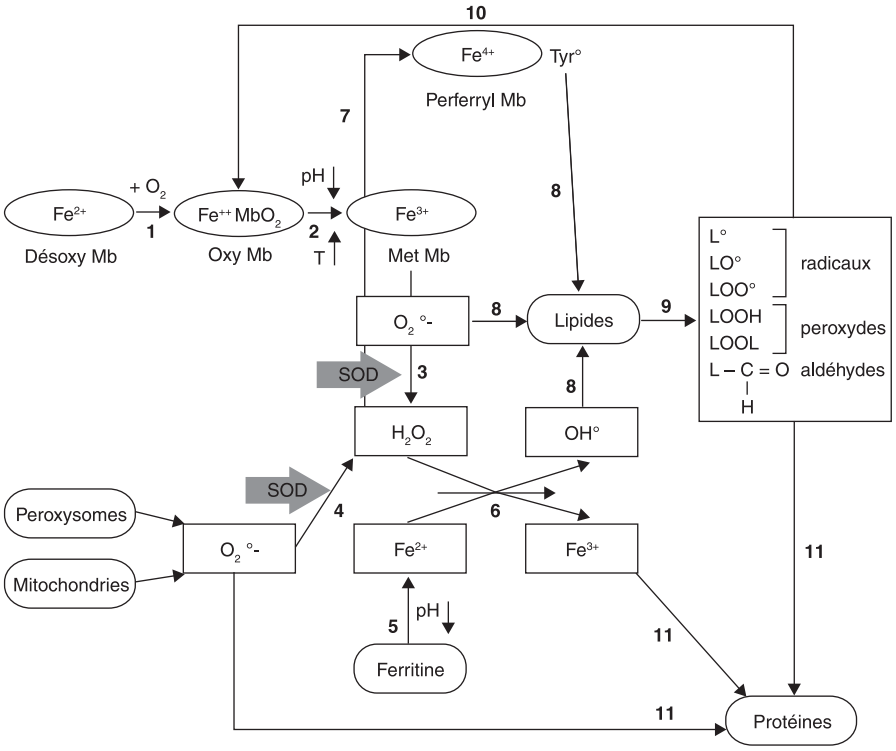

Figure 15.1. Enchaînement des réactions radicalaires impliquées dans la dégradation de la couleur et dans l'oxydation des lipides et des protéines de la viande.

1. Oxygénation de la désoxymyoglobine (viande de couleur pourpre) en oxymyoglobine (viande de couleur rouge vif).

2. Oxydation de l'oxymyoglobine en metmyoglobine (viande de couleur brune), avec libération du radical superoxyde O_2°–, sous l'effet de l'abaissement du pH *post mortem* ou sous l'effet de la chaleur.

3. Dismutation du radical superoxyde en peroxyde d'hydrogène H_2O_2 catalysée par la superoxyde dismutase (SOD).

4. Production de radicaux superoxydes et de peroxyde d'hydrogène par certains organites cellulaires. Production limitée dans le temps pour les mitochondries.

5. Libération du fer de la ferritine due à l'abaissement du pH musculaire *post mortem*.

6. Le fer ferreux réagit avec le peroxyde d'hydrogène pour former un radical hydroxyle OH°.

7. Le peroxyde d'hydrogène réagit avec la metmyoglobine pour former la perferryl-myoglobine qui possède un résidu tyrosine radicalaire (le radical peroxyl-tyrosine).

8. Tous les radicaux formés (O_2°–, OH°, Tyr°) peuvent oxyder les lipides.

9. L'oxydation des lipides conduit à la formation de radicaux lipidiques, de lipoperoxydes et d'aldéhydes.

10. Les produits d'oxydation des lipides peuvent à leur tour favoriser l'oxydation de l'oxymyoglobine en metmyoglobine.

11. Les protéines sont aussi les cibles de l'attaque radicalaire. Les aldéhydes lipidiques peuvent se coupler avec certains acides aminés pour donner des bases de Schiff.

Muscle_Viande.indd 202 07/09/2010 12:53:04

Oxydation et dénaturation de la myoglobine lors de la cuisson de la viande, conséquences sur la couleur

Au cours du chauffage de la viande, on observe une dénaturation thermique de la myoglobine couplée à une oxydation, ces deux phénomènes pouvant être indépendants ou interagir. En effet, dès 55 °C, on observe une dénaturation thermique du pigment qui se traduit par une coloration brune du produit. La vitesse d'apparition de la coloration brune augmente avec le degré de température (65 °C, 75 °C, etc.). De plus, l'amplitude de cette dénaturation dépend de la forme chimique du pigment, la myoglobine réduite semblant être la moins sensible (Hunt *et al.,* 1999 ; Killinger *et al.,* 2000) et la myoglobine oxygénée la plus sensible (Ryan *et al.,* 2006). On peut estimer, à partir des travaux de Purchas *et al.* (2003) sur le muscle *Semitendinosus,* le pourcentage de myoglobine dénaturée et la libération du fer sous forme héminique ou non héminique. Ainsi, pour un chauffage effectué à 60 °C sur une durée de 30 minutes, 40 % environ de la myoglobine est dénaturée sans relargage de fer. Si la cuisson est poursuivie pendant 90 minutes, 60 % de la myoglobine est dénaturée, sans autre effet. Pour une même durée mais en appliquant un chauffage à 80 °C, plus de 95 % de la myoglobine est dénaturée, et une augmentation de plus de 25 % de fer non héminique est observée. Cependant, nous n'avons pas d'informations sur la libération de l'hème seul.

Récemment, Grünwald et Richards (2006) ont démontré que l'oxydation lipidique était davantage favorisée par le fer sous forme héminique que par le mécanisme d'auto-oxydation de la myoglobine, formant soit l'anion superoxyde ($O_2^{\circ-}$), soit un radical peroxyl (°OOH) selon qu'il s'agit de la myoglobine réduite ou oxygénée.

Oxydation des lipides lors de la cuisson de la viande

L'oxydation des lipides est un phénomène qui se déroule en plusieurs étapes (initiation, propagation, terminaison). Les premières étapes qui conduisent à la formation de diènes conjugués puis de peroxydes lipidiques sont en général trop fugaces pour être mesurées dans les viandes. La phase finale de la peroxydation lipidique conduit à la production d'aldéhydes volatils (comme l'acétaldéhyde) ou non volatils (comme le malondialdéhyde ou les alkénals). La mesure des aldéhydes est le plus souvent utilisée pour évaluer la peroxydation lipidique dans les viandes en cours de conservation (Gatellier *et al.,* 2001 ; 2005 ; Santé-Lhoutellier *et al.,* 2008c). La technique de piégeage des aldéhydes à l'acide thiobarbiturique (TBA), bien que critiquée pour son manque de spécificité, reste la technique la plus utilisée pour sa simplicité et sa rapidité de mise en œuvre dans la mesure de l'oxydation lipidique des viandes. Nous avons montré que cette technique au TBA n'était pas adaptée à la mesure de l'oxydation des lipides lors de la cuisson de la viande (Gatellier *et al.,* 2009b). En effet, on observe, lors du traitement thermique, une évolution biphasique des substances réactives au TBA (SR-TBA) avec le temps de chauffage qui rend difficile la détermination du niveau de peroxydation. L'augmentation des SR-TBA, observée dans un premier temps, traduit la production d'aldéhydes issus de la peroxydation lipidique. La diminution observée ensuite est due à la fixation d'une partie de ces aldéhydes

Muscle_Viande.indd 203 07/09/2010 12:53:04

sur les fonctions amines ou thiols des protéines, empêchant de ce fait leur réaction avec le TBA. Les produits ainsi formés par cette interaction protéine-aldéhyde sont des bases de Schiff, précurseurs des réactions de Maillard et d'Amadori conduisant au brunissement des viandes cuites. Ces bases de Schiff sont des composés fluorescents qui présentent des spectres caractéristiques d'excitation et d'émission dans le visible. Lorsqu'elles font intervenir des aldéhydes divalents comme le malondialdéhyde (MDA), principal composé aldéhydique formé lors de l'oxydation des lipides, les bases de Schiff peuvent entraîner des pontages entre chaînes polypeptidiques (P-NH2) (figure 15.2) conduisant ainsi à l'agrégation des protéines (Promeyrat *et al.,* 2009).

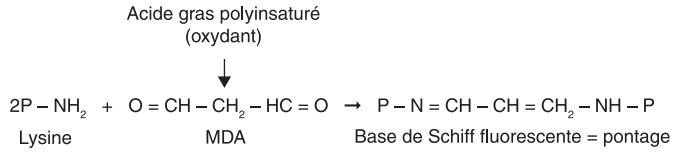

Figure 15.2. Effets des bases de Schiff dans le pontage des chaînes polypeptidiques conduisant à l'agrégation des protéines.

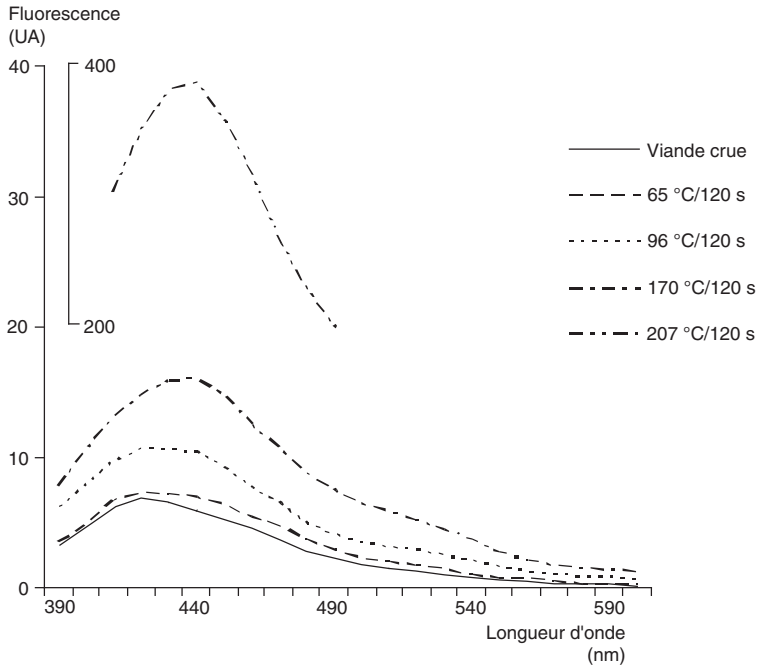

Figure 15.3. Effet de la cuisson sur la formation des bases de Schiff (mesurées par émission de fluorescence après excitation à 360 nm) dans le muscle *Longissimus thoracis* de bœuf (Gatellier *et al.,* 2009b).

Nous avons utilisé les propriétés fluorescentes de ces produits pour évaluer l'oxydation des lipides dans la viande bovine lors d'une cuisson expérimentale (Gatellier *et al.,* 2009b). Dans cette expérience, des coupes de viande d'une épaisseur de

Muscle_Viande.indd 204 07/09/2010 12:53:04

2 millimètres étaient traitées par vapeur surchauffée, sur une durée maximale de 5 minutes. Trois conditions de chauffage ont été testées qui conduisaient à des températures de surface constantes (65 °C et 96 °C) pendant les 5 minutes ou croissantes (123 °C, 141 °C, 170 °C et 207 °C) après respectivement 30 secondes, 60 s, 120 s et 300 s de chauffage. Après extraction des pigments fluorescents par un mélange de solvants (eau/dichlorométhane/éthanol), les spectres d'émission de fluorescence de ces produits ont été enregistrés.

La figure 15.3 montre une augmentation importante de l'émission de fluorescence des extraits de viande en relation avec la température et le temps de cuisson. Dans cette étude, le traitement à 65 °C n'entraînait aucune production notable de composés fluorescents, alors que les traitements à haute température (de 96 °C à 207 °C) étaient responsables d'une augmentation importante de l'émission de fluorescence des extraits de viande. La fluorescence étant une technique très sensible et très spécifique (chaque chromophore ayant des longueurs d'onde d'excitation et d'émission spécifiques), nous préconisons cette technique pour l'évaluation de l'oxydation lipidique dans les viandes cuites.

Dans le cadre d'un programme portant sur l'effet de la supplémentation alimentaire en lipides polyinsaturés des bovins (projet Lipivimus de l'Agence nationale de la recherche) sur la qualité de la viande, nous avons évalué, par cette technique de fluorescence, l'oxydation des lipides de la viande cuite (muscle LT). Le même protocole de cuisson expérimentale que décrit précédemment a été utilisé.

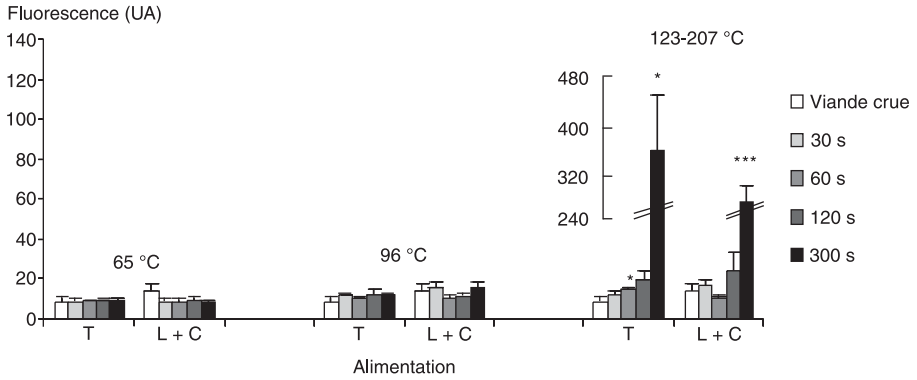

Figure 15.4. Effet de la supplémentation en lipides (40 g/j) de la ration (T = témoin ; L + C = graines lin + colza) chez la vache de réforme Normande en finition sur la formation des bases de Schiff dans la viande cuite (muscle *Longissimus thoracis* de bœuf). Les astérisques quantifient statistiquement les différences par rapport à la viande crue (* : $P < 0{,}05$; *** : $P < 0{,}001$) (d'après Gatellier *et al.,* données non publiées).

La figure 15.4 montre bien l'effet du couple temps/température sur l'intensité de fluorescence, mais ne révèle pas de différence de fluorescence significative entre le lot témoin – ration à base d'aliment concentré (70 %) et de paille (30 %) – et les lots expérimentés composés de la même ration supplémentée en lipides (40 g/kg aliment/j) par un mélange de graines extrudées de colza (66 %) et de lin (33 %). Ce résultat montre donc qu'il est possible d'enrichir la viande bovine en acides gras polyinsaturés n-3 dans des proportions raisonnables (0,7 % des acides gras

Muscle_Viande.indd 205 07/09/2010 12:53:04

totaux) (Habeanu *et al.,* 2008), sans augmenter pour autant le degré d'oxydation des lipides lors de la cuisson. Ceci même sans ajout de forte quantité de vitamine E à l'alimentation des animaux comme cela est souvent pratiqué en parallèle de la supplémentation en acides gras polyinsaturés (résultats en cours de publication).

Oxydation des protéines lors de la cuisson de la viande

Pour illustrer l'oxydation des protéines lors de la cuisson des viandes, nous présenterons ici l'évolution des trois catégories d'acides aminés les plus sensibles à l'oxydation en relation avec le couple temps/température. Ces études ont été réalisées avec les mêmes viandes enrichies ou non en lipides polyinsaturés et dans les conditions de cuisson expérimentales décrites au chapitre quatorze « Stabilité oxydative et qualités des viandes ».

Oxydation des acides aminés basiques

Les acides aminés basiques (lysine, histidine, arginine) qui présentent des fonctions amines (NH ou NH2) sur leurs chaînes latérales sont particulièrement sensibles à l'oxydation. En présence de métaux (fer ou cuivre), ils subissent une désamination oxydative conduisant à la formation d'un groupement carbonyle. Ces acides aminés basiques étant des acides aminés essentiels, la formation des groupements carbonyles entraîne une perte importante de la qualité nutritionnelle des viandes. D'autre part, ces groupements carbonyles peuvent réagir avec des fonctions amines non oxydées de la lysine pour former des liaisons amides (-CO-NH-). Ces liaisons amides, lorsqu'elles se forment entre des chaînes peptidiques différentes, peuvent conduire à la polymérisation et à l'agrégation des protéines (Morzel *et al.,* 2006), diminuant ainsi leur digestibilité. La figure 15.5 montre la production des groupements carbonyles lors de la cuisson de la viande.

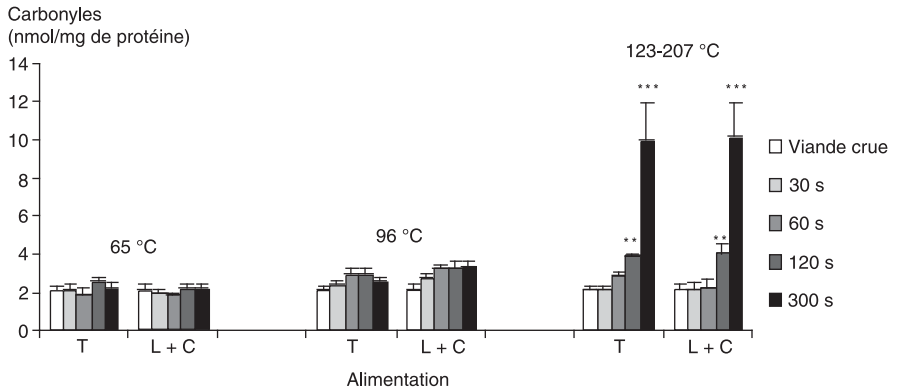

Figure 15.5. Effet de la supplémentation en lipides (40 g/j) de la ration (T = témoin ; L + C = graines lin + colza) chez la vache de réforme Normande en finition sur la formation des groupements carbonyles dans la viande cuite (muscle *Longissimus thoracis* de bœuf). Les astérisques quantifient statistiquement les différences par rapport à la viande crue (** : $P < 0{,}01$; *** : $P < 0{,}001$) (d'après Gatellier *et al.,* données non publiées).

Muscle_Viande.indd 206 07/09/2010 12:53:04

Comme dans le cas de l'oxydation des lipides évaluée par fluorescence, nous observons une production de carbonyles dépendante des conditions de cuisson. La cuisson à 65 °C n'entraîne aucune production de carbonyles, alors qu'à partir de 96 °C une augmentation importante de ces composés est observée. Le taux de carbonyles peut être multiplié par cinq dans le cas des conditions de cuisson les plus sévères (correspondant à une température de surface de 207 °C). Par contre, comme pour l'oxydation lipidique, aucun effet de la supplémentation en lipides polyinsaturés n'a été observé lors du traitement thermique.

Oxydation des acides aminés aromatiques

Les acides aminés aromatiques (phénylalanine, tyrosine et tryptophane) sont aussi particulièrement sensibles à l'oxydation, en subissant des réactions d'hydroxylation sur les noyaux aromatiques. La phénylalanine et la tyrosine peuvent être oxydées en L-dihydroxyphénylalanine (L-DOPA) ou L-trihydroxyphénylalanine (L-TOPA), ces deux produits d'oxydation étant, dans certaines conditions, potentiellement des composés mutagènes (Husain et Hadi, 1995 ; Spencer *et al.,* 1994). L'oxydation de deux tyrosines voisines peut conduire aussi à la formation de dityrosine (Morzel *et al.,* 2006). La dityrosine (Tyr-O-O-Tyr), quand elle se forme à partir de deux chaînes peptidiques différentes, est un facteur important de polymérisation et d'agrégation des protéines. Nous avons montré, dans une étude récente (Promeyrat *et al.,* 2009), que l'oxydation de la tyrosine était fortement corrélée aux paramètres caractérisant l'agrégation des protéines induite par la cuisson de la viande. Le tryptophane est oxydé en hydroxytryptophane. Ce composé ne présente pas de caractère particulier de toxicité sur la santé humaine. Au contraire, c'est le précurseur de la sérotonine, hormone impliquée dans le bon fonctionnement du système nerveux. Par contre, les métabolites de l'hydroxytryptophane (hydroxyindole, hydroxytryptamine et hydroxykinurénine) formés en milieu très oxydant présentent une activité mutagénique élevée (Hashizume *et al.,* 1991). Enfin, la perte de ces acides aminés par oxydation conduit aussi à une dégradation de la valeur nutritionnelle des viandes. La phénylalanine et le tryptophane sont en effet des acides aminés essentiels et la tyrosine, qui est normalement synthétisée à partir de la phénylalanine, peut dans le cas de sujets atteints de phénylcétonurie, devenir un acide aminé essentiel. Nous avons étudié la stabilité à la cuisson de ces trois acides aminés dans le muscle LT dans le cadre du programme Lipivimus. La figure 15.6 montre une dégradation importante de la tyrosine avec le temps de cuisson, et ceci même aux plus basses températures.

Dans le cas du chauffage à 207 °C, une diminution de plus de 80 % du taux de tyrosine a été mesurée. En revanche, la phénylalanine et le tryptophane se sont montrés plus stables à la cuisson, et leur dégradation n'a pu être observée qu'à partir de 207 °C.

Comme pour les groupements carbonyles, aucun effet de la supplémentation en lipides polyinsaturés des animaux sur la teneur en acides aminés aromatiques n'a été observé. Ces résultats montrent qu'un enrichissement modéré des viandes en lipides polyinsaturés peut être obtenu sans conséquences négatives sur la qualité nutritionnelle des protéines après cuisson.

Muscle_Viande.indd 207 07/09/2010 12:53:04

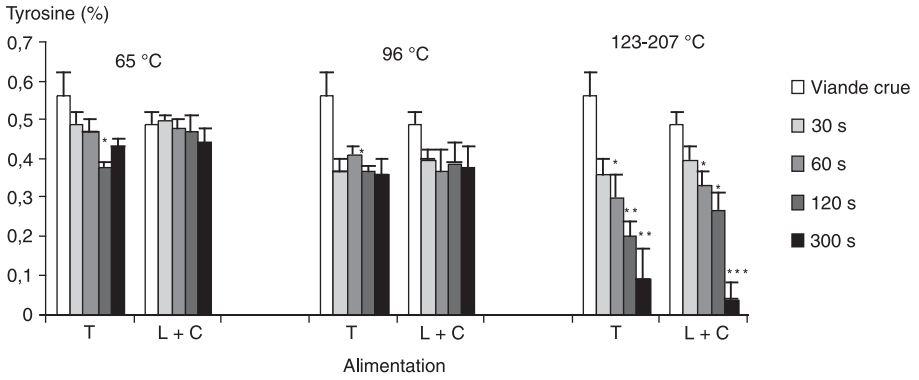

Figure 15.6. Effet de la supplémentation en lipides (40 g/j) de la ration (T = témoin ; L + C = graines lin + colza) chez la vache de réforme Normande en finition sur la teneur en tyrosine de la viande cuite (muscle *Longissimus thoracis* de bœuf). Les astérisques quantifient statistiquement les différences par rapport à la viande crue (* : $P < 0{,}05$; ** : $P < 0{,}01$; *** : $P < 0{,}001$) (Gatellier *et al.,* données non publiées).

Oxydation de la cystéine

La cystéine n'est pas un acide aminé essentiel, sauf chez les personnes ne pouvant synthétiser la cystéine à partir de son précurseur, l'homocystéine. Par contre, lorsqu'il s'oxyde, cet acide aminé présente la propriété de former des ponts disulfures (Cys-S-S-Cys) entre les chaînes peptidiques. Ces ponts disulfures, lorsqu'ils sont formés entre des protéines différentes, peuvent conduire (au même titre que les ponts dityrosines) à l'agrégation des protéines (Morzel *et al.,* 2006). La figure 15.7 montre une grande stabilité de la cystéine lors de la cuisson à basse température (65 °C).

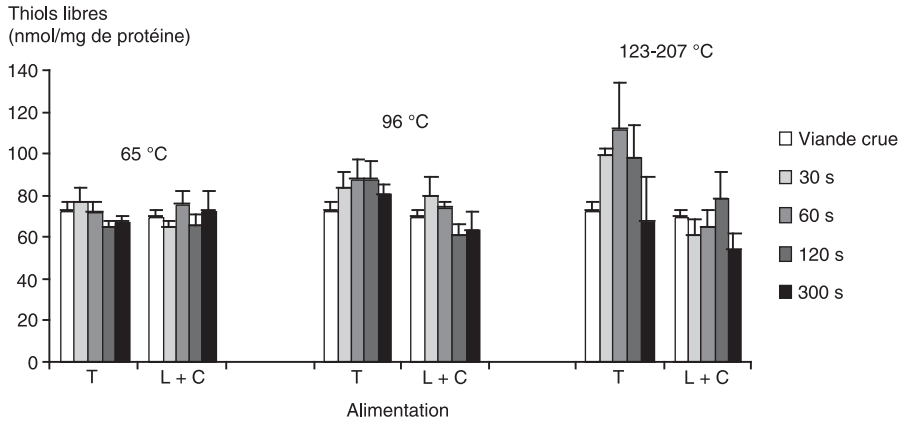

Figure 15.7. Effet de la supplémentation en lipides (40 g/j) de la ration (T = témoin ; L + C = graines lin + colza) chez la vache de réforme Normande en finition sur la teneur en thiols libres de la viande cuite (muscle *Longissimus thoracis* de bœuf) (Gatellier *et al.,* données non publiées).

Muscle_Viande.indd 208 07/09/2010 12:53:04

Par contre, on peut observer à partir de 96 °C une évolution importante et d'allure biphasique de la teneur en thiols libres avec le temps de cuisson. L'augmentation initiale des thiols libres correspond à un début de dénaturation thermique qui rend les résidus cystéines (préalablement enfouis dans la protéine) plus accessibles au réactif de dosage. Dans un deuxième temps, la production massive de radicaux libres entraîne l'oxydation des thiols. Contrairement aux études précédentes, un effet significatif de l'alimentation des animaux a pu être observé. Avec les animaux supplémentés en lipides riches en AGPI n-3, les niveaux de thiols libres sont systématiquement plus faibles que ceux des animaux témoins, le phénomène étant particulièrement marqué aux températures de cuisson les plus élevées. Cependant, du fait de l'évolution biphasique de ces composés, il est difficile de dire si le phénomène observé est dû à une dénaturation initiale plus faible ou à une oxydation finale plus intense dans le cas des viandes enrichies en AGPI.

Conclusion

Ces premières études menées sur la cuisson de la viande bovine montrent que les traitements thermiques entraînent une oxydation importante à la fois des lipides et des protéines. Cette oxydation augmente avec le temps et la température de cuisson. Ces données devront être prises en compte par les professionnels de santé et par les nutritionnistes qui se basent, pour l'établissement des régimes ou des menus, sur des tables nutritionnelles établies à partir de la viande crue. D'autre part, ces études montrent que, du fait de l'implication de ces phénomènes d'oxydation dans les qualités sanitaires et nutritionnelles des produits, il est souhaitable de privilégier des conditions de cuisson qui minimisent l'oxydation. Pour cela, les cuissons de la viande à basse température et sans doute plus longues sont à préconiser. Les études portant sur la modélisation des cinétiques de cuisson et des transferts de chaleur, actuellement en cours dans l'unité Qualité des produits animaux de l'Inra, permettront d'extrapoler les résultats obtenus en conditions expérimentales sur petits échantillons à des conditions pratiques de cuissons industrielles ou ménagères. D'autre part, des études de digestibilité des produits cuits, réalisées tant *in vitro* qu'*in vivo* chez des animaux modèles pour l'homme comme le porc et chez l'homme lui-même, permettront de mieux comprendre les relations entre oxydation, agrégation et reconnaissance des protéines de la viande par les enzymes de la digestion. Ces études devraient permettre de déterminer les conditions optimales de cuisson de la viande en matière de qualité nutritionnelle et de biodisponibilité des nutriments.

Muscle_Viande.indd 209 07/09/2010 12:53:04

Chapitre 16

Effet des traitements technologiques sur les qualités des viandes

Thierry Astruc, Stéphane Portanguen,
Samuel Oillic et Alain Kondjoyan

Introduction

De manière générale, les transformations visent à améliorer les qualités sanitaires, technologiques et sensorielles des produits et à augmenter leur durée de conservation. Il est possible de les classer en deux grandes catégories : les transformations à basse et à haute température. Les transformations à basse température comprennent la congélation, la réfrigération, le séchage-fumage, les traitements mécaniques comme la découpe et le hachage, les traitements chimiques comme le salage, le marinage. Les transformations à haute température comprennent les cuissons industrielles ou domestiques et les opérations de pasteurisation ou de stérilisation.

En Europe, les viandes de ruminants sont industriellement moins transformées que les viandes de porc ou de volaille. Elles sont le plus souvent vendues à l'état frais à l'issue de l'abattage, de la réfrigération et de la découpe ; les viandes les plus dures ou provenant des bas morceaux étant quant à elles hachées (steaks hachés de bœuf, merguez à base de viande d'agneau, etc.). Certains morceaux entiers ou hachés peuvent aussi être vendus à l'état congelé (steaks hachés, gigots d'agneau, etc.). La préparation des viandes et leur cuisson s'effectuent le plus souvent à l'échelle domestique. Toutefois, l'augmentation de la vente de plats préparés conduit de plus en plus vers un transfert à l'échelle industrielle d'opérations autrefois exclusivement effectuées à l'échelle domestique (cuisson, marinage, formulation, etc.).

Muscle_Viande.indd 211 07/09/2010 12:53:05

Les transformations à basse température

Réfrigération et congélation

Ces procédés permettent de conserver les produits carnés en ralentissant ou en stoppant le développement bactérien et l'oxydation des viandes. En France, la réfrigération des carcasses s'effectue par l'air et s'accompagne d'une évaporation d'eau en provenance du produit. Cette perte de poids, préjudiciable aux rendements industriels, peut être limitée en appliquant des phases à très basse température (Kondjoyan et Daudin, 1997). Le stockage des viandes réfrigérées est indispensable à la maturation des viandes de bœuf et d'agneau, car l'action protéolytique d'enzymes endogènes attendrit le produit. Les objectifs de la filière viande visent à allonger les durées de conservation des viandes réfrigérées en limitant au maximum la prolifération bactérienne. Dans cette optique, la réfrigération s'accompagne souvent d'un conditionnement « sous vide » ou « sous atmosphère modifiée ».

La congélation autorise des durées de conservation de plusieurs mois. La formation de cristaux de glace dans le tissu conduit cependant à des modifications structurales qui s'accompagnent de perforations membranaires fréquentes (Ngapo *et al.,* 1999). Ce phénomène réduit le pouvoir de rétention d'eau qui se traduit par d'importantes exsudations lors de la décongélation (Ngapo *et al.,* 1999) et favorise alors la prolifération bactérienne.

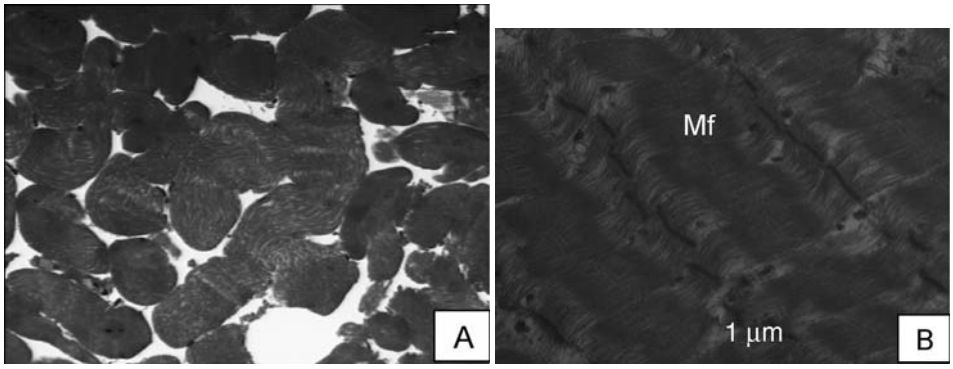

Figure 16.1. Effet du hachage sur la morphologie des fibres musculaires (A) et des myofibrilles (B) montrant la modification d'orientation des fibres et l'apparition d'« ondulations » dans la structure. Fi : Fibres musculaires, Mf : myofibrilles.

Hachage

Le hachage des viandes est une pratique courante qui permet de valoriser des muscles de faible valeur économique riches en tissu conjonctif. Après le hachage, les particules de gras sont mélangées aux particules de viande maigre, dans des proportions préalablement déterminées. Chacune des étapes de la préparation modifie sensiblement la structure du produit. Les contraintes mécaniques subies par les viandes au cours du hachage et du malaxage provoquent d'importants changements de la structure du tissu musculaire (Astruc *et al.,* 2006 ; 2008). Les modifications structurales

Muscle_Viande.indd 212 07/09/2010 12:53:05

des particules de viande sont très dépendantes des caractéristiques des grilles et des conditions de hachage et de formage (Ripoche *et al.,* 2001. L'interaction hachage/malaxage modifie l'orientation des fibres musculaires et des myofibrilles, sans pour autant dénaturer sensiblement les protéines myofibrillaires (figure 16.1). La structure peut évoluer sous la forme d'« ondulations » à la fois des fibres, des myofibrilles et des sarcomères. Ce procédé favorise les développements bactériens, ce qui fait des viandes hachées des produits particulièrement sensibles sur le plan sanitaire. Leur durée de conservation est courte, et les contrôles bactériologiques sont de rigueur.

Salage

Le salage des viandes stoppe les développements bactériens en diminuant l'activité de l'eau dans le produit. D'une façon générale, le salage des viandes réduit les pertes de jus à la cuisson (Offer et Knight, 1988) et déstructure partiellement le produit, améliorant par conséquent sa jutosité et sa texture.

Dans les produits carnés, le chlorure de sodium (NaCl) peut être ajouté sous forme solide (sel sec) ou sous forme de saumure. Le sel sec est essentiellement utilisé dans la préparation des viandes séchées (jambons secs, poissons séchés, etc.), mais aussi dans la confection de chairs à saucisse, de merguez, où le sel est ajouté au cours du malaxage. Certains produits de charcuterie, comme le jambon cuit, soumis à une phase supplémentaire de cuisson, sont préalablement saumurés (action d'un mélange sel/eau).

L'addition de chlorure de sodium à la préparation augmente la force ionique du milieu et conduit à la dénaturation partielle de protéines fibreuses dans des proportions dépendant de la teneur en NaCl (Astruc *et al.,* 2006 ; 2008 ; Labas *et al.,* 2006). Cette solubilisation affecte la structure des composants tissulaires avec des répercussions sur la texture. La solubilisation des protéines sarcoplasmiques favorise, par exemple, la cohésion des muscles dans des produits de charcuteries cuites (jambons blancs, jambons de volailles, etc.).

De récentes études basées sur des approches d'imagerie cellulaire indiquent que le niveau de salage n'est pas homogène dans les préparations de viandes hachées salées au sel sec, malgré un malaxage rigoureux. L'étude histologique de viandes hachées salées permet de détecter des zones où la structure fibreuse des cellules musculaires a totalement disparu, alors que d'autres zones sont peu modifiées. Il est vraisemblable que les régions les plus déstructurées soient situées à proximité des cristaux de sel, avec des teneurs en NaCl localement très élevées.

Par ailleurs, le taux de sel nécessaire à une amorce de dénaturation des protéines myofibrillaires est plus faible pour les fibres à contraction rapide que pour les fibres à contraction lente (Parson et Knight, 1990 ; Xiong et Brekke, 1991). Ce phénomène peut expliquer en partie la variabilité d'évolution structurale observée entre muscles provenant d'espèces différentes (Astruc *et al.,* 2008). De plus, le niveau de protéolyse *post mortem* facilite probablement le processus de dénaturation par le chlorure de sodium.

Enfin, les trames de tissu conjonctif modulent la diffusion du NaCl dans le muscle (figure 16.2).

Muscle_Viande.indd 213 07/09/2010 12:53:05

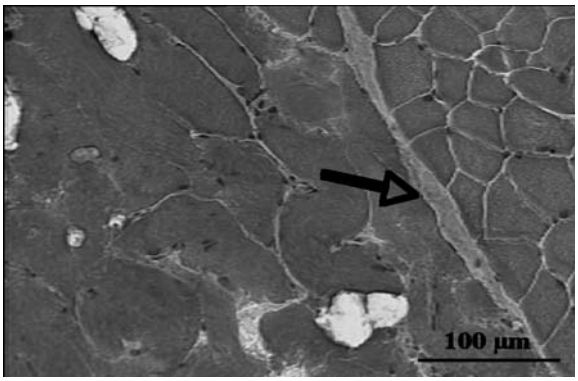

Figure 16.2. Effet des trames conjonctives (flèche). La partie située à gauche de la trame de périmysium est déstructurée, alors que la morphologie des fibres musculaires coupées transversalement est bien conservée. Cette observation suggère un effet « barrière » des trames conjonctives à la diffusion du sel.

Le marinage des viandes de bœuf ou d'agneau est encore peu effectué industriellement. En incubant des viandes dans des solutions dont le pH s'éloigne du point isoélectrique des protéines myofibrillaires, situé autour de 5,5, la charge globale des protéines de viande est modifiée.

Les chaînes protéiques s'éloignent les unes des autres, libérant de l'espace pour retenir l'eau dans le produit. Le marinage, augmente donc par ce mécanisme, le pouvoir de rétention d'eau des viandes (Offer et Knight, 1988). Un marinage acide dénature le tissu conjonctif dont la résistance mécanique diminue, ce qui augmente par conséquent la tendreté de la viande.

La cuisson des viandes

La cuisson améliore les qualités sanitaires des viandes en détruisant les micro-organismes pathogènes. Elle influe également sur les qualités sensorielles et toxico-nutritionnelles des produits carnés. C'est ce dernier aspect qui est développé ici.

Cuisson, texture et pouvoir de rétention d'eau

Le chauffage des viandes de bovins et d'ovins provoque une contraction du collagène et des protéines myofibrillaires, qui apparaît de manière marquée pour des températures comprises entre 55 °C et 65 °C (Palka et Daun, 1999 ; Tornberg, 2005). La contraction est à la fois longitudinale et latérale (Bendall et Restall, 1983 ; Tornberg, 2005). Lorsque le traitement thermique est long et s'effectue à température élevée, le collagène se solubilise.

La contraction collagénique et myofibrillaire s'accompagne de l'expulsion de jus, d'une diminution de la jutosité du produit et d'une augmentation de sa dureté, tandis que la solubilisation du collagène réduit la résistance mécanique des muscles et améliore la tendreté du produit cuit (Bouton et Harris, 1981). Cette perte de

Muscle_Viande.indd 214 07/09/2010 12:53:05

jus réduit la masse et le volume de l'échantillon et diminue donc le rendement technologique de l'opération de cuisson.

La perte de jus résulte de plusieurs phénomènes liés au chauffage :
– le transfert de chaleur dans le produit, influencé par les conditions de chauffage et par la géométrie de la pièce de viande ;
– la déliaison eau-protéines, qui dépend directement du temps de chauffage et de la température ;
– la migration du jus de l'intérieur vers l'extérieur des cellules musculaires, puis du centre vers la périphérie de la pièce de viande.

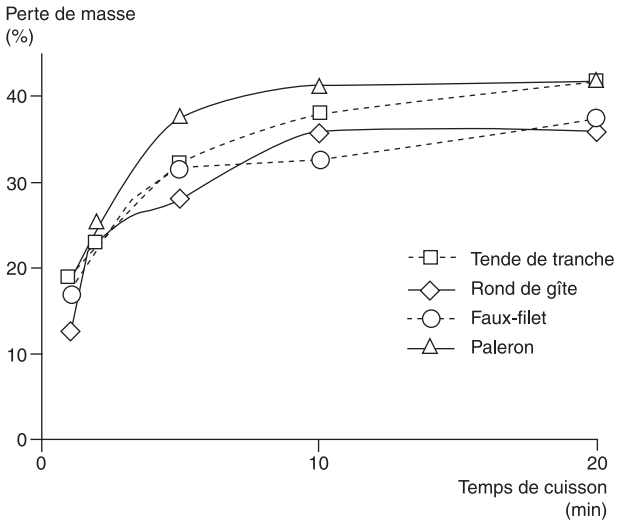

Figure 16.3. Perte maximale à la cuisson de pièces de tende de tranche de bœuf, cuites sans évaporation, en fonction de la température de cuisson.

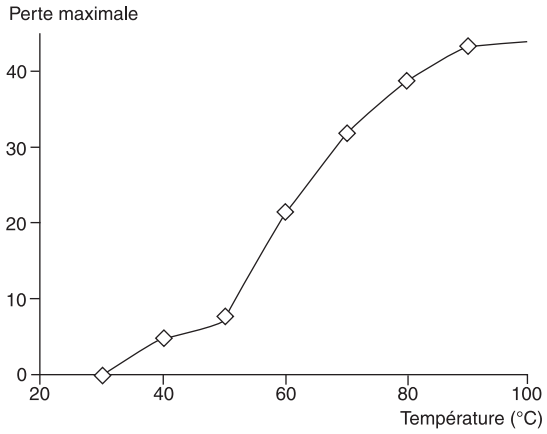

Figure 16.4. Cinétiques de perte à la cuisson, à 70 °C, sans évaporation, sur des cubes de viande de bœuf d'un centimètre de côté prélevés dans différents muscles : *Semimembranosus* (tende de tranche), *Semitendinosus* (rond de gîte), *Longissimus thoracis* (faux-filet), *Infraspinosus* (paleron).

Muscle_Viande.indd 215 07/09/2010 12:53:06

Les pertes de jus à la cuisson dépendent aussi de l'histoire antérieure du produit cru : des conditions d'abattage, de l'entrée en *rigor* et de la maturation. Il a été montré que les viandes ayant subi une « contracture au froid » perdent beaucoup plus de jus à la cuisson que celles ayant été soumises à des conditions « normales » d'abattage et de refroidissement. Les résultats expérimentaux montrent que pour un muscle donné, la perte maximale que peut subir la pièce de viande n'est fonction que de la température finale de cuisson (Larroche, 1982). La majeure partie du jus est perdue quand la température maximale de la viande est comprise entre 50 °C et 75-80 °C (figure 16.3).

Un travail récent montre qu'il est possible de prédire l'évolution de la perte de jus en fonction du temps de cuisson en utilisant un modèle mathématique simple, à condition que le muscle ait été refroidi et maturé dans des conditions standardisées. Les paramètres du modèle et les pertes à la cuisson dépendent du type de muscle. La figure 16.4 montre les écarts de perte à la cuisson mesurés sur quatre types de muscles. À 70 °C, le paleron perd plus de jus que le rond de gîte et autant que la tende de tranche. Mais la cinétique de perte de jus est beaucoup plus lente sur la tende de tranche que sur le paleron (Oillic *et al.,* 2009).

Cuisson et couleur

La couleur de la viande de bœuf a un impact majeur sur le ressenti du consommateur. Une couleur inhabituelle (trop sombre ou trop claire), même lorsqu'elle n'est pas liée à un problème sanitaire, inhibe l'achat et la consommation de viande. Un travail récent a été conduit pour évaluer l'effet de l'apport d'acides gras polyinsaturés dans l'alimentation de vaches normandes de 18 mois[1] sur la couleur de la viande cuite. La viande avait été maturée pendant 12 jours sous vide et sous forme de muscle entier et avait, dans certains cas, été marinée (chlorure de sodium, acétate, lactate de calcium, acide ascorbique) puis congelée. Trois muscles ont été considérés : le faux-filet (*Longissimus thoraci)*, le rond de gîte (*Semitendinosus)* et la tranche (*Semimembranosus*). La viande était cuite à trois températures compatibles avec celles rencontrées en pratique : 66 °C, 98 °C et 205 °C ; cette dernière température étant rencontrée en surface du produit lors du « poêlage », du rôtissage ou du grillage des viandes. L'espace de couleur L*a*b* (système CIE Lab) a été choisi pour objectiver la perception de la couleur perçue par l'œil humain (Sirost, 2007). Les variations de la couleur en fonction du temps de cuisson ont été mesurées dans des conditions telles que la température de la viande pouvait être considérée comme homogène (Kondjoyan et Portanguen, 2008). Seules les évolutions des paramètres L* (variation blanc/noir) et a* (variation rouge/vert) sont discutées par la suite, car la variation de b* (jaune/bleu) était comparativement faible. De plus, mis à part pour la viande de porc, b* n'est pas considéré comme un bon indicateur de la couleur des viandes (Mancini et Hunt, 2005 ; Portanguen *et al.,* 2009).

1. Projet ANR Lipivimus (coordination Dominique Bauchart INRA-URH) étudiant les effets sur le métabolisme des muscles et la qualité nutritionnelle et sensorielle des viandes chez le bovin en finition recevant des rations à base d'aliment concentré et de paille, enrichies ou non en graines de lin extrudées (source d'acides gras polyinsaturés n-3) et/ou de vitamine E et de sources végétales riches en antioxydants.

Muscle_Viande.indd 216 07/09/2010 12:53:06

Les résultats montrent que l'introduction de régimes alimentaires enrichis en acides gras polyinsaturés (AGPI), avec addition ou non d'antioxydants, ne change pas la couleur de la viande cuite par rapport à celle d'une viande témoin non supplémentée en AGPI. Par contre, le marinage change la couleur de la viande crue dans les zones où la marinade a pénétré le morceau. L'effet du marinage sur la couleur est encore observable après la cuisson lorsque le temps de traitement est court. L'analyse statistique des résultats montre que, pour une température donnée, les changements de couleur de la viande cuite sont essentiellement liés au temps de traitement, et non au type de muscle ou au régime alimentaire des animaux. Les paramètres L* et a* sont corrélés mais de façon inverse, quand L* augmente, a* diminue simultanément, quel que soit le traitement, le régime alimentaire ou le type de muscle. Les évolutions des paramètres L* et a* sont représentées sur les figures 16.5a et 16.5b sous forme normalisée L*/L*0 et a*/a*0 pour s'affranchir d'éventuelles différences de couleur liées aux animaux (L*0 et a*0 étant les valeurs mesurées sur la viande crue juste avant cuisson).

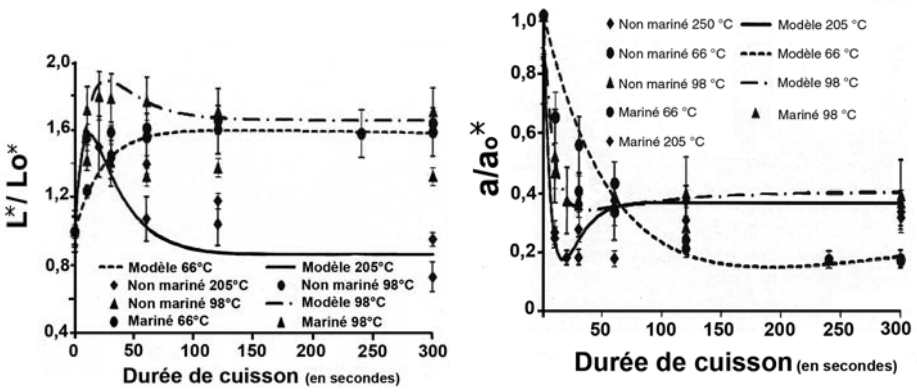

Figure 16.5. Évolution de L*/L*0 (a) et de a*/a*0 (b) en fonction du temps de cuisson et de la température de viandes marinées et non marinées. Comparaison avec les valeurs prédites par le modèle (d'après Portanguen *et al.,* 2009).

Les valeurs présentées sur les figures 16.5a et 16.5b proviennent des résultats moyens obtenus pour chaque régime alimentaire, chaque muscle et chaque couple temps/température. Les écarts types représentés par les barres d'erreur correspondent à l'ensemble de ces données (Portanguen *et al.,* 2009).

Pour une température de 60 °C, la valeur de L* augmente avec le temps de cuisson, tandis que celle de a* diminue. Pour les températures plus élevées, L* et a* atteignent respectivement un maximum et un minimum avant d'évoluer en sens inverse de leur variation initiale. Ces variations peuvent être modélisées en considérant l'évolution des paramètres comme étant issue de deux réactions successives. L'évolution de L* et de a* dépend aussi de l'activité de l'eau du produit, qui n'est pour le moment pas prise en compte dans le modèle de couleur.

D'un point de vue visuel, les variations des paramètres de couleur se traduisent par l'apparition de différences de tonalités chromatiques allant du blanc gris au marron brun et finalement au noir pour certains traitements. Ces changements de couleur

Muscle_Viande.indd 217 07/09/2010 12:53:06

sont connus pour être associés à des réactions biochimiques. Le blanchiment est principalement associé à la dénaturation de la myoglobine (Lawrie, 1985), alors que le brunissement et le noircissement sont associés au premier stade (complexation des protéines et des sucres) et au dernier stade (synthèse de mélanoïdes) de la réaction de Maillard.

En conclusion, il apparaît que les procédés de cuisson ou de marinage ont un effet prépondérant sur la couleur de viande transformée, tandis que la supplémentation des animaux en lipides insaturés n'influence pas cette couleur. Ce dernier résultat peut être considéré comme positif puisque la viande bœuf pourrait être améliorée nutritionnellement parlant sans que son aspect visuel n'en soit altéré. D'autre part, le modèle développé devrait permettre aux professionnels de mieux contrôler l'évolution de la couleur en cours de cuisson.

Cuisson et génération de composés carcinogènes

La cuisson des viandes peut générer des composés néoformés préjudiciables à la santé humaine. La surface des produits carnés fumés peut contenir une forte quantité d'hydrocarbures polycycliques aromatiques, potentiellement carcinogènes et présents dans les fumées. Ces composés sont marqués principalement par la présence de benzopyrène (BaP). Ils se rencontrent dans les viandes grillées ou fumées au barbecue à charbon ou à bois. La quantité de BaP dans le produit dépend de la température de la fumée et du temps d'exposition. Le BaP a donc tendance à se concentrer dans les viandes fortement cuites (Kazerouni *et al.,* 2001), mais le barbecue électrique, le poêlage ou le rôtissage peuvent aussi être à l'origine de composés carcinogènes. Dans la viande de bœuf, qui contient de la créatinine, la réaction de Maillard peut conduire à la formation d'amines aromatiques hétérocycliques (AAH) dès que la température du produit est supérieure à 90-100 °C (Skog *et al.,* 1998). Il a été démontré que les AAH ont un pouvoir mutagène important et qu'elles peuvent être responsables de cancers du sein, de la prostate et du côlon, et même causer des dommages cardiaques (Felton *et al.,* 2004 ; Gaubatz, 1997 ; Skog *et al.,* 1998).

Les AAH sont principalement générées en surface du produit, dans la « croûte ». La quantité obtenue dépend directement de la conduite du procédé de cuisson et du matériel utilisé. Mais ces éléments sont difficiles à déterminer précisément, car la température en surface du produit reste méconnue (Knize *et al.,* 1994 ; Murkovic et Pfannhauser, 2000). Cette difficulté à prédire la quantité d'AAH formée en fonction du traitement thermique pose des problèmes d'interprétation dans les études épidémiologiques, où le degré de cuisson est parfois grossièrement apprécié au travers de la couleur de la viande cuite (Rohrmann, 2002 ; Rohrmann et Becker, 2001 ; Rohrmann *et al.,* 2007 ; Sinha *et al.,* 1998). Cette difficulté empêche aussi de déterminer les conditions de cuisson idéales qui conduiraient à une flaveur des viandes grillées ou rôties telle que recherchée par le consommateur tout en minimisant la formation des AAH.

Des expériences ont été effectuées récemment pour prédire la formation des AAH dans des tranches de muscle de bœuf soumises à des jets de vapeur surchauffée ou à des jets d'air sec (Kondjoyan *et al.,* 2010a). La formation des AAH polaires, qui

Muscle_Viande.indd 218 07/09/2010 12:53:07

est faible pour une température de viande inférieure ou égale à 170 °C, s'accroît considérablement jusqu'à des températures de 210 °C-250 °C, puis reste constante pour des températures supérieures. Le temps de traitement a un effet déterminant sur la formation des AAH. La teneur en AAH augmente très fortement pendant les 600 premières secondes de traitement, puis stagne ou diminue en fonction de la nature de l'AAH (figure 16.6a). La formation de certaines AAH est également fortement influencée par la valeur de l'activité de l'eau en surface du produit.

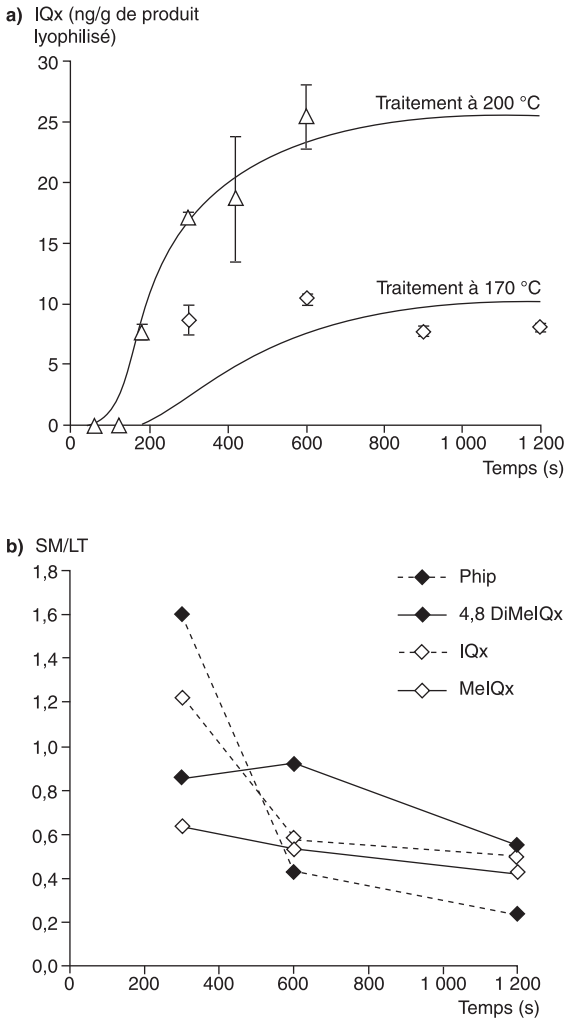

Figure 16.6. (a) Cinétique de formation d'une amine aromatique hétérocyclique (IQx) dans une tranche de viande de bœuf soumise à un jet de vapeur surchauffée. Les points représentent les valeurs expérimentales obtenues à 170 °C (◊) et à 250 °C (Δ). Les traits continus représentent les cinétiques prédites par le modèle. (b) Rapport entre la quantité d'amines aromatiques hétérocycliques formée dans de la tranche de bœuf et celle formée dans du faux-filet de bœuf à 250 °C en fonction de la durée du traitement en secondes (d'après Kondjoyan *et al.,* 2010a).

Muscle_Viande.indd 219 07/09/2010 12:53:07

La quantité d'AAH formée dépend du type de muscle. La comparaison entre la quantité d'AAH formée dans du faux-filet *(Longissimus thoracis)* et de la tranche *(Semimembranosus*) de bœuf est présentée sur la figure 16.6b. Le rapport SM/LT entre les quantités d'AAH formées respectivement dans la tranche et le faux-filet décroît jusqu'à la fin de traitement. Pour le PhIP et l'IQx, le rapport qui est supérieur à 1 après 300 secondes du traitement à 210 °C diminue fortement dès que le traitement dépasse 600 secondes. Pour le MeIQx et le DiMeIQ, le rapport SM/LT diminue également, mais d'une manière plus régulière. Après 1 200 secondes à 210 °C de traitement, le rapport SM/LT est de 0,24 pour le PhIP et compris entre 0,40 et 0,55 pour les trois autres AHH. Le même type de comportement a été observé pour des traitements à 250 °C. La teneur en matière grasse était comparable dans les deux types de muscles, de même que leur pH et leur composition en précurseurs de réactions. L'écart entre les quantités d'AAH formées s'explique donc vraisemblablement par une différence de migration d'eau dans les deux types de muscles qui ont une structure assez différente.

La formation des AAH dans les tranches de faux-filet de bœuf peut être prédite par modèle cinétique du premier ordre et en utilisant des valeurs des constantes énergétiques voisines de celles utilisées pour les jus de viande (Arvidson *et al.,* 1999). Mais les constantes de vitesse et les quantités formées restent différentes dans les deux milieux (Kondjoyan *et al.,* 2010b). Dès que la température avoisine les 200 °C, la quantité de trois des AAH mesurées dans les tranches (4,8-DiMeIQx, IQx et MeIQx) est nettement inférieure à celle prédite à partir des modèles établis pour les jus de viandes tandis que la situation s'inverse pour une de ces AAH (PhIP).

Ce dernier résultat s'explique vraisemblablement par le fait que la formation de cette AAH est favorisée par une activité de l'eau faible et donc par le milieu « tranche » comparé au milieu « jus ». Prédire la quantité des trois premières AAH en se basant sur le modèle établi pour les jus conduit à surestimer de 2 à 10 fois les quantités formées par rapport à celles qui existent réellement dans du faux-filet. Au contraire, le « modèle » jus sous-estime de 1,4 à 5,5 fois la quantité de l'autre AAH (PhIP) formée dans les tranches. En pratique, la prédiction de la quantité d'AAH formées devrait aussi tenir compte de la composition de la sauce ou de la marinade avec laquelle le produit est prétraité et cuit. Les travaux continuent donc pour mieux estimer les risques réellement encourus par le consommateur et trouver des solutions pratiques pour les diminuer, tout en préservant les qualités sensorielles des viandes de bœuf ou d'agneau grillées ou rôties, tant appréciées par le consommateur français.

Cuisson et qualités nutritionnelles

Au cours du chauffage, une partie de l'eau intracellulaire est expulsée dans l'espace extracellulaire, entraînant une partie des micronutriments d'intérêt (fer, zinc, sélénium, vitamines B, etc.) dans les jus de cuisson. Certains de ces micronutriments, comme les vitamines du groupe B, sont également thermosensibles. La cuisson diminue donc la teneur et la biodisponibilité des micronutriments dans les viandes (Ortigues-Marty *et al.,* 2006 ; Purchas *et al.,* 2004). Un chauffage de 100 °C pendant quelques minutes génère une oxydation des acides gras polyinsaturés (Badiani *et al.,*

Muscle_Viande.indd 220 07/09/2010 12:53:07

2002 ; 2004) et des protéines musculaires, les protéines s'agrégeant et devenant moins digestibles (Santé *et al.,* 2008a). L'oxydation des acides aminés basiques produit des groupements carbonyles qui se lient au 2,4-dinitrophenylhydrazine (DNPH).

Une approche basée sur la détection immunohistochimique du DNPH a permis de constater qu'un chauffage rapide (270 °C en 1 min) ou un chauffage de 30 minutes à 100 °C génère des oxydations plus denses à la périphérie qu'à l'intérieur des cellules musculaires (Astruc *et al.,* 2007). L'interaction entre les protéines membranaires et les phospholipides pourrait donc amplifier les réactions d'oxydation.

D'autre part, une étude récente indique que la dénaturation thermique des protéines myofibrillaires conduit à la formation d'agrégats qui sont rejetés contre la paroi cellulaire (figure 16.7). Ces agrégats, probablement porteurs de groupements carbonyles, pourraient également expliquer la densité plus élevée des oxydations à la périphérie des cellules.

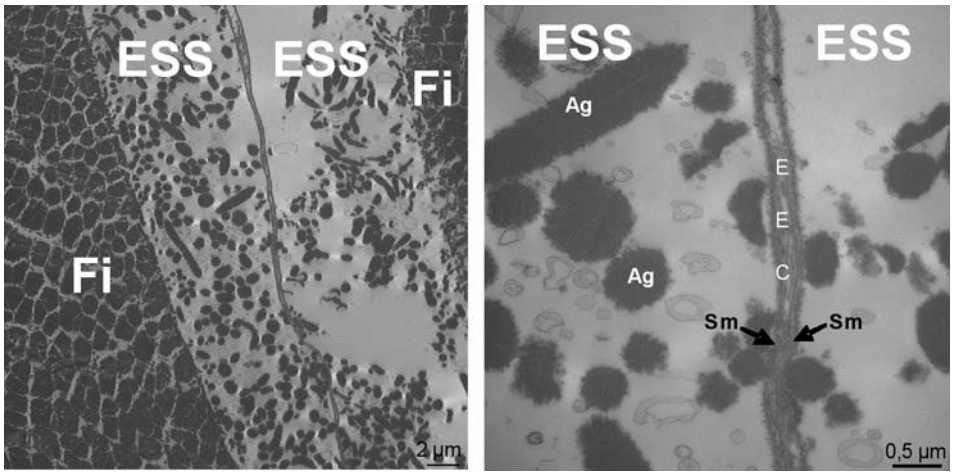

Figure 16.7. Coupe transversale de muscle chauffé à 100 °C pendant 1 heure. Des agrégats sont formés et se répartissent dans l'espace subsarcolemmal. Fi : fibre musculaire. ESS : espace subsarcolemmal. Ag : agrégat. Sm : sarcolemme. EEC : espace extracellulaire (d'après Astruc *et al.,* 2010).

Muscle_Viande.indd 221 07/09/2010 12:53:07

Chapitre 17

Sécurité microbiologique de la viande bovine

Marie Champomier-Vergès, Jamila Anba,
Stéphane Chaillou et Monique Zagorec

Les caractéristiques microbiologiques du muscle et de la viande

S'il est généralement admis que les muscles des animaux sont naturellement stériles, il paraît inévitable qu'ils soient contaminés lors de la transformation du muscle en viande. En effet, après l'abattage des animaux, dès les premières étapes de dépeçage et d'éviscération, les micro-organismes présents sur le cuir et dans le tractus digestif constituent la source principale de contamination de la surface des muscles, qui représentent un substrat de croissance très favorable pour les bactéries. Les différentes étapes ultérieures de découpe et de transformation qui ont lieu tout au long des procédés se révéleront autant d'étapes de contamination possibles par les micro-organismes présents dans l'environnement des ateliers. L'air, les surfaces de travail, les équipements et les manipulateurs constituent ainsi des sources importantes de contamination. Les règles d'hygiène en vigueur, basées notamment sur des approches HACCP (pour *hazard analysis and critical control points*), particulièrement strictes tant au niveau des élevages que des abattoirs, puis des ateliers de découpe, permettent de réduire le niveau de contamination, mais ne peuvent l'abolir complètement.

Plusieurs études mettent en évidence la présence effective de certaines espèces bactériennes responsables de l'altération de la viande ou pathogènes pour l'homme dans l'environnement des ateliers et des abattoirs ou dans les carcasses. Ainsi, Broda *et al.* (2009) ont pu détecter la présence de différentes espèces de clostridies sur des carcasses de mouton et dans les chaînes de fabrication associées. Des résultats similaires ont été observés pour des viandes bovines (Moschonas *et al.,* 2009), et des variations saisonnières du taux de présence de ces espèces ont été observées. Le portage sur le cuir des animaux d'espèces pathogènes telles qu'*Escherichia coli* O157 a également été rapporté (Nastasijevic *et al.,* 2007). Par ailleurs, une contamination

Muscle_Viande.indd 223 07/09/2010 12:53:08

croisée, par le contact entre animaux, a pu être mise en évidence pour des espèces telles que *E. coli* et *Pseudomonas fluorescens* (Collis *et al.,* 2004). Il a de même été montré que certaines espèces comme des salmonelles pouvaient persister dans les environnements des abattoirs ou sur les carcasses, même après des étapes de nettoyage et de désinfection poussées (Small *et al.,* 2006). On peut donc comprendre que, malgré l'application des nécessaires règles d'hygiène, la viande sera contaminée par une grande variété d'espèces bactériennes à un taux initial relativement faible, la nature de la matrice viande et les conditions de sa conservation conditionnant ensuite le développement de cet écosystème microbien (Labadie, 1999). Parmi les espèces bactériennes susceptibles d'être présentes et de s'y développer, celles potentiellement pathogènes pour l'homme ainsi que les flores d'altération peuvent conduire à des défauts d'hygiène, entraînant risque sanitaire ou pertes économiques. D'autres espèces, même en nombre élevé, n'auront pas d'impact sur la qualité de la viande, voire pourront exercer un rôle positif en influençant l'écosystème bactérien de la viande au détriment d'espèces indésirables. Pour apprécier le niveau d'hygiène de la viande, il est donc important de considérer à la fois l'aspect qualitatif (type de bactéries présentes) et quantitatif (niveau de développement des espèces), en gardant à l'esprit qu'un défaut d'hygiène n'est pas toujours associé à un niveau élevé de population bactérienne.

Principales espèces bactériennes de la viande bovine

De nombreuses études concernant l'analyse de la flore microbienne des produits carnés sont disponibles dans la littérature. Cependant, aucune ne rapporte une description exhaustive des différentes espèces présentes et de leur niveau de population. De multiples raisons expliquent les seules données partielles disponibles :

– la plupart des études utilisent des méthodes culturales qui consistent à isoler les espèces bactériennes sur des milieux de cultures adaptés. Ces méthodes permettent de dénombrer des espèces, des genres ou des groupes de bactéries connus, mais pas toujours de discerner précisément certaines espèces. De plus, elles ne dénombrent que des flores majoritaires ;

– la taxonomie bactérienne a considérablement été remodelée au cours des dernières années, ce qui a abouti à la reclassification de nombreuses espèces bactériennes. De même, de nouvelles espèces ont été décrites. Dans ces deux cas, les données bibliographiques antérieures à ces reclassifications ou aux nouvelles identifications sont donc peu fiables, voire erronées. Par exemple, on peut citer la description de l'espèce *Lactobacillus fuchuensis,* identifiée pour la première fois en 2002 (Sakala *et al.,* 2002) sur de la viande bovine réfrigérée conservée sous vide et pour laquelle aucune donnée n'était disponible dans les analyses antérieures à sa description. Un autre exemple concerne le genre *Carnobacterium,* qui a été reclassé et pour lequel de nouvelles espèces ont été décrites (Mora *et al.,* 2003) ;

– il existe un manque d'outils d'identification des espèces bactériennes altérantes, lié à un intérêt relativement faible des microbiologistes pour ces espèces et à une absence d'obligation réglementaire quant à leur détection et à leur niveau de population maximale acceptable. Peu de données chiffrées sur la présence d'espèces altérantes sur la viande bovine sont donc disponibles (Nychas *et al.,* 2008) ;

Muscle_Viande.indd 224 07/09/2010 12:53:08

– l'utilisation de la séquence des ADN ribosomiques 16S, associée à des techniques de PCR, de différents types d'électrophorèse d'acides nucléiques ou de séquençage à haut débit s'est récemment développée et permet l'identification des espèces présentes dans un écosystème alimentaire (Humblot et Guyot, 2009 ; Roh *et al.,* 2010). Ce type d'approche a encore été peu utilisé sur les produits carnés frais. Il est vraisemblable que les données disponibles à ce jour, encore parcellaires, connaîtront un essor dans les années futures et permettront ainsi une vision plus exhaustive de la microbiologie de nombreux produits carnés ;
– en revanche, la détection d'espèces pathogènes est relativement bien documentée, en particulier pour *E. coli* O157:H7 et *Listeria monocytogenes*. En effet, l'impact sur la santé de la présence d'espèces pathogènes dans les produits carnés et les obligations réglementaires nécessitent des moyens de détection rapides et efficaces. Dans ces cas précis, la contamination, même à un faible niveau, doit pouvoir être mise en évidence. C'est pourquoi différentes méthodes visant à la détection, mais pas obligatoirement à la quantification, ont été développées. Les données concernent donc généralement l'occurrence de ces espèces, mais pas forcément leur dénombrement précis (pour exemple, voir Nastasijevic *et al.,* 2009).

Malgré les limites exposées ci-dessus, il est tout de même possible d'établir une liste relativement exhaustive des espèces bactériennes potentiellement présentes sur la viande bovine. Les données les plus nombreuses concernent la viande hachée en raison de sa nature très périssable, des cas de toxi-infections alimentaires sévères et du fait qu'elle représente une part significative de la viande bovine consommée. Pour d'autres produits, il est plus difficile d'établir un inventaire, et leur écosystème reste encore bien mal connu.

Trois grands types d'espèces bactériennes se partagent la « niche viande » :
– des espèces potentiellement pathogènes pour le consommateur, qui ne provoquent pas d'altération visible du produit, peuvent être dangereuses pour l'homme même lorsqu'elles sont présentes en faible nombre. Pour certaines de ces espèces, les règles européennes en vigueur imposent un taux maximal autorisé dans les produits, suivant des protocoles et un cahier des charges bien établis ;
– des espèces altérantes dont le développement excessif ou certaines propriétés métaboliques les rendent délétères pour le produit en provoquant des altérations du goût, de l'odeur, de la couleur ou de la texture. Ces espèces ne présentent en général pas de risque pour la santé du consommateur ;
– des bactéries inoffensives pour la santé et pour le produit, voire bénéfiques pour ce dernier, au point qu'on envisage pour certaines d'entre elles de les rajouter dans la viande pour en améliorer la conservation. Ce sont les stratégies de bioprotection qui seront développées dans le paragraphe « Les nouveaux développements pour la conservation de la viande ».

Il faut noter toutefois que la frontière entre les catégories n'est pas toujours très bien délimitée. Ainsi, des espèces considérées comme altérantes peuvent dans certains cas, selon les souches ou le niveau de population, s'avérer pathogènes : on les qualifie alors de pathogènes opportunistes. Ainsi, *Hafnia alvei,* connue comme altérante de la viande bovine (Gamage *et al.,* 1998), est également référencée comme une bactérie opportuniste pathogène (Janda et Abbott, 2006).

Muscle_Viande.indd 225 07/09/2010 12:53:08

Tableau 17.1. Inventaire des principales espèces pouvant constituer l'écosystème bactérien de la viande bovine (altérations/bénéfiques). Ces différentes espèces vont connaître des niveaux de population différents en fonction des conditions de stockage (Nychas *et al.,* 2008, et références incluses).

Caractéristiques bactériennes	Espèce	Occurrence	Effet identifié
Bactéries lactiques	*Lactobacillus sakei*	Systématique, conservation sous vide, à froid	Bioprotection, rares cas d'altération
	Lactobacillus fuchuensis	Conservation sous vide, à froid	
	Lactobacillus curvatus	Conservation sous vide, à froid	
	Lactobacillus plantarum	Conservation sous vide, à froid	
	Pediococcus pentosaceus		
	Weisella viridescens	Conservation sous atmosphère, sous vide, à froid	Altération (poissage/ verdissement)
	Weissella hellenica	Conservation sous atmosphère, sous vide, à froid	
	Leuconostoc mesenteroides	Conservation sous atmosphère, sous vide, à froid	
	Leuconostoc carnosum	Conservation sous atmosphère, sous vide, à froid	
	Leuconostoc gelidum	Conservation sous atmosphère, sous vide, à froid	
	Carnobacterium maltaromaticum	Conservation sous atmosphère, sous vide, à froid	Altération
	Carnobacterium divergens	Conservation sous atmosphère, sous vide, à froid	Altération
Genre *Brochothrix*	*Brochothrix thermosphacta*	Conservation sous atmosphère, sous vide, à froid	Altération (odeur de rance)
Staphylocoques à coagulase négative	*Staphylococcus carnosus*		
	Staphylococcus xylosus		
	Staphylococcus saprophyticus		
Entérobactéries	*Moraxella*	Conservation au froid, sous atmosphère, sous vide	Altération
	Serratia (ex : S. grimesi, S. proteomaculans)	Conservation au froid, sous atmosphère, sous vide	
	Hafnia alvei	Conservation au froid, sous atmosphère, sous vide	
	Rahnella aquatilis	Conservation au froid, sous atmosphère, sous vide	
Pseudomonas	*Pseudomonas fragi*	Conservation au froid à l'air	Altération (poissage)
	Pseudomonas fluorescens	Conservation au froid à l'air	Altération (poissage, verdissement)
	Pseudomonas putida	Conservation au froid à l'air	Altération (poissage)

Muscle_Viande.indd 226 07/09/2010 12:53:08

De même, des espèces peuvent être généralement considérées comme bénéfiques mais, dans le cas de certaines souches particulières ou d'un développement excessif, peuvent passer au statut d'altérantes. C'est le cas notamment des espèces du genre *Carnobacterium,* qui peuvent être considérées comme des cultures protectrices dans certains cas, mais également comme des bactéries d'altération, notamment des produits carnés (voir revue de Leisner *et al.,* 2007).

Le développement de chacune de ces différentes espèces dépend, outre de ses caractéristiques propres, des différents facteurs environnementaux tels la nature de la viande, la température et l'environnement gazeux, mais aussi des autres flores en présence. Ainsi, lors d'une étude sur l'évolution de la flore de la viande bovine en fonction de différentes conditions de conservation, Ercolini *et al.* (2006) ont mis en évidence la présence de pas moins de treize genres bactériens et dix-sept espèces bactériennes tout au long du processus de stockage, ce qui illustre bien la grande diversité de cet écosystème et son évolution au cours du temps.

Le tableau 17.1 résume les espèces bactériennes commensales (systématiquement ou très fréquemment présentes dans l'écosystème carné et tirant un bénéfice de ce substrat pour leur croissance), bénéfiques et altérantes, qui peuvent être répertoriées sur la viande bovine et leur incidence, quand elle est connue, sur la qualité des produits.

Bactéries d'altération

Les plus fréquentes sur la viande bovine sont des espèces du genre *Pseudomonas (Pseudomonas fragi, P. fluorescens, P. putida)*, l'espèce *Brochothrix thermosphacta* ainsi que des entérobactéries appartenant aux genres *Enterobacter, Hafnia, Serratia, Acinetobacter ou Providencia*. Plusieurs espèces de *Clostridium* ont également été décrites ainsi que certaines espèces de bactéries lactiques des genres *Leuconostoc, Weissella* ou *Carnobacterium.*

Le développement en nombre élevé de ces espèces peut provoquer une altération de la couleur, de l'odeur, mais aussi du goût du produit. Ces altérations sont souvent visibles, voire spectaculaires, avec un gonflement des emballages et un aspect poisseux de couleur verdâtre, ce qui entraîne donc rapidement l'élimination des lots par les producteurs et représente de lourdes pertes économiques.

Dans la majorité des cas, la bactérie altérante retrouvée sur la viande bovine conservée au froid et à l'air est *P. fragi.* Cette espèce, largement présente dans l'environnement (air, eau), est psychrotrophe, c'est-à-dire capable de croître au froid en condition aérobie et d'envahir très vite la surface des produits, provoquant un aspect poisseux. Ces conditions environnementales favorables à son développement sont celles qui règnent en particulier dans les abattoirs où ces espèces sont responsables de nombreuses altérations de la viande conservée en l'état.

Une autre espèce bactérienne, *B. thermosphacta,* qui est plus spécifiquement isolée de la viande et dont l'origine proviendrait du sol, peut provoquer d'importantes altérations caractérisées par une odeur de rance. Cette espèce est, elle aussi, psychrotrophe, voire psychrophile (dont la température optimale de croissance se situe autour de 20 °C), ce qui est déterminant pour sa multiplication dans des produits

Muscle_Viande.indd 227 07/09/2010 12:53:08

carnés réfrigérés. Son aptitude à se développer en aérobiose et en absence d'oxygène fait d'elle un important agent d'altération des viandes conservées sous atmosphère modifiée.

Les espèces du genre *Leuconostoc* sont capables de se développer à un niveau élevé dans la viande conservée au froid et sous atmosphère protectrice et de conduire à des altérations. On peut citer l'espèce *Leuconostoc gasicomitatum,* qui a particulièrement été étudiée car son développement est caractérisé par la production de gaz, des odeurs acides et un verdissement de la viande rouge (Vihavainen et Björkroth, 2009).

Les espèces *Weissella viridescens* et *Weissella hellenica* sont également décrites comme bactéries d'altération de la viande bovine, de même que celles du genre *Carnobacterium*.

Bactéries commensales bénéfiques

Les bactéries commensales bénéfiques de la viande appartiennent généralement au groupe des bactéries lactiques, comme les espèces *Lactobacillus (L) sakei, L. curvatus* et *L. plantarum* et des espèces du genre *Pediococcus*. D'autres groupes bactériens sont également représentés, comme les espèces *Staphylococcus xylosus* et *Staphylococcus carnosus* et des microcoques.

Ces espèces sont généralement considérées sous l'angle bénéfique. Leur aptitude à se développer en grand nombre sur le produit constitue une barrière sélective en occupant l'espace de la matrice carnée, empêchant ainsi la prolifération des flores indésirables. Ces activités antagonistes sont le résultat direct de la production de molécules inhibitrices (bactériocines, peroxydes d'hydrogène) et de phénomènes de compétition pour des substrats énergétiques présents dans la matrice carnée. Certaines de ces espèces sont utilisées comme ferments pour l'élaboration de produits fermentés comme le saucisson sec. Elles sont donc depuis fort longtemps ingérées par l'homme en toute innocuité.

Sur un plan purement quantitatif, la population bactérienne initiale de la viande bovine est relativement faible (de l'ordre de $10^2/cm^2$). La population finale d'une viande bovine, sous certaines conditions de conservation comme le sous vide, peut atteindre normalement $10^7/cm^2$ à la date limite de consommation. Ces produits, sans altération, sont donc tout à fait consommables. C'est bien ici la nature de l'espèce dominante qui va être importante.

Bactéries pathogènes

Le cas des bactéries pathogènes doit être envisagé de manière différente, car elles ne sont pas systématiquement associées à la viande mais fort heureusement plutôt occasionnellement. Les bactéries pathogènes emblématiques présentes dans les produits carnés sont *E. coli* O157:H7, *L. monocytogenes*, *S. aureus, Clostridium perfringens*, *C. difficile*, *Salmonella* spp. et *Campylobacter*. La présence de ces flores pathogènes n'affecte en général pas l'aspect du produit, car elles sont présentes à un faible niveau de population. Elles provoquent des toxi-infections isolées ou collectives, et leur dangerosité tient le plus souvent à leur capacité à produire, après ingestion

Muscle_Viande.indd 228 07/09/2010 12:53:08

par le consommateur, des toxines virulentes pour la santé humaine. Si leur occurrence est connue et leur implication dans les toxi-infections avérée (voir ci-après le paragraphe « Place de la viande bovine dans les toxi-infections alimentaires »), leur nombre n'est pas soumis aux mêmes contraintes réglementaires. Ainsi, pour *L. monocytogenes* dans les produits crus consommés en l'état, la limite est fixée à moins de 100 cfu/g durant la durée de conservation.

Pour *E. coli,* il n'existe pas encore de normes européennes. Jusqu'en octobre 2005, ces toxi-infections étaient en France de nature sporadique, contrairement aux États-Unis ou en Amérique du Sud où des épidémies avaient déjà eu lieu. Ce premier épisode épidémique de 69 cas[1] suivi d'autres de moindre ampleur pousse les autorités sanitaires à réfléchir dans le sens d'une réglementation.

▸▸ Place de la viande bovine dans les toxi-infections alimentaires

Les toxi-infections alimentaires (TIA) sont généralement dues à des micro-organismes et/ou aux toxines qu'ils produisent et qui se retrouvent en contact avec les denrées alimentaires. *Salmonella* et *Campylobacter* sont généralement considérés comme les principaux genres responsables de TIA. En revanche, en terme de dangerosité, *L. monocytogenes* et *E. coli* sont les espèces les plus redoutées. La viande bovine est relativement peu incriminée dans les deux premiers cas, mais la présence, bien que rare, d'*E. coli* et les récentes épidémies dues à cette espèce dans des steaks hachés ont influencé la perception de la qualité microbiologique de la viande en général et de la viande bovine en particulier. Les données qui suivent sont pourtant globalement satisfaisantes. En effet, selon les chiffres de l'Institut de veille sanitaire en 2006 et 2007, la viande (hors volailles et produits de charcuterie) représentait un peu plus de 10 % des aliments incriminés dans des cas de TIA, soit moins que les produits dérivés d'œufs et, suivant les années, moins ou un nombre équivalent à ceux causés par les poissons, les crustacés ou les coquillages[2].

En ce qui concerne la viande bovine, les données européennes rapportent qu'en 2005 le nombre de cas de salmonellose dus à la viande bovine ne représente qu'un cinquième des cas dus à la viande porcine et un neuvième des cas dus aux volailles. Pour cette même période, les cas de campylobactérioses rapportés n'incriminaient pas la viande bovine (données EFSA analysées par Nørrung et Buncic, 2008). Enfin, la viande bovine ne semble pas renfermer certains pathogènes observés sur d'autres viandes (de porc ou de volaille par exemple) comme *C. difficile* (Jöbstl *et al.,* 2010 ; Norrung et Buncic, 2008). La plupart de ces micro-organismes sont, à l'origine, présents dans les animaux destinés à la production de denrées pour l'homme (voir paragraphe « Les caractéristiques microbiologiques du muscle et de la viande »). Plusieurs épisodes d'infections alimentaires sont relatés essentiellement associés à des aliments dérivés de produits laitiers contenant de la viande de porc ou de volaille.

1. Selon <http://www.invs.sante.fr/surveillance/shu/shu_2005.pdf> (consulté le 11 juillet 2010).
2. Selon <http://www.invs.sante.fr/surveillance/tiac/default.htm> (consulté le 11 juillet 2010).

Muscle_Viande.indd 229 07/09/2010 12:53:08

Concernant la viande bovine, bien que rarement incriminée, on note que les plus importantes infections alimentaires observées en 2005 en Europe chez l'homme sont dues aux espèces bactériennes de type *Salmonella* spp. (0,3 %), *Yersinia enterocolitica*, *E. coli* verocytotoxique (VTEC) et plus rarement *L. monocytogenes.* En 2005, 18 épisodes de toxi-infections à *E. coli* O157:H7 impliquant 180 cas ont été répertoriés en Europe, dont 69 en France liés à la consommation de viande bovine hachée.

Plus récemment, en 2008, un producteur de viande hachée a dû retirer du marché plus de 2,3 tonnes de viande suite à la contamination par *E. coli* O157:H7 d'une trentaine de personnes en Île-de-France. Le lien de cause à effet restait toujours en suspens. Pour les listérioses humaines, les plats prêts à consommer (*ready-to-eat,* ou RTE) ont été responsables de 12 cas en France en 2004 (Norrung et Buncic, 2008). Bien que sporadiques, les toxi-infections dues à la consommation de viande bovine peuvent être minimisées par une cuisson à cœur du produit. Les mesures de contrôle et de décontamination instaurées de l'abattoir à l'assiette du consommateur tendent à diminuer sensiblement les épisodes de TIA (entre 2004 et 2008). Néanmoins, la consommation de viande crue ou peu cuite (steak tartare, carpaccio, etc.) peut présenter des problèmes importants de contamination avec une incidence sur la santé. Pour ce type d'aliment, la recherche de cultures bioprotectrices est d'une importance majeure, puisque la présence de bactéries pathogènes ne pourra pas être éliminée par la cuisson.

Les différents modes de conservation de la viande bovine

Comme il a été exposé précédemment, la viande est un écosystème complexe regroupant des espèces bactériennes variées. Outre la nature biochimique de la matrice viande, variable selon la race, l'animal, l'âge, les conditions de stockage sont des paramètres environnementaux qui vont conditionner l'évolution de cet écosystème.

Les différents modes de conservation de la viande vont donc viser à réduire sélectivement les bactéries indésirables pour le produit ou pour la santé, tout en favorisant le développement des bactéries bénéfiques. Au-delà du fait que la viande représente un substrat nutritif qui permet le développement de nombreuses espèces bactériennes, les conditions de conservation qui vont lui être appliquées représenteront autant de conditions stressantes face auxquelles les aptitudes de résistance des différents groupes bactériens seront bien différentes. Ces conditions constituent donc des barrières au développement de certaines espèces, tout en représentant des environnements favorables pour d'autres. Cependant, certaines espèces pathogènes, *L. monocytogenes* par exemple, sont capables de résister aux mêmes conditions que des bactéries bénéfiques comme *L. sakei*. Les méthodes de conservation devront donc tendre à un bon équilibre de l'écosystème microbien.

Les techniques ancestrales de conservation des produits carnés reposaient déjà sur les grands principes qui permettent la protection de l'altération de la viande : la protection contre l'air (réalisée à l'aide d'huile ou de feuilles), la protection contre la chaleur (viandes enterrées), le séchage, l'addition de sel ou la fermentation.

Muscle_Viande.indd 230 07/09/2010 12:53:08

En ce qui concerne la viande bovine fraîche, les deux principales méthodes de conservation sont l'utilisation des basses températures et la modification de l'environnement gazeux. Ces méthodes sont le plus souvent utilisées en combinaison pour une efficacité maximale. La viande conservée à l'air se contamine très rapidement, notamment par les bactéries de l'environnement. La conservation à basse température limite la croissance de nombreuses bactéries. Les températures utilisées pour le stockage de la viande varient en général de – 1,5 °C à – 5 °C. Ces températures sont suffisantes pour ralentir, voire inhiber le développement des bactéries, mais certaines espèces sont adaptées pour se développer au froid. C'est le cas notamment des espèces psychrotrophes comme les *Pseudomonas* qui, comme on l'a déjà précisé, sont redoutées dans les environnements froids et ventilés comme les abattoirs et les chambres froides de stockage.

Du fait de ses limites, la température est donc rarement la seule technique utilisée pour conserver la viande bovine. On lui associe en général un environnement gazeux modifié soit en en modifiant la composition (conservation sous atmosphère modifiée, ou MAP, *modified atmosphere packaging*), soit en supprimant cet environnement, comme la conservation sous vide.

La conservation sous atmosphère modifiée consiste à remplacer l'atmosphère ambiante par un mélange gazeux permettant de stabiliser les qualités organoleptiques et de limiter l'évolution microbiologique du produit. Deux familles de mélanges gazeux sont utilisées en France : l'une, dépourvue d'oxygène et constituée de 50 % à 70 % d'azote et de 50 % à 30 % de CO_2, est destinée aux circuits de distribution hors foyer (cantines, hôpitaux restaurants), la seconde famille contient de l'oxygène (70 %), permettant de maintenir intacte la myoglobine, pigment rouge vif de la viande, et utilisée pour la viande hachée conditionnée en barquette, et jusqu'à 30 % de CO_2 pour limiter le développement bactérien. En Europe, plusieurs mélanges gazeux peuvent être employés pour la conservation de la viande.

La composition du mélange gazeux a un impact différent sur la croissance de différentes espèces bactériennes composant la flore initiale de la viande (Nissen *et al.,* 2000). Une étude évaluant l'influence de différents mélanges gazeux sur la flore de la viande bovine a montré que, au bout de 7 jours de conservation au froid, les genres *Pseudomonas* et *Rahnella* et l'espèce *Carnobacterium divergens* dominaient en présence d'air, tandis qu'en présence de 60 % d'O_2 et 40 % de CO_2 *L. sakei* et les *Pseudomonas* constituaient la flore principale (Ercolini *et al.,* 2006). Enfin, dans le cas d'un mélange moins riche en oxygène (20 % d'O_2, 40 % de CO_2, 40 % de N2), *L. sakei* ainsi que *Rahnella* devenaient les principales espèces. Par ailleurs, il a été mis en évidence que le développement respectif de la flore endogène, mais aussi celui de l'espèce pathogène *L. monocytogenes* dans la viande conservée sous vide ou sous atmosphère modifiée dépendait de la perméabilité aux gaz du film d'emballage (Tsigarida *et al.,* 2000).

La conservation sous vide vise quant à elle à retirer totalement l'environnement gazeux. Ce sont ces conditions de conservation sous vide d'air qui permettent en général la plus longue conservation, la durée de vie de la viande bovine conservée sous vide et à basse température pouvant être prolongée de plusieurs semaines. Dans ces conditions, une flore spécifique composée de lactobacilles est généralement sélectionnée, et c'est le plus souvent l'espèce *L. sakei* qui devient dominante.

Muscle_Viande.indd 231 07/09/2010 12:53:08

Les nouveaux développements pour la conservation de la viande

Comme exposé ci-dessus, les méthodes classiques de conservation de la viande, bien qu'elles les limitent, n'empêchent pas la survenue de problèmes d'altération ou de toxi-infections alimentaires. Par ailleurs, l'industrialisation de la filière, l'augmentation de l'échelle de préparation et de distribution ainsi que le développement de nouveaux produits élaborés constituent autant de facteurs qui augmentent ces risques. Des méthodes supplémentaires visant à réduire les risques initiaux de contamination ou à mieux maîtriser l'écosystème microbien que représente la viande sont actuellement étudiées.

Ainsi, des méthodes limitant le transfert des bactéries présentes sur le cuir des animaux vers la viande lors du dépeçage sont proposées, basées sur l'utilisation de « laques » qui piégeraient les micro-organismes sur le cuir et réduiraient ainsi leur transfert sur les carcasses bovines (Antic *et al.,* 2010). La bioconservation, c'est-à-dire l'utilisation de la flore naturelle ou de ses métabolites, a également été proposée depuis plus d'une décennie (Stiles, 1996). Cette méthode est basée sur l'utilisation de cultures protectrices, constituée d'une flore généralement naturellement présente sur les produits et qui, ensemencée de manière contrôlée, permettrait de limiter le développement des flores indésirables. Cet effet barrière des cultures protectrices est considéré comme la résultante d'une compétition pour les substrats et pour l'espace, d'une bonne capacité à résister aux conditions stressantes de la conservation de la viande et, pour certaines souches, de la production de molécules bactéricides telles que des bactériocines.

En ce qui concerne la viande bovine, ce dernier aspect s'est révélé peu efficace. En effet, la nisine, une bactériocine efficace contre de nombreuses bactéries à Gram positif et utilisée dans l'industrie laitière, s'est révélée peu active dans la viande. Cette molécule est un lantibiotique, elle appartient à la classe des peptides antimicrobiens à fonction antibiotique qui contiennent une lantionine, composée de deux acides aminés (alanine) reliés par un pont disulfure. Elle comporte un pont disulfure nécessaire à son activité antibactérienne. Le glutathion présent dans la viande, en déplaçant ce pont disulfure, réduit l'effet antibactérien de la nisine (Sergiou *et al.,* 2006). La plupart des études menées sur l'utilisation de bactéries protectrices pour lutter contre des flores indésirables se sont cantonnées à l'analyse de l'effet de souches productrices de bactériocines en ciblant essentiellement *L. monocytogenes*.

Quelques études ont néanmoins ciblé des populations plus vastes incluant des flores d'altération, mais elles ne concernaient pas la viande bovine (Vermeiren *et al.,* 2004). De plus, l'approche utilisée consistait en général en un criblage de souches antagonistes en conditions de laboratoire qui, finalement, n'étaient que rarement transposables aux matrices carnées alimentaires (Jones *et al.,* 2009). D'autres études ont en revanche montré qu'une flore naturelle isolée de viande bovine et constituée à 80 % de l'espèce *L. sakei,* indépendamment de la production de bactériocines, était capable de diminuer la charge en *E. coli* O157:H7 après inoculation dans de la viande de bœuf hachée (Vold *et al.,* 2000). Les potentialités de l'espèce *L. sakei* ont été renforcées par l'analyse de la séquence du génome de la souche 23K, qui a révélé

Muscle_Viande.indd 232 07/09/2010 12:53:08

les grandes fonctions clés de l'adaptation de l'espèce au milieu viande (Chaillou *et al.,* 2005 ; Zagorec *et al.,* 2006). L'analyse du génome a en effet mis en évidence un ensemble de fonctions qui permettent à *L. sakei* de se développer efficacement en puisant dans les ressources nutritives de la viande et de résister aux conditions stressantes (basse température, ajout de sel, variation de la teneur en oxygène) rencontrées durant la conservation.

De nouvelles fonctions ont également été révélées par le génome (Chaillou *et al.,* 2005), comme la capacité à tirer profit de la présence d'hème (notamment dans la viande rouge) pour améliorer sa survie (Duhutrel *et al.,* 2010). Ces nouvelles approches semblent donc prometteuses et ouvrent de nouveaux champs d'application des cultures protectrices pour améliorer la conservation de la viande fraîche.

Muscle_Viande.indd 233 07/09/2010 12:53:08

Références bibliographiques

A

Alderton A.L., Faustman C., Liebler D.C., Hill D.W., 2003. Induction of redox instability of bovine myoglobin by adduction with 4-Hydroxy-2-Nonenal. *Biochemistry,* 42 (15), 4398-4405.

Antic D., Blagojevic B., Ducic M., Mitrovic R., Nastasijevic I., Buncic S., 2010. Treatment of cattle hides with Shellac-in-ethanol solution to reduce bacterial transferability – A preliminary study. *Meat Science,* 85 (1), 77-81.

Anton M., Salgues C., Gatellier P., Renerre M., 1993. Études des relations oxydatives entre les lipides membranaires et la myoglobine *in vitro*. *Sciences des aliments,* 13, 261-274.

Apple J.K., Dikemen M.E., Minton J.E., McMurphy R.M., Fedde M.R., Leith D.E., Onruh J.A., 1995. Effects of restraint and isolation stress and epidural blockade on endocrine and blood metabolite status, muscle glycogen metabolism and incidence of dark-cutting longissimus muscle of sheep. *Journal of Animal Science,* 73, 2295-2307.

Apple J.K., Kegley E.B., Galloway D.L., Wistuba T.J., Rakes L.K., 2005. Duration of restraint and isolation stress as a model to study the dark-cutting condition in cattle. *Journal of Animal Science,* 83 (5), 1202-1214.

Arvidson P., Van Boekel M.A.J.S., Skog K., Solyakov A., Jägerstadt M., 1999. Formation of heterocylic amines in a meat juice model system. *Journal of Food Science,* 64, 216-221.

Astruc T., Gatellier P., Labas R., Santé-Lhoutellier V., Marinova P., 2010. Microstructural changes in M. *Rectus abdominis* bovine muscle after heating. *Meat Science,* (85), 743-751.

Astruc T., Labas R., Vendeuvre J.L., Martin J.L., Taylor R.G., 2008. Beef sausage structure affected by sodium chloride and potassium lactate. *Meat Science,* (80), 1092-1099.

Astruc T., Marinova P., Labas R., Gatellier P., Sante-Lhoutellier V., 2007. Detection and localization of oxidized proteins in muscle cells by fluorescence microscopy. *Journal of Agricultural and Food Chemistry,* (55), 9554-9558.

Astruc T., Labas R., Gaillard-Martinie B., Taylor R., Martin J.L., Vendeuvre J.L., 2006. Salt effects on beef fresh sausage ultrastructure. *In: Proceedings 52nd ICOMST,* Dublin, Irlande, 417-418.

Aurousseau B., 2002. Oxygen radicals in farm animals. Physiological effects and consequences on animal products. *Inra Productions animales,* 15 (1), 67-82.

B

Badiani A., Montellato L., Bochicchio D., Anfossi P., Zanardini E., Maranesi M., 2004. Selected nutrient contents, fatty acid composition, including conjugated linoleic acid, and retention values in separable lean from lamb rib loins as affected by external fat and cooking method. *Journal of Agricultural Food Chemistry,* 52, 5187-5194.

Badiani A., Stipa S., Bitossi F., Gatta P.P., Vignola G., Chizzolini R., 2002. Lipid composition, retention and oxidation in fresh and completely trimmed beef muscles as affected by common culinary practices. *Meat Science,* 60 (2), 169-186.

Batifoulier F., Mercier Y., Gatellier P., Renerre M., 2002. Influence of vitamin E on lipid and protein oxidation induced by H_2O_2-activated MetMb in microsomal membranes from turkey muscle. *Meat Science,* 61 (4), 389-395.

Bauchart D., Gobert M., Durand D., 2009. Prevention of beef lipoperoxidation by antioxidants given in diets of meat producing cattle. *In: Improvement of animal food and human health benefits. Proceedings of the 4th Meeting of the French Nutrition Society joined with the Spanish Society of Dietetic (SEDCA),* 10-12 decembre, Le Corum, Montpellier, France.

Bendall J.R., Restall D.J., 1983. The cooking of single myofibres, small myofibre bundles and muscle strips from beef M. *Psoas* and M. *Ster-*

Muscle_Viande.indd 235 07/09/2010 12:53:08

nomandibularis muscles at varying heating rates and temperatures. *Meat Science,* 8, 93-117.

Bouton P.E., Harris P.V., 1981. Changed in the tenderness of meat cooked at 50-65 °C. *Journal of Food Science,* 46, 475-478.

Broda D.M., Boerema J.A., Brightwell G., 2009. Sources of psychrophilic and psychrotolerant clostridia causing spoilage of vacuum-packed chilled meats, as determined by PCR amplification procedure. *Journal of Applied Microbiology,* 107 (1), 178-186.

C

Campo M.M., Nute G.R., Hughes S.I., Enser M., Wood J.D., Richardson R.I., 2006. Flavour perception of oxidation in beef. *Meat Science,* 72 (2), 303-311.

Campo M.M., Nute Ferguson D.M., Warner R.D., 2008. Have we underestimated the impact of pre-slaughter stress on meat quality in ruminants? *Meat Science,* 80 (1), 12-19.

Chaillou S., Champomier-Vergès M.-C., Cornet M., Crutz-Le Coq A.-M., Dudez A.-M., Martin V., Beaufils S., Darbon-Rongère E., Bossy R., Loux V., Zagorec M., 2005. The complete genome sequence of the meat-borne lactic acid bacterium *Lactobacillus sakei* 23K. *Nature Biotechnology,* 23 (12), 1527-1533.

Collis V.J., Reid C.-A., Hutchinson M.L., Davies M.H., Wheeler K.P.A., Small A., Buncic S., 2004. Spead of marker bacteria from the hides of cattle in a simulated livestock market and at an abattoir. *Journal of Food Protection,* 67 (11), 2397-2402.

D

Denoyelle C., 2008. Les viandes, une question de définition… *Cahiers de nutrition et de diététique*, 43, hors série 1, 7-10.

Duhutrel P., Bordat C., Wu T.D., Zagorec M., Guerquin-Kern J.L., Champomier-Vergès M.C., 2010. Iron sources used by the non pathogenic lactic acid bacterium species *Lactobacillus sakei* as revealed by electron energy loss spectroscopy and secondary-ion mass spectrometry. *Applied and Environmental Microbiology,* 76 (2), 560-565.

Durand D., Scislowski V., Chilliard Y., Gruffat D., Bauchart D., 2005. High fat rations and lipid peroxidation in ruminants: consequences on animal health and quality of products. *In: Indicators of Milk and Beef Quality* (J.F. Hocquette, S. Gigli, eds), *EAAP Publ.,* 112, Wageningen Academic Publishers, 137-150.

E

Ercolini D., Russo F., Torrieri E., Masi P., Vilani F., 2006. Changes in the spoilage-related microbiota of beef during refrigerated storage under different packaging conditions. *Applied and Environmental Microbiology,* 72 (7), 4663-4671.

Evenepoel P., Claus D., Geypens B., Maes B., Hiele M., Rutgeerts P., Ghoos Y., 1998. Evidence for impaired assimilation and increased colonic fermentation of protein related to gastric acid suppression therapy. *Alimentary Pharmacology and Therapeutics,* 12 (10), 10-11.

F

Faustman C., Liebler D.C., McClure T.D., Sun Q., 1999. Alpha, beta-unsaturated aldehydes accelerate oxymyoglobin oxidation. *Journal of Agricultural and Food Chemistry,* 47 (8), 3140-3144.

Felton J.S., Knize M.G., Bennett L.M., Malfatti M.A., Colvin M.E., Kulp K.S., 2004. Impact of environmental exposures on the mutagenicity/carcinogenicity of heterocyclic amines. *Toxicology,* 198, 135-145.

Ferguson D.M., Warner R.D., 2008. Have we underestimated the impact of pre-slaughter stress on meat quality in ruminants? *Meat Science,* 80 (1), 12-19.

G

Gamage S.D., Luchansky J.B., Ingham S.C., 1998. Pulse field electrophoresis typing of *Hafnia alvei* isolated from chub-packed and retail ground beef. *Letters in Applied Microbiology,* 26 (2), 105-109.

Gandemer G., 1999. Fats and aromas in animal products: the example of meat. *OCL-Oléagineux corps gras lipides,* 6 (4), 320-325.

Gandemer G., Viau M., Maillard N., Lessire M., Juin H., 1999. Lipides alimentaires et qualité de la viande de poulet : influence de l'apport de quantité croissante d'acide linolénique (18:3 n-3). *In : 3es Journées de la Recherche avicole,* 23-25 mars, Saint-Malo, France, ITAVI, Paris, 403-406.

Garcia-Segovia P., Andrés-Bello A., Martinez-Monzo J., 2007. Effect of cooking method on mechanical properties, color and structure of beef muscle *(M. Pectoralis). Journal of Food Engineering,* 80 (3), 813-821.

Gatellier P., Kondjoyan A., Portanguen S., Grève E., Santé-Lhoutellier V., 2009a.

Muscle_Viande.indd 236 07/09/2010 12:53:08

Determination of aromatic amino acid content in cooked meat by derivative spectrophotometry: implications for nutritional quality of meat. *Food Chemistry,* 114, 1074-1078.

Gatellier P., Kondjoyan A., Portanguen S., Santé-Lhoutellier V., 2009b. Effect of cooking on protein oxidation in n-3 polyunsaturated fatty acids enriched beef. Implication on nutritional quality. *Meat Science,* 85 (4), 645-650.

Gatellier P., Santé-Lhoutellier V., 2009. Digestion study of proteins from cooked meat using an enzymatic microreactor. *Meat Science,* 81 (2), 405-409.

Gatellier P., Anton M., Renerre M., 1995. Lipid-peroxidation induced by H_2O_2-activated metmyoglobin and detection of myoglobin-derived radical. *Journal of Agricultural and Food Chemistry,* 43 (3), 651-656.

Gatellier P., Mercier Y., Renerre M., 2004. Effect of diet finishing mode (pasture or mixed diet) on antioxidant status of Charolais bovine meat. *Meat Science,* 67 (3), 385-394.

Gatellier P., Hamelin C., Durand Y., Renerre M., 2001. Effect of a dietary vitamin E supplementation on colour stability and lipid oxidation of air – and modified atmosphere – packaged beef. *Meat Science,* 59 (2), 133-140.

Gatellier P., Mercier Y., Juin H., Renerre M., 2005. Effect of finishing mode (pasture or mixed-diet) on lipid composition, colour stability and lipid oxidation in meat from Charolais cattle. *Meat Science,* 69 (1), 175-186.

Gatellier P., Mercier Y., Rock E., Renerre M., 2000. Influence of dietary fat and vitamin E supplementation on free radical production and on lipid and protein oxidation in turkey muscle extracts. *Journal of Agricultural and Food Chemistry,* 48 (5), 1427-1433.

Gatellier P., Santé-Lhoutellier V., Portanguen S., Kondjoyan A., 2009. Use of meat fluorescence as a marker of oxidation promoted by cooking. *Meat Science,* 83 (4), 651-656.

Gatellier P., Kondjoyan A., Portanguen S., Grève E., Yoon K., Santé-Lhoutellier V., 2009a. Determination of aromatic amino acid content in cooked meat by derivative spectrophotometry: implications for nutritional quality of meat. *Food Chemistry,* 114 (3), 1074-1078.

Gatellier P., Kondjoyan A., Portanguen S., Grève E., Yoon K., Santé-Lhoutellier V., 2009. Determination of aromatic amino acid content in cooked meat by derivative spectrophotometry: implications for nutritional quality of meat. *Food Chemistry,* 114 (3), 1074-1078.

Gaubatz J.W., 1997. Heart damage associated with cooked meat mutagens. *Journal of Nutritional Biochemistry,* 8, 490-496.

Georges P., Stratman C.J., 1952. The oxidation of metmyoglobin by oxygen. 2. The relation between the first order rate constant and the partial pressure of oxygen. *Biochemical Journal,* 51, 418-424.

Geypens B., Claus D., Evenepoel P., Hiele M., Maes B., Peeters M., Rutgeers P., Ghoos Y., 1997. Influence of dietary protein supplements on the formation of bacterial metabolites in the colon. *Gut,* 41 (1), 70-76.

Gobert M., Bauchart D., Parafita E., Jailler R., Durand D., 2008. Dietary vitamin E associated with plant polyphenols efficiently protect from lipoperoxidation in processed meats in the finishing bovine given an n-3 PUFA-rich diet. *In: Proceedings of the 54th International Congress of Meat Science and Technology,* 10-15 août, Le Cap, Afrique du Sud, 3A4 (RSA).

Gobert M., Gruffat D., Habeanu M., Parafita E., Bauchart D., Durand D., 2010. Plant extracts combined with vitamin E in PUFA-rich diets of cull cows protect beef against lipid oxidation. *Meat Science,* 85, 676-683.

Gobert M., Bourguet C., Terlouw C., Deiss V., Berdeaux O., Comte B., Gruffat D., Bauchart D., Durand D., 2009. Pre-slaughter stress and lipoperoxidation: protective effect of vitamin E and plant extracts rich in polyphenols given to finishing cattle. *In: Proceedings of the 11th International Symposium on Ruminant Physiology,* 6-9 septembre 2009, Clermont-Ferrand, France, 814-815.

Grünwald E., Richards M., 2006. Mechanisms of heme-mediated lipid oxidation using hemoglobin and myoglobin variants in raw and heated washed muscle. *Journal of Agricultural and Food Chemistry,* 54 (3), 8271-8280.

H

Habeanu M., Durand D., Gobert M., Bauchart D., 2008. Lipid and fatty acid composition of *Longissimus thoracis* and *Semitendinosus* muscles in finishing Normand cows given unsaturated lipids and antioxidants. *In: Proceedings of the 54th International Congress of Meat Science and Technology,* 10-15 août, Le Cap, Afrique du Sud, 2B5 (RSA).

Hashizume T., Santo H., Tsujisawa H., Kosaka K., Ozawa T., Yamashita M., Kinae N., 1991. Mutagenic activities of tryptophan metabolites before and after nitrite treatment. *Food Chemistry and Toxicology,* 29 (3), 839-844.

Muscle_Viande.indd 237 07/09/2010 12:53:08

Hughes G.R, Enser S.I., Wood M., Richardson R.I., 2006. Flavour perception of oxidation in beef. *Meat Science,* 72 (2), 303-311.

Humblot C., Guyot J.-P., 2009. Pyrosequencing of tagged 16S rRNA gene amplicons for rapid deciphering of the microbiomes of fermented foods such as pearl millet slurries. *Applied and Environmental Microbiology,* 75 (13), 4354-4361.

Hunt M.C., Sorheim O., Slinde E., 1999. Color and heat denaturated of myoglobin forms in ground beef. *Journal of Food Science,* 64, 847-851.

Husain S., Hadi S.M., 1995. Strand scission in DNA induced by L-DOPA in the presence of Cu (II). *Febs Letters,* 364 (1), 75-78.

J

Jakobsen M., Bertelsen G., 2000. Colour stability and lipid oxidation of fresh beef. Development of a response surface model for predicting the effects of temperature, storage time, and modified atmosphere composition. *Meat Science,* 54 (1), 49-57.

Janda J.M., Abbott S.L., 2006. The genus *Hafnia*: from soup to nuts. *Clinical Microbiology reviews,* 19 (1), 12-18.

Jöbstl M., Heudeberg S., Indra A., Nepf R., Köfer J., Wagner M., 2010. *Clostridium difficile* in raw products of animal origin. *International Journal of Food Microbiology,* 138 (1-2), 172-175.

Jones R.J., Zagorec M., Brightwell G., Tagg J.R., 2009. Inhibition by *Lactobacillus sakei* of other species in the flora of vacuum packaged raw meats during prolonged storage. *Food Microbiology,* 26 (8), 876-881.

Juncher D., Ronn B., Hansen T.B., Henckel P., Karlsson A., Skibsted L.H., Bertelsen G., 2003. Effect of pre-slaughter physiological conditions on the oxidative stability of colour and lipid during chill storage of sliced, retail packed roast ham. *Meat Science,* 63 (2), 151-159.

K

Kanner J., Doll L., 1991. Ferritin in turkey muscle tissue: a source of catalytic iron ions for lipid peroxidation. *Journal of Agricultural and Food Chemistry,* 237 (3), 314-321.

Kanner J., Hazan B., Doll L., 1988. Catalytic "free" iron ions in muscle foods. *Journal of Agricultural and Food Chemistry,* 36 (3), 412-415.

Kazerouni N., Sinha R., Hsu C.H., Greenberg A., Rothman N., 2001. Analysis of 200 food items for benzo[a]pyrene and estimation of its intake in an epidemiologic study. *Food and Chemical Toxicology,* 39, 423-436.

Killinger K.M., Hunt M.C., Campbell R., Kropf D., 2000. Factors affecting premature browning during cooking of store-purchase ground beef. *Journal of Food Science,* 56, 585-587.

Knize M.G., Cunningham P.L., Avila J.R., Jones A.L., Griffin A., Felton J.S., 1994. Formation of mutagenic activity from amino acids heated at cooking temperatures. *Food and Chemical Toxicology,* 32, 55-60.

Kondjoyan A., Daudin J.D., 1997. Optimisation of air-flow conditions during the chilling and storage of carcasses and meat products. *Journal of Food Engineering,* 34, 243-258.

Kondjoyan A., Portanguen S., 2008. Prediction of surface and "under surface" temperatures on poultry muscles and poultry skins subjected to jets of superheated steam. *Food Research International,* 41, 16-30.

Kondjoyan A., Chevolleau S., Greve E., Gatellier P., Santé-Lhoutellier V., Bruel S., Touzet C., Portanguen S., Debrauwer L., 2010a. Formation of heterocyclic amines in slices of *Longissimus thoracis* beef muscle subjected to jets of superheated steam. *Food Chemistry,* 119, 19-26.

Kondjoyan A., Chevolleau S., Greve E., Gatellier P., Santé-Lhoutellier V., Bruel S., Touzet C., Portanguen S., Debrauwer L., 2010b. Modelling of the formation of heterocyclic amines in slices of *Longissimus thoracis* and S*emimembranosus* beef muscles subjected to jets of hot air. *Food Chemistry,* 119 (1), 19-26.

L

Labadie J., 1999. Consequences of packaging on bacterial growth. Meat is an ecological niche. *Meat Science,* 52 (3), 299-305.

Labas R., Astruc T., Taylor R., Martin J.L., Vendeuvre J.L., 2006. Histological characterisation of effect of added salt in beef fresh sausage. *In: Proceedings of 52nd ICOMST,* Dublin, Irlande, 415-416.

Larroche M., 1982. Pertes de jus pendant le chauffage de la viande. I. Étude avec de la viande hachée. *LebensMittel Wissenschaft und Technologie,* 15, 126-130.

Lawrie R.A., 1985. Eating quality of meat. *In: Meat Science* (R.A. Lawrie, ed), Pergamon Press, Oxford, 169-173.

Ledward D.A., 1970. Metmyoglobin formation in beef stored in carbon dioxide enriched and oxygen depleted atmosphere. *Journal of Food Science,* 35, 33-37.

Muscle_Viande.indd 238 07/09/2010 12:53:08

Lee S., Phillips A.L., Liebler D.C., Faustman C., 2003. Porcine oxymyoglobin and lipid oxidation *in vitro*. *Meat Science,* 63 (2), 241-247.

Leisner J.L., Lauren B.G., Presvost H., Drider D., Dalgaard P., 2007. *Carnobacterium:* positive and negative effects in the environments and foods. *FEMS Microbiology Reviews,* 31, 592-613.

Linares M.B., Berruga M.I., Bórnez R., Vergara H., 2007. Lipid oxidation in lamb meat: Effect of the weight, handling previous slaughter and modified atmospheres. *Meat Science,* 76 (4), 715-720.

Lynch M.P., Faustman C., 2000. Effect of aldehyde lipid oxidation products on myoglobin. *Journal of Agricultural and Food Chemistry,* 48 (3), 600-604.

Lynch A., Buckley D.J., Galvin K., Mullen A.M., Troy D.J., Kerry J.P., 2002. Evaluation of rib steak color from Friesian, Hereford and Charolais heifers pastured or overwintered prior to slaughter. *Meat Science,* 61 (3), 227-232.

M

Mancini R.A., Hunt M.C., 2005. Current research in meat color. *Meat Science,* 71, 100-121.

Martinaud A., Mercier Y., Marinova P., Tassy C., Gatellier P., Renerre M., 1997. Comparison of oxidative processes on myofibrillar proteins from beef during maturation and by different model oxidation systems. *Journal of Agricultural and Food Chemistry,* 45 (7), 2481-2487.

McClelland G.B., 2004. Fat to the fire: the regulation of lipid oxidation with exercise and environmental stress. *Comparative Biochemistry and Physiology B – Biochemistry and Molecular Biology,* 139 (3), 443-460.

Mora D., Scarpellini M., Franzetti L., Colombo S., Galli A., 2003. Reclassification of *Lactobacillus maltaromicus* (Miller *et al.,* 1974) DSM 20342(T) and DSM 20344 and *Carnobacterium piscicola* (Collins *et al.,* 1987) DSM 20730(T) and DSM 20722 as *Carnobacterium maltaromaticum* comb. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology,* 53 (3), 675-678.

Morzel M., Gatellier P., Sayd T., Renerre M., Laville E., 2006. Chemical oxidation decreases proteolytic susceptibility of skeletal muscle myofibrillar proteins. *Meat Science,* 73 (3), 536-543.

Moschonas G., Bolton D.J., Sheridan J.J., McDowell D.A., 2009. Isolation and sources of "blown pack" spoilage clostridia in beef abattoirs. *Journal of Applied Microbiology,* 107 (2), 616-624.

Murkovic M., Pfannhauser W., 2000. Analysis of the cancerogenic heterocyclic aromatic amines in fried meat. *Journal of Analytical Chemistry,* 366, 375-378.

N

Nastasijevic I., Mitrovic R., Buncic S., 2007. Occurrence of *Escherichia coli* O157 on hides of slaughtered cattle. *Letters in Applied Microbiology,* 46 (1), 126-131.

Nastasijevic I., Mitrovic R., Buncic S., 2009. The occurrence of *Escherichia coli* O157 in/on faeces, carcasses and fresh meats from cattle. *Meat Science,* 82 (1), 101-105.

Ngapo T.M., Babare I.H., Reynolds J., Mawson R.F., 1999. Freezing rate and frozen storage effects on the ultrastructure of samples of pork. *Meat Science,* 53, 159-168.

Nissen H., Alvseike O., Bredholt S., Holck A., Nesbakken T., 2000. Comparison between the growth of *Yersinia enterolitica*, *Listeria monocytogenes*, *Escherichia coli* O157:H7 and *Salmonella* spp. in ground beef packed by three commercially used packaging techniques. *International Journal of Food Microbiology,* 59 (3), 211-220.

Nørrung B., Buncic S., 2008. Microbial safety of meat in the European Union. *Meat Science,* 78 (1-2), 14-24.

Nychas G.J.E., Skandamis P.N., Tassou C.C., Koutsoumanis K.P., 2008. Meat spoilage during distribution. *Meat Science,* 78 (1-2), 77-89.

O

Offer G., Knight P., 1988. The structural basis of water holding in meat. 1. General principles and water uptake in meat processing. *In: Developments in Meat Science 4* (R. Lawrie, ed), Elsevier Applied Science Publishers, London, 63-172.

Oillic S., Lemoine E., Portanguen S., Gros J.B., Kondjoyan A., 2009. Modelling mass transfer during the wet cooking of beef meat. *In : 55th International Congress of Meat Science and Technology,* 16-20 août, Copenhague, Danemark.

Ortigues-Marty I., Thomas E., Preveraud D.P., Girard C.L., Bauchart D., Durand D., Peyron A., 2006. Influence of maturation and cooking treatments on the nutritional value of bovine meats: water losses and vitamin B12. *Meat Science,* 73, 451-458.

Muscle_Viande.indd 239 07/09/2010 12:53:08

O'Sullivan A., Galvin K., Moloney A.P., Troy D.J., O'Sullivan K., Kerry J.P., 2003. Effect of pre-slaughter rations of forage and/or concentrates on the composition and quality of retail packaged beef. *Meat Science,* 63 (3), 279-286.

P

Palka K., Daun H., 1999. Changes in texture, cooking losses, and myofibrillar structure of bovine M-semitendinosus during heating. *Meat Science*, 51, 237-243.

Parafita E., 2009. Altération précoce de la couleur des UVCI de bœuf conditionnées sous atmosphère modifiée. 1. Recherche d'indicateurs caractéristiques du virement précoce de la couleur de la viande de bœuf. *Viandes et produits carnés,* 27 (6), 178-182.

Parafita-Thomas E., Vialter S., Gobert M., Durand D., Terlouw C., Bauchart D., Peyron A., 2008. Un apport d'antioxydants alimentaires chez le bovin en finition peut améliorer la stabilité de couleur des viandes même chez des animaux ayant subi un stress avant l'abattage. *Viandes et produits carnés,* hors série, 59-60.

Parsons N., Knight P., 1990. Origin of variable extraction of myosin from myofibrils treated with salt and pyrophosphate. *Journal of the Science of Food and Agriculture,* 51, 71-90.

Polak T., Andrensek S., Zlender B., Gasperlin L., 2009. Effects of ageing and low internal temperature of grilling on the formation of heterocyclic amines in beef *Longissimus dorsi* muscle. *Food Science and Technology,* 42 (1), 256-264.

Portanguen S., Debrauwer L., 2010a. Formation of heterocyclic amines in slices of Longissimus thoracis beef muscle subjected to jets of superheated steam. *Food Chemistry*, 119, 19-26.

Portanguen S., Lebert A., Kondjoyan A., 2009. Effect of animal diet and muscle type on the evolution of the colour of cooked beef meat. *In : 55th International Congress of Meat Science and Technology,* 16-20 août, Copenhague, Danemark.

Promeyrat A., Bax M.L., Traoré S., Aubry L., Santé-Lhoutellier V., Gatellier P., 2010. Changed dynamics in myofibrillar protein aggregation as a consequence of heating time and temperature. *Meat Science,* 85, 625-631.

Promeyrat A., Gatellier P., Lebret B., Kajak-Siemaszko K., Aubry L., Santé-Lhoutellier V., 2010. Evaluation of protein aggregation in cooked meat. *Food Chemistry,* 121 (2), 412-417.

Purchas R.W., Simcock D.C., Knight T.W., Wilkinson B., 2003. Variation in the form of iron in beef and lamb meat and losses of iron during cooking and storage. *International Journal of Food Science and Technology,* 38, 827-837.

Purchas R.W., Rutherfurd S.M., Pearce P.D., Vather R., Wilkinson B.H.P., 2004. Cooking temperature effects on the forms of iron and levels of several other compounds in beef semitendinosus muscle. *Meat Science,* 68, 201-207.

R

Renerre M., 1987. Influence du mode de conditionnement sur la couleur de la viande. *Viandes et produits carnés*, 8 (2), 47-50.

Renerre M., Labadie J., 1993. Review: fresh meat packaging and meat quality. *In: Proceedings of the 39th International Congress of Meat Science and Technology,* Calgary, Canada, 361-387.

Renerre M., Labas R., 1987. Biochemical factors influencing metmyoglobin formation in beef muscles. *Meat Science,* 19, 151-165.

Renerre M., Mazuel J.P., 1985. Relations entre méthodes de mesures instrumentales et sensorielles de la couleur de la viande. *Sciences des aliments,* 5, 541-557.

Renerre M., Dumont F., Gatellier P., 1996. Antioxidant enzyme activities in beef in relation to oxidation of lipid and myoglobin. *Meat Science,* 43 (2), 111-116.

Renerre M., 2002. Les oxydations lipidiques dans la viande. *Actes des 9es Journées Sciences du muscle et technologies de la viande,* 15-16 octobre, Clermont-Ferrand, S8.

Ripoche A., Le Guern L., Martin J.L., Taylor R.G., Vendeuvre J.L., 2001. Sausage structure analysis. *Journal of Food Science,* 66, 670-674.

Roh S.W., Kim K.-H., Nam Y.-D, Chang H.-W, Park E.-J, Bae J.-W., 2010. Investigation of archeal and bacterial diversity in fermented seafood using barcoded pyrosequencing. *The Official Journal of the International Society for Microbial Ecology,* 4 (1), 1-16.

Rohrmann S., 2002. Cooking of meat and fish in Europe – Results from the European prospective investigation into cancer and nutrition (EPIC). *European Journal of Clinical Nutritrion,* 56, 1216-1230.

Rohrmann S., Becker N., 2001. Dietary intake of heterocyclic aromatic amines in Germany. *Ernahrungs-Umschau,* 48, 447-458.

Rohrmann S., Zoller D., Hermann S., Linseisen J., 2007. Intake of heterocyclic aromatic amines from meat in the European prospective investigation into cancer and nutrition (EPIC) – Heidelberg cohort. *British Journal of Nutrition,* 98, 1112-1115.

Muscle_Viande.indd 240 07/09/2010 12:53:09

Ryan S.M., Seyfert M., Hunt M.C., Mancini R.A., 2006. Influence of cooking rate, endpoint temperature, post cook hold time and myoglobin redox on internal color development of cooked ground beef patties. *Journal of Food Science,* 71, 216-221.

S

Sakala R.M., Kato Y., Hayashidani H., Murakami M., Kaneuchi C., Ogawa M., 2002. *Lactobacillus fuchuensis* sp. nov., isolated from vacuum-packaged refrigerated beef. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology,* 52 (4), 1151-1154.

Santé-Lhoutellier V., Engel E., Gatellier P., 2008c. Assessment of the influence of diet on lamb meat oxidation. *Food Chemistry,* 109 (3), 573-579.

Santé-Lhoutellier V., Astruc T., Marinova P., Grève E., Gatellier P., 2008a. Effect of meat cooking on physicochemical state and *in vitro* digestibility of myofibrillar proteins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry,* 56 (4), 1488-1494.

Santé-Lhoutellier V., Engel E., Aubry L., Gatellier P., 2008b. Effect of animal (lamb) diet and meat storage on myofibrillar protein oxidation and *in vitro* digestibility. *Meat Science,* 79 (4), 777-783.

Sergiou V.A., Thomas L.V., Adams M.R., 2006. Interactions of nisin with glutathione in a model protein system and meat. *Journal of Food Protection,* 69 (4), 951-956.

Sinha R., Knize M.G., Salmon C.P., Brown E.D., Rhodes D., Felton J.S., Levander O.A., Rothman N., 1998. Heterocyclic amine content of pork products cooked by different methods and to varying degrees of doneness. *Food and Chemical Toxicology,* 36, 289-297.

Sirost J.C., 2007. *La couleur imprimable,* Éditions Dunod, Paris, 277 p.

Skog K.I., Johansson M.A.E., Jägerstad M.I., 1998. Carcinogenic heterocyclic amines in model systems and cooked foods: a review on formation, occurence and intake. *Food and Chemical Toxicology,* 36, 879-896.

Small A., James C., James S., Davies R., Liebana E., Howell M., Hutchison M., Buncic S., 2006. Presence of *Salmonella* in the red meat abattoir lairage after routine cleansing and disinfection and on carcasses. *Journal of Food Protection,* 69 (10), 2342-2351.

Spencer J.P.E., Jenner A., Aruoma O.I., Evans P.J., Kaur H., Dexter D.T., Jenner P., Lees A.J., Marsden D.C., Halliwel B., 1994. Intense oxidative DNA damage promoted by L-DOPA and its metabolites. *FEBS Letters,* 353 (3), 246-250.

Stiles M.E., 1996. Biopreservation by lactic acid bacteria. *Antonie van Leeuwenhoek,* 70, 331-345.

T

Terlouw E.M.C., Arnould C., Auperin B., Berri C., Bihan-Duval E., Lefevre F., Lensink J., Mounier L., 2007. Effect of pre-slaughter conditions on stress and well being of farm animals. *Inra Productions animales,* 20 (1), 93-100.

Tornberg E., 2005. Effects of heat on meat proteins – Implications on structure and quality of meat products. *Meat Science,* 70, 493-508.

Tsigarida E., Skandamis P., Nychas G.J., 2000. Behaviour of *Listeria monocytogenes* and autochthonous flora on meat stored under aerobic, vacuum and modified atmosphere packaging conditions with or without the presence of oregano essential oil at 5 °C. *Journal of Applied Microbiology,* 89 (6), 901-909.

V

Vermeiren L., Devlieghere F., Debevere J., 2004. Evaluation of meat born lactic acid bacteria as protective cultures for the biopreservation of cooked meat products. *International Journal of Food Microbiology,* 96 (2), 149-164.

Vihavainen E.J., Björkroth K.J., 2009. Diversity of *Leuconostoc gasicomitatum* associated with meat spoilage. *International Journal of Food Microbiology,* 136, 32-36.

Vold L., Holck A., Wasteson Y., Nissen H., 2000. High levels of background flora inhibit growth of *Escherichia coli* O157:H7 in ground beef. *International Journal of Food Microbiology,* 56 (2-3), 219-225.

X

Xiong Y.L., Brekke C.J., 1991. Protein extractability and thermally induced gelation properties of myofibrils isolated from prerigor and postrigor chicken muscles. *Journal of Food Science,* 56, 210-215.

Z

Zagorec M., Chaillou S., Champomier-Vergès M.-C., Crutz-Le Coq A.-M., 2006. Du génome de *Lactobacillus sakei* à la bioconservation des produits carnés. *Viandes et produits carnés,* 25, 91-94.

Muscle_Viande.indd 241 07/09/2010 12:53:09

Partie V

Consommation des viandes et santé du consommateur

Chapitre 18

Viandes rouges et risques de cancer du côlon

Denis E. Corpet, Nadia Bastide et Fabrice Pierre

Est-il dangereux de manger de la viande ? Les médias, sur la base de récentes publications, avancent que la consommation de viande pourrait causer des cancers. Ce lien de causalité est-il démontré, ou alors ne s'agit-il que de suppositions ? Les recommandations officielles actuelles prennent en compte ce risque : afin de réduire le risque de cancer, le rapport 2007 du World Cancer Research Fund (WCRF) recommandait de limiter la consommation de viande rouge à moins de 300 grammes par semaine (en moyenne pour la population) et de ne pas consommer de viandes transformées (charcuteries) (WCRF-AICR, 2007). Reprenant ce rapport, l'Institut national du cancer (INCA) recommande aux Français de *« limiter la consommation de viandes rouges à moins de 500 grammes par semaine. Limiter la consommation de charcuteries, en particulier celle des charcuteries très grasses et/ou très salées. En cas de consommation de charcuteries, afin de diminuer le risque de cancers, il est conseillé de réduire autant que possible la taille des portions et la fréquence de consommation »* (INCA *et al.,* 2009). Cependant, l'effet de la viande sur le risque de cancer reste un sujet controversé (Parnaud et Corpet, 1997), que ce chapitre tentera d'éclairer par des données épidémiologiques et expérimentales, récemment développées dans une revue scientifique (Santarelli *et al.,* 2008).

Cancer colorectal : études épidémiologiques

La corrélation entre la mortalité par certains cancers et le régime alimentaire est très nette au niveau international : la mortalité due au cancer colorectal est élevée dans les pays occidentaux où l'on consomme beaucoup de viande rouge ; à l'inverse, ce cancer est rare dans les pays pauvres, où l'on consomme peu de viande (WCRF *et al.,* 1997). Mais corrélation n'est pas preuve, et l'hypothèse que la viande rouge favorise le cancer doit être confirmée au niveau individuel. Plus de soixante études publiées rapportent l'association entre la consommation de viande et le risque de cancer colorectal au niveau individuel : ce sont des études rétrospectives cas-témoin

Muscle_Viande.indd 245 07/09/2010 12:53:09

ou des études prospectives de cohorte. Lors d'une étude rétrospective, les gens sont interrogés sur leur consommation alimentaire passée. Les études rétrospectives cas-témoin comparent les réponses de quelques centaines de patients atteints d'un cancer à celles de témoins non cancéreux, appariés. Mais la mesure des aliments consommés plusieurs années auparavant est très peu précise, et il est difficile d'éviter que la maladie ne modifie les souvenirs, biaisant en cela la comparaison des cas et des témoins. Par ailleurs, certains résultats changent en fonction du choix des témoins, ce qui fait douter de la validité des conclusions des études rétrospectives. Les études de cohorte sont beaucoup plus longues et coûteuses, mais évitent ces problèmes : plusieurs dizaines de milliers de gens bien-portants (voire plusieurs centaines de milliers comme dans Epic et Nutrinet-santé[1]) sont interrogés sur leur régime actuel. La cohorte est alors suivie pendant quinze ou vingt ans, et l'on enregistre l'incidence des maladies qui surviennent. On recherche alors à dégager le lien statistique entre ces maladies et la consommation d'aliments enregistrés quinze ou vingt ans plus tôt.

Ces études épidémiologiques sur le cancer colorectal ne donnent pas toutes le même résultat, mais une étude cas-témoins sur trois et une étude de cohorte sur cinq montrent un lien significatif entre le risque de cancer colorectal et la consommation de viande rouge (Norat et Riboli, 2001). Ces études montrent aussi, dans les mêmes proportions (respectivement 1/3 et 1/5), une augmentation de risque chez les gros consommateurs de charcuteries.

Afin de quantifier le risque associé à la consommation de viandes, l'ensemble de ces études épidémiologiques a été regroupé dans deux métaanalyses majeures (Larsson et Wolk, 2006 ; Norat *et al.,* 2002). Une métaanalyse consiste à regrouper par analyse statistique l'ensemble des résultats de toutes les études épidémiologiques existantes sur un sujet, en excluant celles dont la qualité est jugée insuffisante : le résultat correspond, en théorie, à ce qu'aurait donné une étude unique incluant tous les sujets des études inclus dans la métaanalyse. Le très grand nombre de sujets inclus dans l'analyse peut permettre de montrer qu'un faible risque relatif est toutefois significatif, ou d'étudier des sous-groupes dont l'effectif est habituellement trop petit. La métaanalyse de Norat *et al.* (2002) regroupe 23 études prospectives et rétrospectives sélectionnées parmi 48 études sur des critères de qualité préétablis. En décembre 2006, Larsson et Wolk ont publié une métaanalyse de 18 études prospectives sélectionnées parmi 23, regroupant au total plus d'un million de participants. Les deux métaanalyses sont relativement indépendantes, puisque les sujets déjà inclus dans l'étude de Norat ne représentent que 15 % de ceux de l'étude de Larsson (Larsson et Wolk, 2006). Enfin, en novembre 2007, un rapport important a été publié par le WCRF et l'AICR (American Institute for Cancer Research) (WCRF-AICR, 2007). Celui-ci présente une métaanalyse dont les résultats sont très proches de ceux de Larsson et qui ne sont donc pas détaillés ici.

1. Epic (European Prospective Investigation into Cancer and Nutrition) est une étude prospective majeure sur une cohorte de 520 000 Européens de dix pays. Epic cherche la relation entre l'alimentation, les facteurs environnementaux et l'incidence des cancers. Nutrinet-santé est une étude de cohorte commencée en mai 2009 et qui vise à suivre les relations entre la nutrition et la santé de 500 000 Français via l'Internet. Pour y participer, se connecter à <www.etude-nutrinet-sante.fr> (consulté le 12 juillet 2010).

Muscle_Viande.indd 246 07/09/2010 12:53:09

À elles deux, ces métaanalyses prennent en compte l'ensemble des études épidémiologiques publiées avant 2006 sur le sujet qui nous intéresse. Elles apportent des conclusions globales et cohérentes pour les différents types de viande : viande totale, viande rouge, charcuteries, volailles.

Un point délicat porte sur la définition de la viande rouge, qui n'est pas exactement la même selon les études. En général, mais pas toujours, les viandes de bœuf, de veau, de mouton, de porc et les abats sont regroupés dans la catégorie « viande rouge ». Cette catégorisation ne correspond pas à la définition française de la viande rouge, qui comprend uniquement le bovin, l'agneau et le cheval.

Les métaanalyses ne peuvent pas donner plus de précision que les études primaires qu'elles regroupent, ce qui exclut la possibilité d'identifier l'effet d'un type précis de viande.

Certaines études distinguent viandes « fraîches » et viandes « transformées » (en France, charcuteries essentiellement). Ces deux catégories sont reprises dans les métaanalyses et les résultats sont rapportés ici :

• la consommation totale de viande n'est pas associée au risque de cancer colorectal (Norat *et al.,* 2002) ;

• une consommation élevée de viande « rouge » est associée à une augmentation modérée du risque, dans les deux métaanalyses, selon les valeurs rapportées ci-dessous :

– dans l'étude publiée en 2002, le risque relatif (RR) d'avoir un cancer colorectal est de 1,35 pour le quart des gens qui consomment le plus de viande rouge (charcuteries comprises), soit une augmentation du risque de 35 % par comparaison avec la population consommant le moins de viande rouge (Norat *et al.,* 2002). L'intervalle de confiance à 95 % (IC95 %) va de 1,21 à 1,51, le risque est donc significatif (la valeur « un » n'est pas comprise entre les bornes de l'IC95 %). L'excès de risque associé à la consommation de 120 g/j de viande rouge fraîche (charcuterie exclue) est significatif, mais moindre que lorsque les charcuteries sont comptées dans les viandes rouges (+ 19 % au lieu de + 35 %) (Norat *et al.,* 2002),

– dans l'étude publiée en 2006, le RR de cancer colorectal est de 1,28 (IC95 % 1,15-1,42) pour la catégorie de gens qui consomment le plus de viande rouge, dont les charcuteries (Larsson et Wolk, 2006). La consommation de viande rouge fraîche (charcuteries exclues) est rapportée dans 9 études sur les 15, et le RR associé de 1,22 est significatif (Larsson et Wolk, 2006). L'excès de risque associé à la consommation de 120 g/j de viande rouge est de + 28 %. L'analyse de Larsson est moins approfondie que celle de Norat : la relation entre la dose ingérée et le RR n'a pas été calculée pour les viandes rouges fraîches, et certains points restent obscurs (par exemple, les catégories). Ces réserves, comme celles qu'on peut faire sur certaines faiblesses des études épidémiologiques originales, ne remettent cependant pas en cause les résultats (Larsson et Wolk, 2006) ;

• la consommation de charcuteries et de salaisons est associée au risque de cancer colorectal : les RR globaux sont de 1,31 (IC95 % 1,13-1,51) et 1,20 (IC95 % 1,11-1,31) dans les deux études précitées (Larsson et Wolk, 2006 ; Norat *et al.,* 2002). Par gramme consommé, les charcuteries semblent six fois plus « promotrices » que la viande rouge fraîche dans l'étude de Norat, et deux fois plus dans celle de Larsson ;

Muscle_Viande.indd 247 07/09/2010 12:53:09

• la consommation de volailles n'est pas associée au risque de cancer (RR = 1,01 ; IC95 % 0,90-1,13), et une consommation élevée de poisson apporte une protection significative (RR = 0,85 ; IC95 % 0,75-0,98) ;
• le mode de cuisson des viandes et la génétique individuelle ne sont pas pris en compte dans les métaanalyses précitées, malgré le grand nombre d'études ayant abordé ces questions. Pourtant, des produits cancérigènes se forment dans la viande portée à plus de 100 °C ou cuite sur flamme nue (voir ci-dessous). Le métabolisme de ces cancérigènes est plus ou moins rapide selon les individus, en fonction de leur génotype pour les cytochromes p450 et les N-acétyl-transférases, des enzymes clés dans la neutralisation et l'élimination des cancérigènes (Lemarchand *et al.,* 2002). On doit donc considérer que les résultats ci-dessus concernent l'ensemble des viandes consommées, et l'ensemble des consommateurs, dans les conditions réelles.

Norat et ses collaborateurs ont également calculé la proportion de cancers attribuable à la consommation de viande dans différents pays, sous l'hypothèse qu'il y ait effectivement un lien de cause à effet entre viande et cancer. Leur calcul suggère que 25 % des cancers colorectaux seraient attribuables aux 168 g de viande rouge que mangent en moyenne les Argentins chaque jour. Ils proposent donc de réduire la consommation de viande rouge, le risque devenant quasi nul pour moins de 70 g/semaine (Norat *et al.,* 2002).

Ces métaanalyses montrent que la consommation de viande rouge et de charcuteries est associée à une augmentation modérée du risque de cancer colorectal. Les études prospectives publiées après ces métaanalyses ont confirmé leurs conclusions (Santarelli *et al.,* 2008), notamment l'étude des 500 000 Américains de la cohorte NIH-AARP[2] (Cross *et al.,* 2007). Il n'est cependant pas étonnant qu'une majorité d'études épidémiologiques ne trouvent pas un risque significatif. En effet, pour un risque relatif « réel » légèrement supérieur à un, les risques obtenus dans les études de petite taille seront généralement non significatifs. Les études épidémiologiques prises dans leur ensemble suggèrent donc que la consommation de viande rouge et de charcuterie a un effet promoteur, modeste mais réel. Les études expérimentales sur les animaux confirment-elles cet effet, et permettent-elles d'expliquer comment la consommation d'une quantité importante de viande pourrait favoriser le cancer ? Nous présentons brièvement ci-dessous les hypothèses mécanistiques pouvant expliquer le lien entre viande et cancer colorectal, puis l'ensemble des études animales, en développant plus particulièrement celles qui ont été réalisées dans notre laboratoire.

▸▸ Viande et cancer colorectal : hypothèses sur les mécanismes

Les hypothèses mécanistiques pouvant expliquer l'effet délétère des viandes rouges et charcuteries sur le cancer mis en évidence par l'épidémiologie sont nombreuses. Des agents promoteurs proviendraient : des *graisses* (elles augmentent notamment l'excrétion d'acides biliaires détergents et agressifs dans le côlon) (Bruce, 1987), des

2. Étude de cohorte de l'association AARP (American Association of Retired Persons) sur six États américains.

Muscle_Viande.indd 248 07/09/2010 12:53:09

protéines (fermentées en amines, en phénols ou en sulfures d'hydrogène toxiques pour la muqueuse) (Visek et Clinton, 1991), du *fer* (induisant des radicaux libres génotoxiques) (Nelson, 2001), et des *composés N-nitrosés* (NOC) endogènes, dont certains sont cancérigènes (Bingham *et al.,* 1996). Enfin, la cuisson de la viande à haute température ou sur flamme nue génère des *amines hétérocycliques* ou des hydrocarbures aromatiques polycycliques cancérigènes (Sugimura *et al.,* 2004). Les hypothèses le plus souvent citées portent sur les graisses et les amines hétérocycliques.

Or, dans des études d'intervention chez l'homme, les régimes maigres ne changent pas l'incidence des tumeurs intestinales, suggérant que les graisses ne sont pas un promoteur majeur (Beresford *et al.,* 2006). De plus, la métaanalyse récente d'Alexander *et al.* (2009) confirme sur plus d'un million et demi de personnes que la consommation de graisses animales n'est pas un facteur de risque de cancer. Par ailleurs, le poulet grillé, qui contient plus d'amines hétérocycliques que les viandes rouges, n'est pas associé au risque de cancer (Heddle *et al.,* 2001). Certaines études épidémiologiques récentes recherchent si le risque associé aux amines hétérocycliques ne serait pas modulé par certains polymorphismes. En effet, on a pu montrer que les fumeurs avec une N-acétylase rapide associée à la consommation de viandes très cuites avaient un risque de cancer colorectal, accru par rapport aux « acétyleurs lents » (Lemarchand *et al.,* 2002). Les études de ce type sont cependant le plus souvent décevantes. Enfin, les sources alimentaires majeures d'hydrocarbures aromatiques polycycliques sont les céréales, non les viandes (Phillips, 1999). De façon plus générale, il nous semble qu'aucune de ces hypothèses ne peut clairement expliquer le lien entre consommation de viandes rouges et cancer du côlon.

▸▸ Cancer colorectal : études expérimentales chez des rongeurs

Nous avons répertorié avant 2004 douze études expérimentales portant sur l'effet d'un régime à base de viande rouge chez des rongeurs : aucune n'a montré un effet promoteur d'une viande chez les rongeurs. Au contraire, la consommation de viande protège rats et souris contre la cancérogenèse chimio-induite (Alink *et al.,* 1993 ; Belobrajdic *et al.,* 2003 ; Clinton *et al.*, 1979 ; Kettunen *et al.,* 2003 ; Lai *et al.,* 1997 ; McIntosh *et al.,* 1995 ; Mutanen *et al.,* 2000 ; Nutter *et al.,* 1983 ; Parnaud *et al.,* 1998 ; Pence *et al.,* 1995 ; 1998 ; Reddy *et al.,* 1976). Voici un très bref résumé du résultat de ces douze études :

– des régimes à base de viande de kangourou (23 %), de protéine de soja ou de caséine provoquent la même incidence tumorale chez des rats initiés par un cancérigène chimique (McIntosh *et al.,* 1995). De la même manière, des rats chimiquement induits et recevant de la viande de bœuf (20 %, crue ou grillée) ou un régime à base de soja ont la même incidence de tumeurs coliques (Clinton *et al.*, 1979) ;

– les souris chimio-induites soumises à un régime riche en protéines de bœuf (46 %) ont moins de tumeurs que des souris nourries avec un régime à base de caséine (Nutter *et al.,* 1983) ;

– les régimes très riches en protéines ou en graisses augmentent l'incidence de tumeur du côlon du rat chimio-induit, quelle que soit la source des protéines (Pence

Muscle_Viande.indd 249 07/09/2010 12:53:09

et al., 1995 ; Reddy *et al.,* 1976). Cependant, la viande de bœuf (60 % de viande cuite contenant 35 % d'eau) protège les rats de façon significative par rapport à la caséine (Pence *et al.,* 1995) ;
– en comparaison à de la caséine, la viande bovine très cuite (60 %, contenant 35 % d'eau et des amines hétérocycliques) diminue le risque de cancer du côlon chez des rats chimio-induits, dans un contexte de régime très gras. Le risque est au contraire augmenté en contexte maigre (Pence *et al.,* 1998) ;
– un régime contenant 50 % de bœuf maigre n'augmente pas l'incidence du cancer chez les rats préalablement initiés par un cancérigène chimique, par rapport à un régime à base de caséine et équilibré avec du citrate de fer (Lai *et al.,* 1997) ;
– un régime de type « humain », contenant 25 % de viande, provoque plus de cancers du côlon chez les rats qu'un régime de type « rongeur », sans viande (Alink *et al.,* 1993). Cependant, ces résultats ne sont pas la preuve d'une promotion spécifique par la viande, car les régimes « rongeurs » sont plus fibreux et moins gras que les régimes « humains » ;
– chez la souris Min (mutée pour APC[3]), un régime contenant 24 % de viande bovine induit une petite augmentation du nombre de tumeurs intestinales (Mutanen *et al.,* 2000). Toutefois, l'effet n'est pas significatif, bien que ce régime « viande » soit cinq fois plus gras que l'aliment des souris témoins ;
– les souris Min femelles recevant de la viande de bœuf ont moins de tumeurs que les témoins soumises à un régime sans viande (Kettunen *et al.,* 2003) ;
– la viande bovine grillée (30 % ou 60 %) ou le bacon n'augmentent pas le nombre ou la taille des foyers de cryptes aberrantes (des lésions précancéreuses), comparés à un régime témoin à base de caséine (Parnaud *et al.,* 1998). De plus, le bacon, qui multiplie par vingt l'excrétion fécale de composées N-nitrosés chez le rat, diminue la taille des foyers de cryptes aberrantes : cela suggère que les composés N-nitrosés ne sont pas promoteurs des tumeurs intestinales (Parnaud *et al.,* 2000) ;
– enfin, la viande de kangourou, quelle que soit la dose (10 %, 20 % ou 40 %), promeut les foyers de cryptes aberrantes par rapport aux protéines du petit-lait, mais celles-ci sont reconnues pour protéger contre la cancérogenèse (Belobrajdic *et al.,* 2003).

Cette discordance entre l'épidémiologie et les expérimentations animales est paradoxale : l'épidémiologie suggère que la viande rouge augmente un peu le risque de cancer, mais les expérimentations animales réalisées avant 2003 montrent un effet protecteur des viandes. Comment expliquer cette discordance ?

Ceci nous a conduit à explorer depuis 2003 une hypothèse nouvelle résumée dans la figure 18.1 et qui semble être confirmée depuis par l'épidémiologie (Larsson *et al.,* 2005 ; Lee *et al.,* 2004) : le *fer héminique,* abondant dans les viandes rouges mais presque absent des viandes blanches, serait un agent important de la promotion tumorale. Sesink *et al.* avaient montré en 1999 que l'hémine (hème chloré) induit à court terme une hyperprolifération des cellules épithéliales du côlon du rat (Sesink *et al.,* 1999). Nos études chez des rats initiés par un cancérigène montrent clairement que la viande bovine est promotrice des stades précoces de la cancérogenèse colique, dans un régime pauvre en calcium (Pierre *et al.,* 2004). L'effet promoteur dépend de

3. APC, pour *Adenomatous polyposis coli.* C'est un gène suppresseur de tumeurs impliqué dans la majorité des cancers du côlon.

Muscle_Viande.indd 250 07/09/2010 12:53:09

la teneur du régime en hème. Ainsi, si l'on compare les effets de rations alimentaires composées à 60 % de boudin noir, de bœuf ou de blanc de poulet, le boudin noir est plus promoteur que la viande de bœuf, elle-même plus promotrice que le blanc de poulet (Pierre *et al.,* 2004). Le fer est cependant un nutriment souvent limitant dans beaucoup de populations humaines, et il est particulièrement bien absorbé sous sa forme héminique. Par quel mécanisme ce nutriment indispensable peut-il favoriser le cancer ? Nous pensons actuellement que l'hème pourrait agir par deux mécanismes indépendants, la voie des aldéhydes et la voie des NOC (figure 18.1) :

– pour la voie des aldéhydes, Sawa *et al.* (1998) avaient montré *in vitro* qu'un mélange d'hémoglobine et d'acides gras polyinsaturés oxydés était suffisant pour induire la formation non enzymatique de radicaux peroxyls. Dans nos études chez le rat, la promotion de la cancérogenèse par l'hème est associée à un biomarqueur de la peroxydation lipidique (le DHN-MA) que l'on trouve dans l'urine des rats (Pierre *et al.,* 2004). L'excrétion urinaire du DHN-MA est également augmentée significativement dans l'urine de volontaires mangeant du boudin noir, très riche en hème (Pierre *et al.,* 2006). Les principaux aldéhydes issus de la lipoperoxydation sont le malondialdéhyde (MDA) et le 4-hydroxynonenal (4-HNE) (Marnett, 2000). Le MDA est mutagène, et forme des adduits à l'ADN. Cependant, le mécanisme de la promotion semble venir principalement d'une résistance sélective des cellules précancéreuses à la peroxydation lipidique induite par l'hème : le 4-hydroxynonenal induit la mort cellulaire (apoptose) des cellules normales, mais pas des cellules mutées sur le gène APC (Pierre *et al.,* 2007) ;

– la voie des NOC prédomine clairement lors de la consommation de charcuteries nitritées : chez le rat, l'effet promoteur des charcuteries passe par la formation de composés N-nitrosés (Santarelli *et al.,* 2010). Mais cette voie n'est pas limitée aux charcuteries ou aux rongeurs. Bingham *et al.* ont montré chez des volontaires qu'un régime riche en viande rouge (600 g/j *versus* 60 g/j) conduisait à une excrétion importante de NOC dans les selles (Bingham *et al.,* 1996). Cette formation endogène de NOC est spécifiquement due à l'hème (Cross *et al.,* 2003). Les NOC sont des composés alkylants, et leur présence entraîne la formation d'adduits mutagènes spécifiques dans les cellules de la muqueuse colique (Lewin *et al.,* 2006).

Ces effets délétères des viandes et charcuteries peuvent être inhibés par des nutriments protecteurs, au premier rang desquels se trouve le calcium, qui piège l'hème au niveau de la lumière intestinale (figure 18.1). Nous avons montré que l'effet promoteur de l'hémine chez le rat était complètement inhibé par un apport important de calcium et de certains antioxydants dans l'alimentation (Pierre *et al.,* 2003). Un supplément de calcium annulait l'effet promoteur de la viande bovine, le carbonate de calcium étant plus efficace que le phosphate de calcium (Pierre *et al.,* 2008). Cette hypothèse permet d'expliquer pourquoi aucune étude animale publiée avant 2004 n'avait pu démontrer l'effet promoteur de la viande rouge : les régimes contenant beaucoup de calcium, cela bloquait l'hème dans la phase insoluble du contenu intestinal. Par ailleurs, De Vogel *et al.* (2005) ont montré que la chlorophylle inhibait l'effet promoteur de l'hème. Notre équipe continue à explorer les effets inhibiteurs de nutriments et de microconstituants végétaux sur la lipoperoxydation et la N-nitrosation, pour pouvoir prévenir les effets délétères des viandes soit par l'ajout d'additifs dans les produits carnés, soit par la recommandation d'associer certains aliments protecteurs à la consommation de viande.

Muscle_Viande.indd 251 07/09/2010 12:53:09

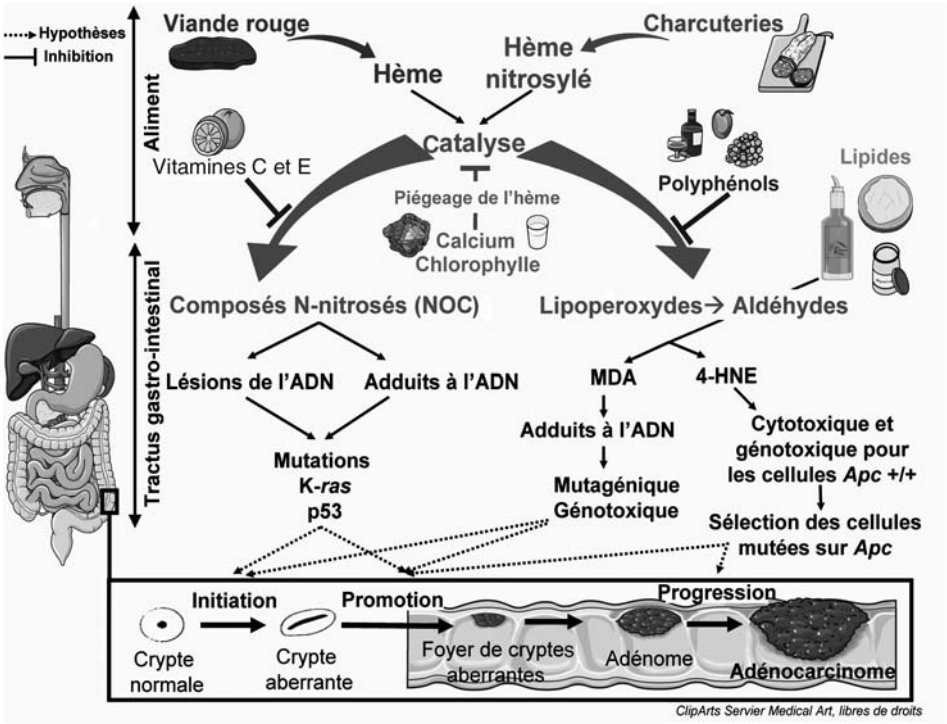

Figure 18.1. Mécanismes potentiels par lesquels l'hème de la viande favorise la cancérogenèse intestinale.

L'hème apporté par la viande rouge, en partie nitrosylé par les nitrites de la salive, et l'hème nitrosylé des charcuteries catalysent la formation de composés procancérogènes : les composés N-nitrosés (NOC) et les produits terminaux de la peroxydation des lipides alimentaires (aldéhydes). Certains NOC sont mutagènes et favorisent la formation d'adduits à l'ADN. Les aldéhydes formés, malondialdéhyde (MDA), et 4-hydroxynonenal (HNE), sont mutagènes ou sélectionnent les cellules précancéreuses mutées sur APC, ce qui promeut les tumeurs. Ces phénomènes toxiques peuvent être inhibés par le calcium ou la chlorophylle des aliments, qui piègent l'hème dans l'intestin, et par des vitamines et des polyphénols antioxydants et/ou antinitrosants. Ces inhibiteurs pourraient participer à la prévention des cancers par l'alimentation.

Autres cancers et viande

Après le cancer colorectal, les causes majeures de mortalité en France sont les cancers du sein (femmes), de la prostate (hommes) et du poumon (hommes fumeurs). Pour les cancers du sein, une métaanalyse des études de cohorte ne montre pas de lien net entre la consommation de viande et le risque de cancer (Missmer *et al.,* 2002), même si le risque est significatif dans certaines cohortes avec un effet très net des charcuteries (Taylor *et al.,* 2007). Quelques études suggèrent que la consommation de viande pourrait augmenter le risque de cancer de la prostate, mais l'excès de risque est faible (+ 10 %) et vient peut-être uniquement des graisses saturées.

Le suivi des 500 000 Américains de la cohorte NIH-AARP montre un excès de risque de cancers du foie (+ 61 %), de l'œsophage (+ 51 %), du colorectum (+ 24 %) et

Muscle_Viande.indd 252 07/09/2010 12:53:09

du poumon (+ 20 %), chez ceux qui mangent le plus de viande rouge, les cancers du côlon et du poumon étant favorisés également par les charcuteries (Cross *et al.,* 2007). La consommation de viandes est nettement associée avec le risque de cancer de l'estomac dans plusieurs études, les résultats les plus convaincants venant de l'étude Epic (Gonzalez *et al.,* 2006), dans laquelle la consommation totale de viande est associée à un RR de 3,5 (IC95 % 2-6). Les cancers du pancréas sont associés à la consommation de grandes quantités de viande, et de charcuteries dans des études de cohorte japonaises et américaines, avec des RR entre 2 et 3 pour la viande, et 1,5 et 2 pour les charcuteries. Concernant les autres types de cancer, les résultats épidémiologiques sont trop inconsistants pour permettre des recommandations.

Discussion et conclusion

Selon les études épidémiologiques, une consommation importante de viande rouge semble augmenter modérément le risque de cancer colorectal. Les recommandations au niveau international sont donc de limiter la consommation des viandes rouges, sans que les quantités maximales conseillées (300 g par semaine au niveau d'une population, et 500 g par semaine pour un adulte) soient bien étayées. Ces conseils, basés sur des données internationales, s'appliquent-ils en France ?

La consommation de viande rouge n'est pas plus faible en France qu'ailleurs (voir chapitre seize, « Effets des traitements technologiques sur la qualité des viandes »). Ainsi les femmes françaises de l'étude Epic consomment en moyenne 76 g/j de viande rouge (charcuterie comprise), ce qui est supérieur à 69 g/j, médiane des 23 centres Epic répartis en Europe (Norat *et al.,* 2005). La consommation moyenne des Français adultes en 1999 était estimée à 63 g/j de viande rouge « fraîche » et 38 g/j de charcuterie (Volatier et Dufour, 2006). Dans l'étude INCA2 (AFSSA, 2007a), publiée en 2007, la moyenne de consommation de viande rouge chez les adultes vivant en France est de 370 g par semaine, soit 53 g par jour. Elle est plus importante chez les hommes (460 g par semaine) que chez les femmes (285 g par semaine). Un quart de la population consomme plus de viande que ce que recommande le rapport du WCRF-AICR, soit au moins 500 g de viande rouge par semaine : 39 % des hommes et 13 % des femmes. La consommation moyenne de charcuterie est de 270 g par semaine, soit 38 g par jour. Les hommes consomment en moyenne 330 g par semaine, les femmes 215 g. Plus d'un quart de la population française adulte consomme au moins 50 g de charcuterie par jour. Par ailleurs, le risque relatif par gramme de viande semble similaire dans les études européennes et américaines (Larsson et Wolk, 2006). On ne peut donc incriminer les viandes américaines, pourtant nettement plus grasses que les nôtres (races bovines différentes, élevage sans herbe ni foin), ni disculper les viandes bovines françaises, souvent plus maigres et contenant des acides gras oméga – 3 pour les animaux élevés à l'herbe (Marmer *et al.,* 1984). En utilisant les effets globaux calculés dans les métaanalyses de Norat *et al.* (2002) et du rapport WCRF-AICR (2007), le quart de la population adulte française qui consomme plus de 500 g de viande rouge par semaine verrait son risque de cancer augmenter d'au moins 30 %. De la même façon, on peut estimer que le risque de cancer colorectal augmente d'au moins 20 % pour le quart des Français

Muscle_Viande.indd 253 07/09/2010 12:53:10

qui mangent plus de 50 g de charcuterie par jour. L'effet ainsi estimé peut sembler modeste, mais si on le rapporte à la centaine de nouveaux cas de cancer colorectal par jour en France, ces pourcentages pourraient correspondre à une dizaine de personnes tous les jours.

Il est intéressant de comparer ces risques à ceux d'autres comportements alimentaires, comme celui de manger des fibres alimentaires, dont l'effet protecteur est controversé. La consommation de 30 g/j de fibres est associée à un RR de 0,7 dans l'étude Epic, soit une diminution du risque de cancer colorectal de 30 % par comparaison avec la population consommant 15 g de fibres par jour (Bingham *et al.,* 2003). Le risque associé à la consommation de viande rouge en France semble donc du même ordre de grandeur que le risque associé au manque de fibres. L'augmentation du risque pour un type d'aliment donné ne peut être envisagée qu'en fonction des consommations des autres aliments, et il est difficile dans les différentes études d'isoler chaque composant du régime alimentaire. On peut cependant penser que les gros consommateurs de viande ou de charcuterie sont souvent des individus qui mangent peu de fibres. Ces risques « alimentaires » sont, par ailleurs, sans commune mesure avec des dangers bien établis comme celui du tabagisme (risque relatif de cancer du poumon de l'ordre de 10 à 20 selon le niveau et la durée de tabagie, soit 100 % à 200 % d'augmentation du risque), mais représentent toutefois un potentiel de prévention important vu la grande incidence du cancer colorectal.

Enfin, ces risques relatifs sont établis à partir des résultats d'études épidémiologiques, c'est-à-dire des études d'observation. Celles-ci ne permettent pas de prouver l'effet d'un aliment, car on ne peut éliminer tous les facteurs de confusion interférents. Tant que la preuve qu'un aliment cause (ou empêche) une maladie n'a pas été donnée par une expérimentation directe, on doit rester prudent sur les recommandations. C'est ainsi que l'effet protecteur du carotène sur les cancers épithéliaux semblait quasi certain d'après les études épidémiologiques convergentes, mais que les grandes études d'intervention Caret et ATBC[4] ont démontré l'effet contraire chez les fumeurs. Il serait cependant impossible, pour des raisons éthiques, de mettre en place un essai clinique pour montrer que la consommation de viande rouge est la cause de certains cancers. L'effet de l'arrêt de la consommation de viande serait acceptable éthiquement, mais bien difficile à réaliser d'une façon randomisée, en double aveugle, contre placebo. La seule solution d'expérimentation chez l'homme dans ce domaine semble de tester l'effet d'un supplément alimentaire qui bloque un mécanisme de la promotion tumorale par la viande (par exemple un supplément quotidien de carbonate de calcium qui bloquerait l'hème de la viande dans l'intestin).

En conclusion, les études d'observation montrent clairement que ceux qui consomment le plus de charcuteries et de viande rouge (bovine essentiellement) voient leur risque du cancer du côlon augmenter légèrement (20 % à 30 %). D'après les données de consommation des Français, il semble que l'effet des charcuteries soit équivalent à celui de la viande bovine. Les recommandations actuelles de l'INCA semblent

4. L'étude Caret (Beta Carotene and Retinol Efficacy Trial) et l'étude ATBC (Alpha-Tocopherol, Beta-Carotene Cancer Prevention Study) sont deux études cliniques chez des fumeurs américains (CARET) ou finlandais (ATBC).

Muscle_Viande.indd 254 07/09/2010 12:53:10

donc justifiées (INCA *et al.,* 2009), mais pourraient évoluer grâce à nos recherches. Nos études de cancérogenèse chez les rongeurs montrent que l'effet promoteur de la viande rouge est largement dû au fer héminique. Comme cet effet délétère est inhibé chez le rat par le calcium apporté par son régime alimentaire, cela permet de supposer qu'il suffirait de manger un aliment riche en calcium (produit laitier par exemple) au cours des repas carnés pour annuler leur effet promoteur. Cependant, cet effet reste à démontrer chez l'homme.

Muscle_Viande.indd 255 07/09/2010 12:53:10

Chapitre 19

Viande et nutrition protéique

Didier Rémond, Marie-Agnès Peyron
et Isabelle Savary-Auzeloux

Les protéines sont une composante indispensable de l'alimentation. Leur rôle nutritionnel est de fournir des acides aminés, de l'azote et de l'énergie. On les trouve à des teneurs variables dans les sources alimentaires (produits animaux et végétaux). La présence d'aliments riches en protéines est nécessaire dans une alimentation équilibrée pour assurer le maintien en bonne santé. Les viandes font partie de cette classe d'aliments. En plus de leur forte teneur en protéines, elles présentent un apport équilibré en acides aminés, relativement aux besoins de l'homme, et sont vecteurs d'autres nutriments important tels que les minéraux et les vitamines. Cependant, leur image positive auprès des consommateurs a été fortement dégradée ces dernières années par les crises sanitaires des filières viandes (encéphalite spongiforme bovine, grippe aviaire, dioxine, etc.) et par la mise en avant par des études épidémiologiques de liens potentiels entre la consommation de viande et l'apparition de certaines pathologies chroniques. Dans le cadre d'une situation d'abondance alimentaire, et compte tenu des connaissances actuelles en nutrition, on peut s'interroger sur le réel intérêt de la viande dans notre alimentation. C'est d'abord par la comparaison de la composition en nutriments des viandes à celle de régimes considérés comme équilibrés que peut être précisée la place de ces aliments dans une alimentation visant à préserver des carences et à prévenir l'apparition des pathologies. Enfin, en dehors de l'apport protéique et de l'équilibre en AA, la viande apporte également des composés (notamment des peptides) qui, en plus de jouer leur rôle de nutriments, sont susceptibles d'agir comme un signal et d'avoir une répercussion directe sur la physiologie.

Besoins en protéines de l'homme

Besoins globaux en protéines

Les protéines assurent un très grand nombre de fonctions vitales. Le maintien de leur fonctionnalité requiert un renouvellement permanent qui implique la destruction d'une fraction d'entre elles (plus de 250 g par jour chez l'adulte). Leur remplacement

Muscle_Viande.indd 257 07/09/2010 12:53:10

nécessite leur synthèse par l'organisme. Or, pour qu'une protéine soit synthétisée, il est nécessaire que soient présents simultanément tous les acides aminés (AA) qui la constituent. Une partie d'entre eux provient des protéines tissulaires détruites, mais le recyclage des AA libérés par cette protéolyse n'est pas complet, car une partie de ces AA est catabolisée. Ils doivent donc être remplacés. Si certains peuvent être synthétisés par l'organisme, d'autres (les neuf AA indispensables) ne peuvent l'être en quantités suffisantes. Il peut en être de même pour quelques autres AA (dits conditionnellement indispensables) dans certaines situations physiologiques ou pathologiques particulières. Ces AA doivent alors être apportés par l'alimentation.

C'est donc le remplacement des AA non réutilisés dans les tissus et de ceux perdus au niveau du tractus digestif qui constitue la principale composante du besoin protéique chez l'homme l'adulte. Certains états physiologiques induisent des besoins spécifiques. Ainsi en est-il de l'augmentation de la masse des protéines corporelles pendant la croissance ou chez certains sportifs, du développement du fœtus, de ses annexes et des réserves maternelles pendant la grossesse, de la sécrétion de protéines dans le lait pendant la lactation, de la réduction des capacités d'adaptation chez les personnes âgées. Outre leur utilisation pour la synthèse protéique, les fonctions spécifiques (fourniture d'énergie, prolifération cellulaire, transmission nerveuse ou protection) que possèdent plusieurs AA peuvent, pour certains d'entre eux, mettre en jeu des quantités considérables d'AA et constituer une nouvelle composante du besoin protéique. Par exemple, une importante quantité de cystéine est utilisée pour la synthèse du glutathion, un peptide jouant un rôle clé dans le contrôle des oxydations cellulaires et du stress oxydant.

Un consensus s'est dégagé pour admettre qu'un apport de 0,66 g de protéines de bonne qualité (voir paragraphe suivant, « Besoins en AA particuliers ») par jour et par kilo de poids corporel permet de maintenir la masse de protéines corporelles chez la moitié des sujets dans une population d'adultes (AFSSA, 2007a). Il en résulte que l'apport nutritionnel conseillé (ANC) en protéines de bonne qualité pour l'adulte est de 0,83 g/kg/j, ce qui permet de satisfaire les besoins de la quasi-totalité des personnes adultes. Cette valeur est nettement inférieure aux quantités actuellement consommées en France, qui se situent en moyenne au-dessus de 1,4 g/kg/j. Il faut cependant noter que l'ANC est établi à partir d'estimations fondées sur l'équilibre du bilan azoté, qui ne reflète que l'équilibre entre synthèse et dégradation des protéines, mais ne prend qu'incomplètement en compte les autres aspects du métabolisme des AA. L'ingestion d'une quantité de protéines légèrement supérieure à l'ANC peut ainsi être utile pour fournir suffisamment d'azote et permettre la synthèse des AA non indispensables impliqués dans d'autres voies que le métabolisme des protéines. De plus, lorsque la qualité des protéines est moindre (déséquilibre entre AA), il peut être nécessaire d'accroître l'apport global en protéines de façon à couvrir les besoins pour chacun des AA indispensables. Les individus sont capables de s'adapter à des apports en protéines nettement supérieurs à l'ANC. Bien qu'il soit difficile dans l'état actuel des connaissances de définir une limite supérieure de sécurité pour l'apport protéique, des apports inférieurs à 2,2 g/kg/j sont recommandés pour des sujets adultes.

Chez les personnes âgées, les besoins protéiques sont au moins aussi élevés que chez le jeune adulte, et probablement plus puisqu'un apport de 0,8 g de protéines par jour

Muscle_Viande.indd 258 07/09/2010 12:53:10

et par kilo de poids est généralement insuffisant. C'est pourquoi l'apport conseillé est fixé à au moins 1 g de protéines de bonne qualité par jour et par kilo de poids, en particulier pour ne pas aggraver la fonte musculaire. Cela pourrait correspondre à des besoins spécifiques en AA.

Chez les adultes pratiquant une activité physique ou sportive régulière, d'intensité modérée, les besoins sont ceux observés dans la population générale ; ils seront couverts par des apports de 0,8 g à 1 g de protéines de bonne qualité par jour et par kilo de poids. Pour les sportifs d'endurance et les personnes qui débutent une période d'entraînement, des apports de 1,5 à 2 fois ceux de la population peuvent être conseillés. Il en est de même pour les sportifs de force qui visent seulement à maintenir leur masse musculaire. En revanche, des apports supérieurs à 2 g/kg/j pourront être nécessaires pendant des périodes ne devant pas dépasser 6 mois si l'objectif est d'accroître la masse musculaire.

Besoins en AA particuliers

Au-delà de l'aspect quantitatif, la qualité de l'apport protéique est également importante. Les besoins moyens en AA indispensables ont pu être déterminés chez l'adulte. Ces estimations peuvent servir de référence pour mieux évaluer la capacité des aliments à satisfaire les besoins protéiques (tableau 19.1). Plus le profil en AA d'une protéine alimentaire sera proche du besoin de l'homme, plus la valeur nutritionnelle de cette protéine sera élevée.

Tableau 19.1. Besoins en acides aminés indispensables chez l'adulte et profils de référence en acide aminés indispensables pour les protéines alimentaires (d'après AFSSA, 2007b).

	Besoin mg/kg/j de protéines	**Profil de référence mg/g de protéines[a]**
Histidine	11	17
Isoleucine	18	27
Leucine	39	59
Valine	30	27
Lysine	15	45
Méthionine + cystéine	27	23
Phénylalanine + tyrosine	16	41
Thréonine	4	25
Tryptophane	18	6

[a] Estimé à partir d'un besoin en AA de 0,66 g/kg/j de protéines.

Muscle_Viande.indd 259 07/09/2010 12:53:10

Propriétés nutritionnelles des protéines de la viande

Teneurs en protéines et en acides aminés

La viande est un aliment hétérogène dont la composition varie selon l'origine de la chair, selon les muscles considérés, qui sont eux-mêmes complexes sur le plan structural et biochimique, et selon les préparations employées pour les transformer en aliments divers. Les viandes présentent cependant un certain nombre de caractéristiques nutritionnelles communes (Biesalski, 2005). Elles sont très riches en protéines (50 % à 80 % de l'énergie) et, avec le poisson, ce sont les aliments frais qui en contiennent le plus. Les teneurs en protéines des aliments sont usuellement calculées à partir de l'azote en se basant sur un facteur de conversion k de 6,25, basé sur une concentration moyenne théorique de 16 % d'azote dans les protéines. Cette valeur unique est largement discutée et controversée, en raison de l'importante variabilité de ce paramètre selon les sources alimentaires considérées. Le facteur k est souvent estimé à partir de la composition en AA de l'aliment et de sa teneur en azote, comme étant la moyenne de deux estimations (kp et ka) dérivant de calculs différents prenant ou non en compte la fraction non protéique de l'azote (Mariotti *et al.,* 2008). Sur la base de la composition en AA de 16 échantillons (8 pièces x 2 races), nous avons observé que pour la viande bovine ce facteur de conversion k est en fait égal à 5,55 (ka : 5,80 et kp : 5,30).

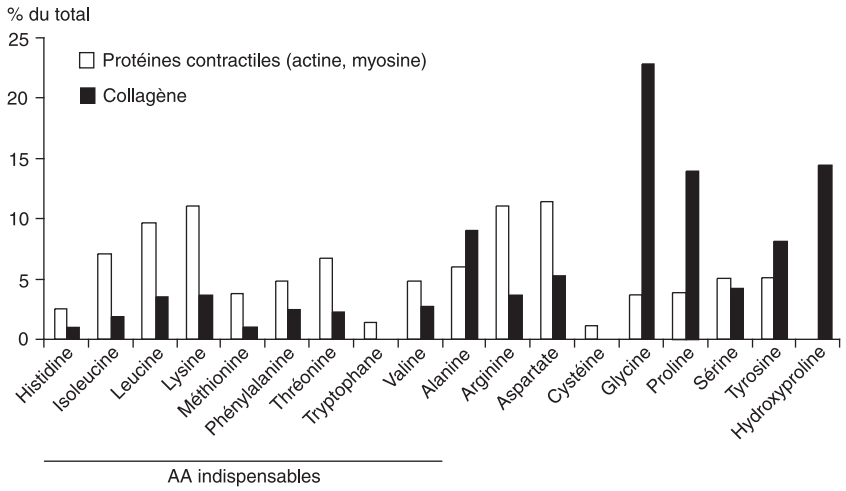

Figure 19.1. Composition (mole/100) en acides aminés des protéines contractiles et du collagène (d'après Tomé, 2008).

La viande est constituée d'une multitude de protéines et, parmi elles, il est possible de distinguer les protéines contractiles (environ 60 %, myosines, actines), les protéines sarcoplasmiques (environ 30 %) et les protéines du tissu conjonctif (environ 10 %). La composition en AA des différentes sortes de viandes est très semblable. Elle est essentiellement influencée par la teneur du muscle en collagène, dont la composition en AA est très particulière étant pauvre en AA indispensables (AAI), carencée

Muscle_Viande.indd 260 07/09/2010 12:53:10

en tryptophane mais riche en proline, hydroxyproline et glycine (figure 19.1). Ainsi, plus la viande est riche en collagène et moins elle contient d'AAI (figure 19.2). Il faut cependant noter que même pour des teneurs extrêmes en collagène (20 % dans la joue), l'impact sur la composition en AAI reste modéré (figure 19.3).

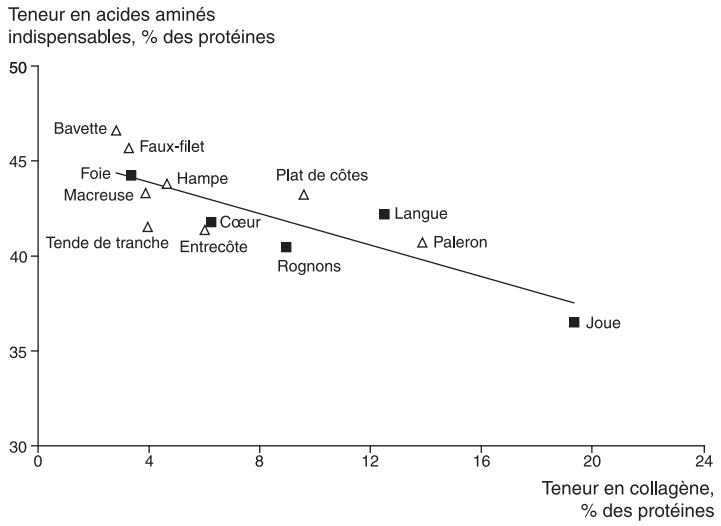

Figure 19.2. Relation entre les teneurs en collagène et acides aminés indispensables dans les viandes et abats de bovin.

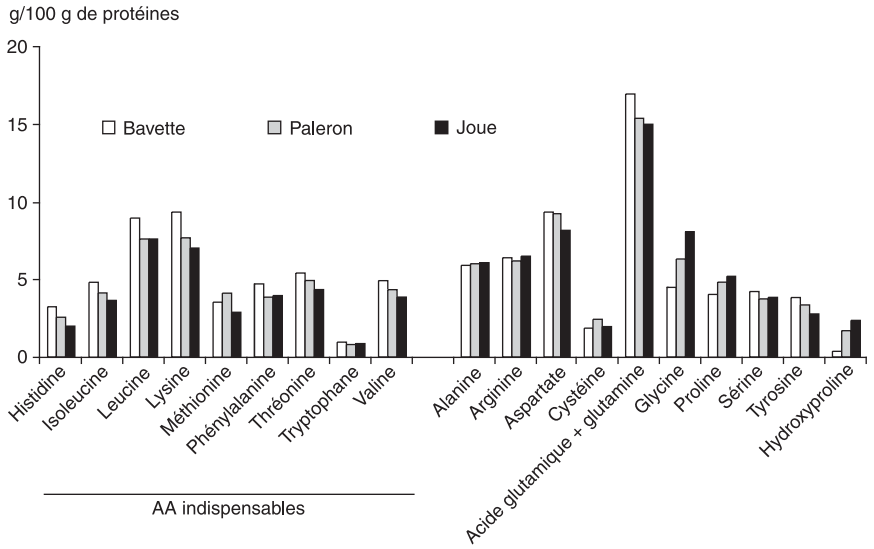

Figure 19.3. Composition en acides aminés de viandes et abats de bœuf se différenciant par leur teneur en collagène.

On peut noter que les protéines de la viande, par rapport aux autres sources de protéines alimentaires, sont particulièrement riches en lysine et en histidine, et que, globalement, leur équilibre en AAI est proche du besoin de l'homme, de l'enfant à

Muscle_Viande.indd 261 07/09/2010 12:53:10

l'adulte. Cela signifie que la composition des protéines de la viande en AA est en adéquation avec les besoins en AA de l'homme pour accroître ou renouveler les protéines corporelles. Il n'est donc pas nécessaire d'ingérer de grandes quantités de viande pour couvrir les besoins en chacun des AAI, contrairement à ce qui peut se produire lorsque les régimes ont une composition déséquilibrée en AA par rapport aux besoins en AAI. De plus, la forte teneur en lysine des protéines carnées en fait un complément utile pour suppléer à la carence relative en cet AA des protéines de céréales.

Digestion des protéines de la viande

Digestibilité

Chez l'homme, l'utilisation digestive des protéines de la viande mesurée sur l'ensemble du tractus digestif est très élevée (97-100 %, Young *et al.,* 1975). Cette valeur ne semble pas être affectée par la teneur en collagène de la viande (Laser-Reutersward *et al.,* 1982). Les mécanismes de la digestion sont très efficaces vis-à-vis de la plupart de ces protéines, et la digestibilité mesurée à la fin de l'intestin grêle semble également très élevée (94 % ; Silvester et Cummings, 1995). On peut ainsi estimer que la quasi-totalité des AA qu'apportent les protéines de la viande est absorbée. De plus, les viandes n'induisent pas de réactions notables au niveau du tractus digestif susceptibles d'accroître les pertes de protéines endogènes (sécrétions, desquamations de la muqueuse intestinale), comme cela peut se produire avec des aliments riches en fibres ou renfermant certaines lectines.

La digestibilité dans l'intestin grêle des protéines de la viande a été rarement mesurée, et il n'existe pas de travaux permettant d'évaluer l'impact des traitements technologiques sur ce paramètre. Cependant, de récents travaux réalisés *in vitro* suggèrent qu'il pourrait ne pas être négligeable. En effet, il a été montré que le degré d'hydrophobie, l'oxydation des protéines et l'agrégation moléculaire augmentent lors des traitements technologiques, et notamment lors de la cuisson. Dans ces conditions, l'activité des enzymes protéolytiques du tube digestif est fortement réduite (Santé-Lhoutellier *et al.,* 2008).

Vitesse de digestion

Il a été clairement montré que la cinétique de la digestion des protéines alimentaires conditionne l'efficacité de leur assimilation ; la cinétique optimale n'étant pas nécessairement la même pour tous les sujets. Par exemple, pour les personnes âgées, il semble préférable de concentrer l'apport journalier de protéines alimentaires sur un seul repas, ou d'ingérer des protéines rapidement digérées, de façon à accentuer l'augmentation de l'aminoacidémie postprandiale et relancer la synthèse protéique (Mosoni et Patureau-Mirand, 2003). À partir de ces observations, des stratégies nutritionnelles sont aujourd'hui développées pour lutter contre la fonte musculaire (sarcopénie) liée à l'âge. La viande pourrait, dans ce cadre, constituer un aliment très intéressant en raison de sa forte teneur en protéines très digestibles permettant

Muscle_Viande.indd 262 07/09/2010 12:53:10

de concentrer l'apport protéique sur un repas. Beaucoup d'études sur la cinétique de digestion ont été réalisées avec des protéines laitières (caséines, protéines du lactosérum), peu de données sont disponibles en ce qui concerne les protéines des produits carnés. Une étude récente sur des sujets âgés montre cependant que la viande peut être considérée comme une source de protéines rapidement digérée (Rémond *et al.,* 2007).

Impact de la mastication

Le rôle de la mastication est de déstructurer mécaniquement l'aliment ingéré et de permettre aux fragments alimentaires d'être mixés à la salive de manière à former le bol alimentaire. La digestion de l'aliment est ainsi initiée dès le compartiment oral. Une étude ancienne (Farrell, 1956) réalisée chez l'homme jeune relate un effet significatif de la mastication sur la digestibilité des produits carnés dans l'ensemble du tractus digestif.

Dans des conditions normales d'état dentaire, la mastication est une fonction qui s'adapte en permanence à la structure initiale de l'aliment et au bol qui se forme. Chez les personnes âgées, malgré l'allongement des séquences de mastication, les morceaux de viande déglutis sont moins déstructurés que chez des sujets jeunes (Mioche *et al.,* 2004), et la baisse d'efficacité masticatoire observée chez les personnes porteuses de prothèses complètes accentue encore la baisse de déstructuration des bols déglutis, quel que soit l'aliment ingéré (Mishellany-Dutour *et al.,* 2008 ; Yven *et al.,* 2005). À ce jour, l'impact de la mastication sur la digestibilité des protéines de la viande dans l'intestin grêle n'est pas encore documenté. Un temps de séjour plus long dans l'estomac pourrait permettre de compenser ce défaut de mastication (Pera *et al.,* 2002). Chez les personnes âgées, une baisse importante de l'efficacité masticatoire ralentit effectivement l'apparition des AA dans le sang (Rémond *et al.,* 2007). Ce ralentissement est dommageable pour les personnes âgées, dans la mesure où il s'accompagne d'une moins bonne utilisation des AA absorbés pour la synthèse protéique postprandiale. Ces travaux ont également permis de mettre en évidence l'existence d'une relation inverse entre le degré de déstructuration du bol alimentaire avant déglutition et l'utilisation des AA pour la synthèse protéique corporelle.

L'intérêt de la consommation de viande pour lutter contre la fonte musculaire chez les personnes âgées nécessiterait donc la prise en compte de leurs capacités masticatoires et le développement de textures et de formes de présentation adaptées, permettant ainsi à la viande de manifester tout son potentiel.

Place de la viande dans une alimentation équilibrée

Comme aucun des nutriments traditionnellement pris en compte pour établir un régime équilibré visant principalement à prévenir les carences n'est spécifique de la viande, il est possible de remplacer la viande par d'autres aliments apportant des protéines. C'est, en particulier, le cas des individus suivant des régimes végétariens. Toutefois, des difficultés peuvent apparaître pour couvrir les besoins en composés non protéiques présents dans la viande tels la vitamine B 12, le fer et le zinc chez

Muscle_Viande.indd 263 07/09/2010 12:53:10

les sujets ayant des besoins accrus (enfants en croissance, femmes enceintes ou allaitantes, personnes âgées, sportifs). L'addition de 100 g/j de viande maigre à un régime végétarien modifie peu l'apport en lipides et par voie de conséquence en acides gras saturés alors que les apports en protéines, en fer assimilable, en zinc, en vitamines B 3, B 6, B 12 et en cholestérol sont nettement augmentés. Dans le cas du cholestérol, l'impact du supplément fourni par la viande dépend de la quantité apportée par le reste du régime, lequel est largement conditionné par la part des autres aliments d'origine animale (œufs et produits laitiers notamment).

La prise en compte de l'ensemble des recommandations conduit, dans le cadre de l'utilisation des aliments usuels, à une consommation de viande (rouge ou autre) et de poisson qui ne doit pas être supérieure à 120 g/j de façon durable pour des adultes sains sans dépenses particulières. Dans ces conditions, la part des apports journaliers assurée par la viande est variable selon les nutriments. Elle est supérieure :
– à 60 % pour certains AAI, la vitamine B 12 et le zinc ;
– à 40 % pour les protéines, la vitamine B 3 et le cholestérol ;
– à 20 % pour le fer, le sélénium, la riboflavine, la vitamine B 6, l'acide pantothénique et les acides gras saturés.

Des apports de viande plus importants augmentent les apports en vitamine B 12, zinc, cholestérol et protéines, ce qui ne présente pas de risque particulier si l'augmentation est modérée, et peut même être intéressant pour les personnes âgées. Ainsi, la consommation de viande plus de quatre fois par semaine est associée à une réduction du risque de mortalité et d'accidents vasculaires chez des personnes d'au moins 75 ans (Jamrozik *et al.,* 2000). Toutefois, une augmentation excessive (consommation > 150-200 g/j, notamment de viandes grasses) conduit à des déséquilibres plutôt par excès en certains nutriments dont la viande est riche, comme le fer, les acides gras saturés, le cholestérol, que par carence, car les quantités d'aliments (ou d'énergie) substituées sont faibles.

Les résultats souvent contradictoires des études sur les relations entre consommation de viande de boucherie et pathologies, comme le cancer colorectal (Ferguson, 2010), peuvent en partie s'expliquer par le fait que, dans les études épidémiologiques, il est difficile de tenir compte de la prédisposition individuelle (Küry *et al.,* 2007) et d'autres facteurs environnementaux non contrôlés. Toutefois, la mise en évidence d'une association suggère un risque. Pour ces raisons, une recommandation limitant la consommation de viande rouge (bœuf, porc, agneau, veau, cheval) à 700-750 g de viande fraîche par semaine a été proposée (WCRF-AICR, 2007 ; PNNS, 2009), en alternance avec les viandes blanches et le poisson.

▸▸ Valeur santé des protides de la viande : les peptides bioactifs

De plus en plus d'études démontrent les effets physiologiques de certains peptides présents dans l'aliment, ou produits par la digestion des protéines alimentaires, sur l'activité du tractus digestif ou d'autres fonctions physiologiques (activité antihypertensive, opioïde, immuno-modulatrice, anxiolytique). Parmi les peptides présents dans les aliments, certains sont préformés et abondants dans le substrat alimentaire

Muscle_Viande.indd 264 07/09/2010 12:53:10

originel, et leur synthèse n'emprunte pas les voies habituelles de la synthèse et de la dégradation des protéines ; ce sont, par exemple pour les viandes, la carnosine et le glutathion. D'autres sont présents à l'intérieur des protéines et peuvent être libérés lors des procédés de transformation des aliments ou lors de la digestion intestinale.

Carnosine

La carnosine est un dipeptide (β-alanine-L-histidine) présent exclusivement dans les tissus animaux. Elle est particulièrement abondante dans le cerveau et le muscle squelettique des mammifères. Sa concentration plus élevée dans les muscles à métabolisme glycolytique (Rao et Gault, 1989) peut varier avec l'âge et/ou avec l'alimentation (Purchas et Busboom, 2005 ; Watanabe *et al.,* 2004). La concentration en carnosine dans la viande est globalement peu affectée par le mode de maturation et la cuisson (Bauchart *et al.,* 2006 ; Savary-Auzeloux *et al.,* 2006).

La principale activité biologique de la carnosine semble être son pouvoir tampon (Abe, 2000) qui permet, par exemple, de neutraliser la diminution du pH intracellulaire liée à la production d'acide lactique dans les muscles où la glycolyse anaérobie est particulièrement active. Ainsi, chez le sportif, l'augmentation de la concentration en carnosine dans les muscles semble pouvoir atténuer la fatigue après des exercices intensifs (Hill *et al.,* 2007). Cependant, son effet sur les performances sportives proprement dites est controversé (Hoffman *et al.,* 2006 ; Kendrick *et al.,* 2008). La carnosine présente également des propriétés antioxydantes du fait de sa capacité à fixer des ions métalliques divalents et à piéger les radicaux libres (Guitto *et al.,* 2005). De plus, elle semble capable de réduire les aldéhydes formés à partir des acides gras insaturés lors d'un stress oxydant. Elle aurait également un rôle prépondérant dans la protection contre la glycation et la réticulation des protéines (Hobard *et al.,* 2004). Cette réticulation des protéines interfère avec leur fonction tissulaire et peut conduire à des agrégations de matériel cellulaire sous forme de plaques. Ainsi, la carnosine pourrait jouer un rôle important dans la prévention des complications secondaires liées au diabète (Lee *et al.,* 2005) et dans la protection contre les désordres neurodégénératifs tels que la maladie d'Alzheimer (Hipkiss, 2007). Les régimes riches en carnosine pourraient donc, de ce point de vue, présenter un caractère positif pour les personnes âgées (Hipkiss, 2006).

En raison de la position spécifique du groupement aminé de la β-alanine, la carnosine n'est pas dégradée par des dipeptides hydrolases, mais par deux enzymes spécifiques appelées aminoacyl-histidine dipeptidases ou carnosinases. Malgré l'activité des carnosinases de l'intestin grêle (Lenney, 1976) et du sérum (Jackson *et al.,* 1991), l'ingestion de viande bovine provoque chez l'homme une augmentation rapide de la concentration plasmatique en carnosine (Park *et al.*, 2005). Environ un cinquième de la carnosine ingérée lors d'un repas de viande est effectivement absorbé et libéré dans le compartiment sanguin (Bauchart *et al.,* 2007b). Cette absorption est associée à une augmentation dans le sérum du pouvoir tampon qui n'est pas lié au bicarbonate (Susuki *et al.,* 2006) et de la capacité antioxydante (Antonini *et al.,* 2002). De plus, même si la carnosinase sérique hydrolyse une part importante de la carnosine absorbée, la disponibilité en ses précurseurs, histidine et surtout Đ-alanine, pourrait

Muscle_Viande.indd 265 07/09/2010 12:53:10

être suffisante pour assurer une augmentation de la synthèse et de la concentration en carnosine dans le muscle squelettique de l'homme (Harris *et al.*, 2006).

Glutathion

Le glutathion est un tripeptide (GSH : L-Ð-glutamyl-L-cysteinyl-glycine) dont la concentration est très élevée dans le foie, mais également importante dans le muscle squelettique. Contrairement à la carnosine, le GSH n'est pas spécifique aux produits animaux ; on en trouve également des quantités importantes dans des végétaux tels que le brocoli et les épinards (Wierzbicka *et al.,* 1989). Sa concentration dans la viande varie en fonction du type de muscle et de la conduite alimentaire (Savary-Auzeloux *et al.,* 2008), et diminue lors des traitements technologiques (Bauchart *et al.,* 2006). Du fait de la présence d'une fonction thiol sur le radical de la cystéine, le glutathion peut exister sous une forme réduite (GSH) ou sous une forme oxydée (GSSG). Le GSH constitue le principal antioxydant hydrosoluble des cellules animales. Il piège efficacement les radicaux libres, protégeant ainsi les cellules des dommages liés aux espèces réactives de l'oxygène (ROS). Les changements de concentrations en GSH et GSSG reflètent directement les altérations de leur potentiel redox. Le glutathion joue également un rôle dans la détoxication des xénobiotiques, dans le métabolisme de nombreuses molécules (leucotriènes, prostaglandines, formaldéhyde, méthylglyoxal, oxyde nitrique, etc.) et dans la régulation de l'expression et/ou l'activation de facteurs de transcription sensibles à l'oxydation et nécessaires au fonctionnement de la réponse antioxydante (Wu *et al.,* 2004). La déficience en glutathion favorise le stress oxydant, qui joue un rôle clé dans le vieillissement et la genèse de nombreuses pathologies (Alzheimer, Parkinson, inflammation intestinale, etc.). Les études chez l'homme et chez l'animal montrent qu'une alimentation protéique adéquate est cruciale pour maintenir l'homéostasie du glutathion.

Il semble qu'une part du glutathion alimentaire puisse être absorbée intacte (Hagen *et al.,* 1990) et ainsi participer à l'alimentation du compartiment intracellulaire en GSH des tissus périphériques (Favilli *et al.,* 1997). De plus, le GSH joue un rôle important dans le maintien de l'intégrité de la muqueuse intestinale (Mårtensson *et al.,* 1990), et le GSH apporté par l'alimentation, en plus du GSH d'origine biliaire, participe à la réduction des peroxydes lipidiques présents dans la lumière intestinale (Yee et Williams, 1992).

Peptides libérés lors de la digestion

En dehors de l'action de la carnosine et du glutathion, peu d'études sont à ce jour disponibles sur la potentialité des protéines de la viande à constituer des sources intéressantes d'autres peptides bioactifs, l'activité biologique la plus recherchée ayant été l'activité antihypertensive basée sur l'inhibition de l'enzyme de conversion de l'angiotensine (ACE). Cette activité semble pouvoir se manifester dans des conditions normales d'alimentation, des études menées chez l'homme ayant montré une baisse significative de la pression artérielle par rapport à un groupe témoin, suite

Muscle_Viande.indd 266 07/09/2010 12:53:10

à l'ingestion répétée de lait fermenté qui contenait des peptides antihypertenseurs (Hata *et al.,* 1996 ; Seppo *et al.,* 2003).

Plusieurs peptides inhibiteurs de l'ACE ont ainsi été mis en évidence dans des hydrolysats contrôlés de protéines musculaires : à partir de muscle squelettique hydrolysé avec de la thermolysine (Arihara *et al.,* 2001), de myosine hydrolysée avec de la thermolysine (Nakashima *et al.*, 2002), de troponine C hydrolysée avec de la pepsine (Katayama *et al.,* 2008), et de protéines sarcoplasmiques hydrolysées par un mélange thermolysine, protéinase A et protéase type XIII (Jang et Lee, 2005). Une étude *in vivo* sur animal modèle a montré que, suite à l'ingestion de viande de bœuf, un nombre important de peptides est libéré de façon reproductible lors de la digestion, et que beaucoup d'entre eux contiennent des séquences d'acides aminés connus pour avoir une activité inhibitrice de l'ACE (Bauchart *et al.,* 2007a). Pour exprimer leur activité au niveau périphérique, ces peptides doivent cependant être libérés intacts par l'action des peptidases de la muqueuse, entrer dans la circulation sanguine et être résistants aux peptidases plasmatiques. La possibilité d'une absorption de dipeptides antihypertensifs a été démontrée chez l'homme suite à une administration orale du dipeptide Val-Tyr (Matsui *et al.,* 2002). Cependant, l'importance d'une telle absorption lors de l'ingestion de protéines alimentaire, renfermant un di ou tripeptide bioactif n'a pour l'instant jamais été rapportée. Néanmoins, il a été montré qu'une substitution partielle des glucides alimentaires par de la viande rouge permettait d'abaisser la pression sanguine chez des personnes hypertensives (Hodgson *et al.,* 2006).

Conclusion

Bien qu'elles ne soient pas strictement nécessaires dans l'alimentation humaine, les viandes présentent des propriétés nutritionnelles (notamment un très bon équilibre en acides aminés indispensables, et des teneurs élevées en vitamine B et minéraux) qui en font un aliment important pour une alimentation équilibrée. En quantités mesurées, cet aliment, associé aux autres aliments d'un régime équilibré (riches en légumes, féculents et fruits, avec des apports suffisants en produits laitiers), permet la prévention d'éventuelles déficiences en vitamine B 12, fer, zinc et sélénium. Les recherches récentes mettent en avant de nouvelles propriétés nutritionnelles qui devraient conduire à conforter sa participation dans la constitution de régimes favorables à la santé et au bien-être. Par exemple, les progrès des connaissances sur les peptides bioactifs pourraient entraîner une réévaluation de la notion de qualité nutritionnelle des protéines alimentaires (traditionnellement fondée sur leur composition en AAI et leur digestibilité) en y intégrant d'autres propriétés susceptibles d'exercer un impact favorable à la santé. Ainsi, par sa teneur en carnosine (pouvoir tampon, antioxydant, etc.) et la potentialité de ses protéines à libérer des peptides bioactifs, notamment antihypertenseurs, la viande pourrait présenter de nouveaux atouts nutritionnels. De plus, sa forte teneur en protéines et sa vitesse de digestion élevée en font un aliment de choix pour les personnes âgées dans le cadre des stratégies nutritionnelles développées pour contrecarrer la fonte musculaire liée au vieillissement.

Muscle_Viande.indd 267 07/09/2010 12:53:10

La digestion dans l'intestin grêle (produits terminaux, vitesse), jusque-là peu étudiée, est un point clé dans la progression de nos connaissances sur les protéines de la viande non seulement en ce qui concerne la vitesse de mise à disposition des nutriments et la nature des produits terminaux libérés (peptides), mais également sur la quantité de protéines incomplètement digérées dans l'intestin grêle entrant dans le côlon. Ces résidus de la digestion des protéines pourraient influer sur la composition de la flore microbienne du côlon et les produits de son métabolisme. Les effets de ces modifications sur la santé seront à préciser. Enfin, il ne faut pas oublier que la viande est le plus souvent ingérée après différentes préparations et cuissons, et que l'impact de ces procédés technologiques sur les différents paramètres de la digestion (digestibilité, vitesse de digestion, peptides libérés) nécessite d'être approfondi.

Muscle_Viande.indd 268 07/09/2010 12:53:10

Chapitre 20

Consommation de viande de ruminant : entre renouveler l'offre finale et communiquer sur les systèmes de production

Pierre Sans et Guy de Fontguyon

Introduction

Les viandes tiennent une place centrale dans le modèle alimentaire français actuel. Depuis le XIXe siècle, leur consommation s'est diffusée avec l'augmentation du pouvoir d'achat des habitants et a souvent été associée à des vertus positives (force, santé, raffinement, etc.). Pourtant, les trois dernières décennies ont été le terrain de changements notoires dans la structure des produits carnés consommés et d'une relative dégradation de l'image des viandes peu transformées, comme celles issues de ruminants. Cette contribution a pour objet de rappeler les principales évolutions observées en France quant à la consommation des viandes bovines et ovines durant cette période, et d'en préciser les déterminants à partir de travaux récents issus des différents champs disciplinaires (économie, sociologie, anthropologie, etc.).

Les sources d'information sur la consommation des viandes

On peut distinguer trois grands types de sources : les bilans, les données d'enquêtes ponctuelles (au niveau des ménages ou des individus) et les données de panel.

Muscle_Viande.indd 269 07/09/2010 12:53:10

Les bilans alimentaires

On évalue la consommation apparente d'une denrée agricole à partir de ses ressources et de ses emplois. Cette quantité divisée par la population totale (au 1er juillet) fournit une estimation de la consommation par habitant. La consommation estimée par cette méthode concerne l'ensemble de la consommation des ménages ordinaires (à domicile et hors du domicile) et la consommation des institutions (pensionnats, hôpitaux, armée, prisons, institutions religieuses, etc.) (Caillavet *et al.,* 2006). Les données produites par les pays sont centralisées par l'Organisation de coopération et de développement économique (OCDE) et publiées en France par le service de la statistique et de la prospective (SSP) du ministère de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Pêche. En ce qui concerne les viandes, on utilise comme indicateur la consommation intérieure brute (CIB) définie comme :

CIB = abattages redressés + importations – exportations – variation de stock

avec abattages redressés = abattages contrôlés + estimation des abattages non contrôlés. Elle est exprimée en tonne équivalent carcasse (c'est-à-dire en tonne de carcasses parées) ou en kg équivalent carcasse par habitant lorsqu'elle est ramenée à l'individu.

Il est important de souligner que cette méthode constitue davantage une évaluation des disponibilités que des consommations réelles (d'où son nom de consommation apparente). En effet, l'ensemble des pertes n'est pas déduit (découpe, stockage, préparations domestiques, utilisation hors circuit de l'alimentation humaine), ce qui conduit à une surestimation de la consommation humaine réelle. À titre d'exemple, on estime le coefficient de rendement à 68 % pour les gros bovins, 74 % pour le veau et 64 % pour l'agneau. Autrement dit, une consommation apparente de 25 kg d'équivalent carcasse (EC) de gros bovin correspond à 25 x 0,68, soit 17 kg de viande comestible. Cette évaluation présente cependant l'intérêt d'être facilement reproductible d'un pays à un autre, ce qui en fait la méthode de référence dès lors que l'on souhaite comparer des consommations et étudier des séries de données relatives à de longues périodes.

Les enquêtes périodiques sur les ménages : l'enquête de l'Insee Budget de famille

Réalisée tous les cinq ans par l'Insee, l'enquête Budget de famille (BDF) a pour objectif d'évaluer la totalité des dépenses des ménages (achats de biens et de services, investissements et transferts) ainsi que l'ensemble des ressources des ménages. L'enquête porte sur un échantillon représentatif d'environ dix mille « ménages ordinaires » français (métropole et DOM). Elle exclue les « ménages collectifs » constitués des personnes vivant dans les maisons de retraite, les communautés religieuses, les foyers d'étudiants ou de travailleurs…

Elle constitue une source de données intéressante en raison de sa couverture à la fois large et détaillée des dépenses et ressources ainsi que du caractère homogène dans le temps de la méthodologie employée (depuis 1979 avec un rythme quinquennal). Pour ce qui concerne les dépenses alimentaires, la collecte d'informations porte

Muscle_Viande.indd 270 07/09/2010 12:53:10

sur 14 jours consécutifs : chaque membre du ménage est invité à enregistrer ses dépenses à l'aide de carnets de compte ainsi que, depuis 2005, les quantités achetées. L'étalement de l'enquête sur toute l'année (en répartissant équitablement l'échantillon sur huit « vagues » d'enquête) permet d'éliminer les variations saisonnières de consommation.

Les dépenses et ressources peuvent être analysées au regard des nombreuses caractéristiques socio-démographiques des ménages recueillies durant l'enquête. La limite de cette enquête réside dans la faible durée d'observation de chaque ménage (14 jours), comme le soulignent Caillavet *et al.* (2006) : *« Les achats effectués pendant la durée de l'enquête ne correspondent pas toujours à la consommation de la même période, en particulier pour les produits stockables. Le même problème se pose également pour les produits achetés et consommés de façon peu fréquente. »*

Les enquêtes de consommations individuelles

Menées essentiellement à des fins épidémiologiques (nutrition, prévention des risques, etc.), elles n'ont généralement pas une périodicité régulière. Les plus utilisées en France, en terme de valorisation des résultats dans le champ des viandes, sont :
– l'enquête Individuelle et nationale sur les consommations alimentaires (INCA), réalisée en 1998-1999 par l'Observatoire des consommations alimentaires de l'AFSSA (Agence française de sécurité sanitaire des aliments) et le Crédoc (Centre de recherche pour l'étude et l'observation des conditions de vie), sur un échantillon d'environ 3 000 individus (adultes et enfants/adolescents) ;
– l'enquête sur les Comportements et les consommations alimentaires des Français (CCAF), réalisée en 2002-2003 par le Crédoc auprès d'un échantillon de 3 000 individus (adultes et enfants/adolescents) ;
– les consommations alimentaires individuelles effectives, quels que soient les occasions et les lieux de consommation, sont enregistrées au moyen d'un carnet tenu pendant sept jours consécutifs. Ces enquêtes présentent deux atouts : l'observation exhaustive des consommations et le relevé au niveau individuel.

Les données de panel d'achat des ménages

En France et pour les viandes, le panel le plus utilisé est celui des « produits frais » de TNS (par exemple le panel Sécodip). Il est constitué d'un échantillon de 12 000 ménages qui déclarent les caractéristiques des produits qu'ils achètent pour leur consommation habituelle à domicile (quantités achetées, sommes dépensées, lieux d'achat, etc.). Les données sont centralisées et traitées par TNS qui propose toutes les quatre semaines une compilation d'indicateurs permettant de suivre l'évolution de la consommation en volume et en valeur, pour l'ensemble de la population ou selon les caractéristiques sociologiques et géographiques des ménages, ou encore selon différents canaux de distribution. Pour alléger le travail des panélistes, seulement 7 500 ménages déclarent leurs achats de viandes et charcuteries à poids variable (dans des conditionnements avec codes barres ou non).

Les panels présentent trois avantages importants (Caillavet *et al.,* 2006). La durée d'observation des ménages (4 ans en moyenne) permet d'avoir une bonne

Muscle_Viande.indd 271 07/09/2010 12:53:11

correspondance entre les achats et la consommation au domicile. De plus, ces données permettent d'observer des modifications d'achat sur le court terme en raison de la permanence des enregistrements. Enfin, la finesse des informations recueillies (référence précise du produit) en fait un outil de choix pour l'analyse des tendances de consommation à un niveau détaillé de nomenclature. La limite de cette source tient à la couverture partielle de la consommation des ménages (non prise en compte de la consommation hors domicile).

Évolution de la consommation

Niveau de consommation (en quantités)

Dans un contexte d'augmentation de la consommation de viandes et produits carnés entre 1970 et 2008, la place occupée par celles provenant de ruminants a diminué (figure 20.1). Elles représentaient au début de cette période 42,5 % du total des viandes consommées (viandes de boucherie et volailles), contre 32,7 % en 2008. Cette évolution s'explique essentiellement par l'érosion de la consommation des viandes bovines. La viande de gros bovins a ainsi vu sa consommation passer en France de 26,1 kg EC/hab/an en 1984 (point culminant) à 21,1 kg en 2008. La consommation de la viande de veau est passée quant à elle de 7,6 kg en 1970 (point culminant) à 4,0 kg en 2008. La viande ovine a connu une évolution assez similaire, bien que plus réduite par son ampleur (3 kg en 1970, 5,6 kg en 1991 et 3,7 kg en 2008).

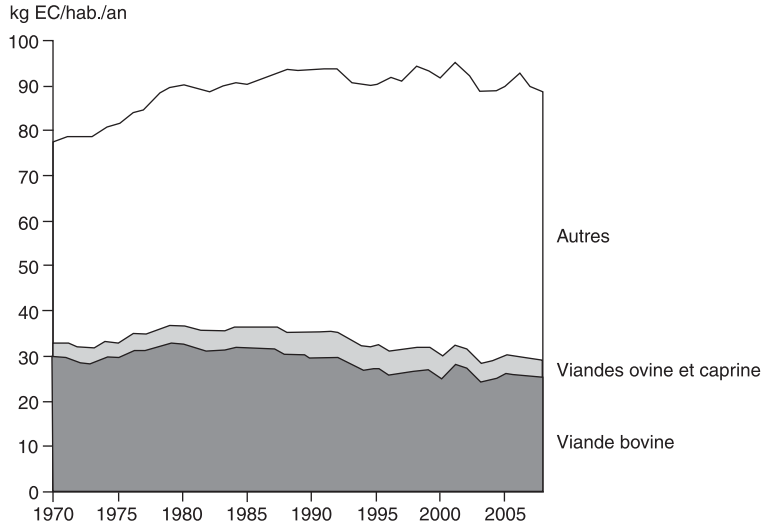

Figure 20.1. Évolution de la consommation intérieure brute (CIB*) de viande entre 1970 et 2008** (d'après SSP, FranceAgriMer).

* CIB = abattages contrôlés redressés – solde du commerce extérieur de viandes + variation de stock de viandes entre le premier et le dernier jour de l'année considérée.

** À partir de 1995, les consommations incluent les DOM. Valeur 2008 estimée.

Muscle_Viande.indd 272 07/09/2010 12:53:11

Ces tendances sont confirmées par les enquêtes individuelles (CCAF-CIV, 2004 ; INCA, 1999) ; un Français adulte consommerait en 2003 26,6 g/j de viande de gros bovin, 4,9 g de viande de veau et 4,8 g de viande ovine (Raude, 2008). Ramenée à l'année, la consommation de viande de gros bovin serait donc de 9,7 kg/an (contre environ 13,6 kg de viande comestible avec la méthode des bilans…).

En dépit de ces baisses, les Français restent parmi les premiers consommateurs de viande bovine de l'Union européenne. La consommation de viande ovine française est également supérieure à la moyenne européenne.

Niveau des dépenses en produits carnés et évolution de leur structure

Les évolutions observées quant aux quantités se retrouvent pour les dépenses engagées. Ainsi, selon les données de l'enquête Budget de famille (BDF), la dépense en produits carnés pour la consommation à domicile, exprimée en Đ base 2005, a diminué entre 1995 et 2005, passant de 601 € à 475 € par personne (figure 20.2). La baisse est marquée entre 1995 et 2000.

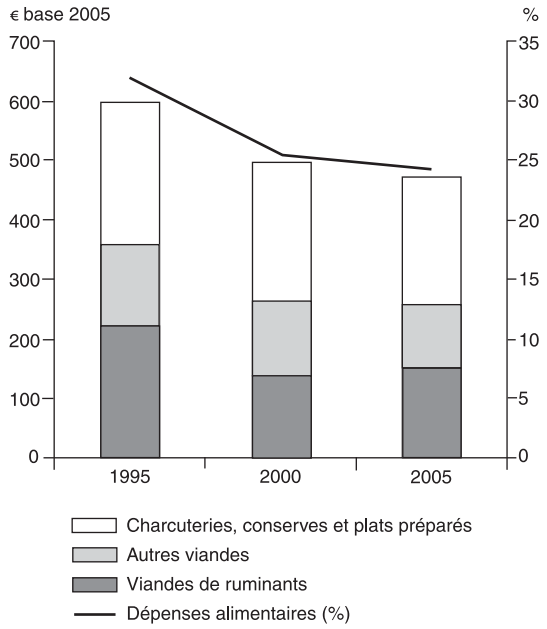

Figure 20.2. Dépenses annuelles par personne pour la consommation à domicile de produits carnés (en Đ base 2005) et part dans les dépenses d'alimentation (hors boissons alcoolisées) (d'après Sans et de Fontguyon, 2008).

En 2005, ce poste de dépenses représentait 24,3 % du budget alimentaire (hors boissons alcoolisées), contre 32 % en 1995. La structure des dépenses en produits carnés a évolué légèrement : la part consacrée aux achats de viande de ruminant a diminué (passant de 36,9 % à 31,8 % des dépenses en produits carnés) au profit du poste

Muscle_Viande.indd 273 07/09/2010 12:53:11

« charcuteries, conserves et plats préparés ». Le poste « autres viandes » (cheval, porc, volaille, lapin et gibier) est resté stable sur la période (22,7 % en 2005 contre 22,8 % en 1995).

Déterminants des évolutions

Classiquement, deux grands types de facteurs peuvent être incriminés lorsqu'on observe une évolution de la consommation d'un produit : des facteurs économiques (prix et revenus) et des facteurs non économiques (facteurs démographiques ou sociologiques).

Effet des facteurs économiques

Effet du revenu

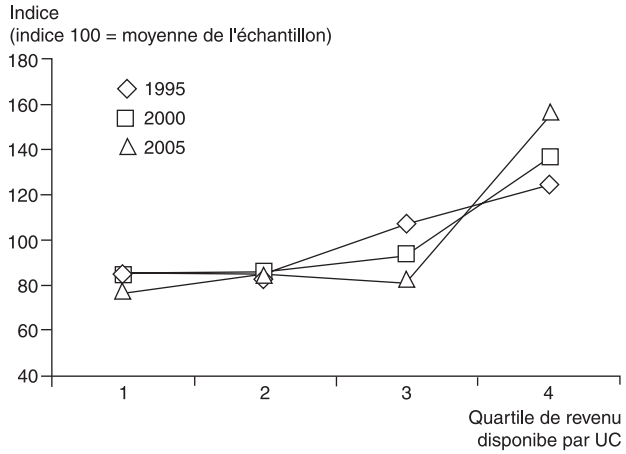

Figure 20.3. Évolution de l'indice des dépenses annuelles par UC pour la viande ovine (fraîche et surgelée), selon le quartile de revenu disponible par UC du ménage (d'après Sans et de Fontguyon, 2008).

Dans les pays à économie développée, le revenu ne semble plus être une contrainte majeure en ce qui concerne les quantités achetées dans la consommation alimentaire globale ; il influerait davantage sur la qualité des produits acquis (Mainsant et Porin, 1997 ; Pothérat, 1997). Cependant, il semble en être différemment pour la viande bovine. Les disparités de consommation seraient encore bien expliquées par les différences de revenus, au moins jusqu'à la fin des années 1990 (Combris, 1997 ; Mainsant *et al.,* 1997) :

– les quantités achetées par les ménages sont corrélées positivement au revenu. Une baisse du prix unitaire de la viande bovine rendrait possible une augmentation de la consommation dans les foyers modestes ;

– la qualité des morceaux achetés (estimée par le prix au kg) est également corrélée positivement au revenu.

Muscle_Viande.indd 274 07/09/2010 12:53:11

À titre d'exemple, avec les données 1995-2005 de l'enquête BDF, un effet positif du revenu sur les dépenses est nettement observé pour les viandes de gros bovin, de veau et d'ovin, mais à des degrés variables. En viande ovine, seul le dernier quartile de revenu disponible par UC présente une dépense supérieure à la moyenne de la population (figure 20.3).

Effet du prix

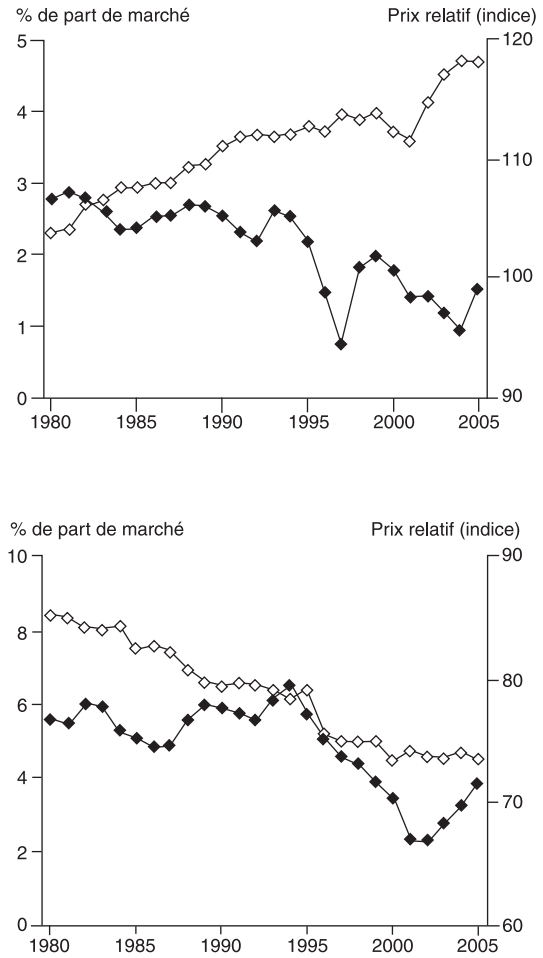

Figure 20.4. Évolution des parts de marché et des prix relatifs de la viande hachée fraîche (à gauche) et celles de gros bovin à bouillir et à braiser (à droite) entre 1980 et 2005 (d'après données Inra du panel TNS).

La hausse du prix relatif a un effet défavorable sur la part de marché, notamment pour des viandes chères non transformées comme le bœuf à griller, et constitue l'un des facteurs expliquant la baisse de la part de marché de la viande bovine. Il est cependant important de raisonner par type de viande, d'autres facteurs pouvant être mis en jeu : ainsi, alors que son prix relatif ne varie que peu sur la période 1980-2005,

Muscle_Viande.indd 275 07/09/2010 12:53:11

la part de marché de la viande hachée fraîche croît fortement. À l'inverse, avec une même évolution de son prix relatif, la viande de bœuf à bouillir voit sa part de marché régresser (figure 20.4).

Cette constatation a conduit les économistes de la consommation à se demander si, au-delà des simples effets des variables économiques (prix et revenu), l'évolution récente de la demande ne traduisait pas un changement des comportements des consommateurs résultant :
– de changements dans la composition démographique de la population (âge, taille des ménages, etc.) ;
– de changements dans la nature des produits proposés ;
– de changements des préférences sous-jacentes des consommateurs liés à une vigilance particulière sur certains attributs (santé, innocuité, etc.), mais aussi à la praticité des produits offerts (essor des ventes de viandes hachées *versus* déclin des ventes de morceaux à bouillir ou à braiser).

Effet des facteurs non économiques

Effet des variables démographiques

Les pays développés se caractérisent, dans leur ensemble, par une croissance démographique faible, une réduction de la taille des ménages et un vieillissement de la population. Ces modifications de la structure de la population sont importantes à prendre en compte : ainsi, si les seniors ont *a priori* des besoins alimentaires moindres en quantité, ils possèdent actuellement en France des revenus supérieurs à la moyenne nationale, et leur consommation présente des spécificités (achats de produits plus traditionnels, habitude des préparations culinaires longues, etc.).

Plusieurs variables méritent ainsi d'être prises en compte :
– *l'âge :* avec les données de l'enquête BDF, les dépenses en viande de gros bovin augmentent jusqu'à un âge (de la personne de référence du ménage) compris entre 55 et 65 ans, puis régressent. La même tendance s'observe pour les viandes ovines et de veau (Sans et de Fontguyon, 2008). Ces tendances sont confirmées par les données sur les quantités consommées au niveau individuel issues de l'enquête CCAF de 2003 (Raude, 2008) ;
– *la génération :* la mise en évidence d'un effet de génération est possible en comparant, pour un même âge, l'écart des niveaux de dépenses (ou des quantités achetées) entre des ménages dont la personne de référence appartient à des générations distinctes. L'effet génération est très marqué pour la viande de veau selon l'enquête BDF : de 1995 à 2005, les dépenses par UC (exprimées en Đ base 2005) de la génération n sont systématiquement inférieures, au même âge, à celles de la génération n-1 (figure 20.5). Cet effet de génération avait été observé par Combris (2003) à partir des données du panel Sécodip ou par Recours *et al.* (2005) sur les enquêtes BDF de la période 1979-2000.
– *le niveau d'éducation* (apprécié par le diplôme le plus élevé du ménage) : une régression linéaire des dépenses par UC pour l'achat de viande de gros bovin en 2005 permet de mettre en évidence que les ménages de niveau « bac + 3 et supérieur » ont des dépenses proches de celles des ménages n'ayant aucun diplôme

Muscle_Viande.indd 276 07/09/2010 12:53:11

et inférieures à toutes les autres catégories (tableau 20.1). Bien que non statistiquement significative, cette tendance confirme les résultats obtenus avec d'autres sources d'informations (Combris, 2003 ; Raude, 2008).

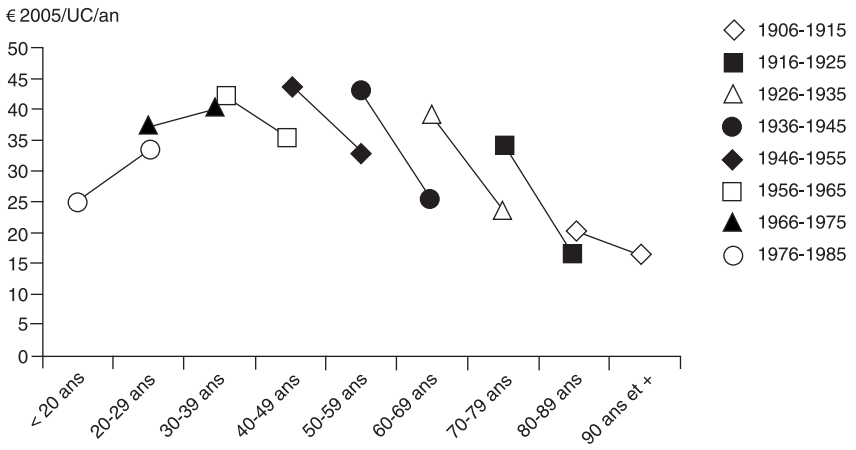

Figure 20.5. Effet négatif de la génération sur les dépenses annuelles par UC de viande de veau entre 1995 et 2005 (d'après Sans et de Fontguyon, 2008).

Tableau 20.1. Effet de la variable diplôme sur les dépenses annuelles par UC en viande de gros bovin en 2005 (d'après Sans et de Fontguyon, 2008).

Diplôme	Effets sur les dépenses	Probabilité (effet = 0)
Aucun = référence		
Certificat d'études	17,81	0,111
Brevets, CAP, BEP	14,22	0,138
Baccalauréat (bac)	16,21	0,150
Bac + 2	26,36	0,034
Bac + 3 et supérieur	8,77	0,443
Constante	65,27	< 0,001
Dépenses moyennes en €/UC/an	156,08	

Lecture du tableau : les ménages avec un diplôme bac + 3 et supérieur ont dépensé 8,77 €/UC de plus que les ménages n'ayant aucun diplôme, pour l'achat de viande de gros bovin en 2005.

Ainsi, des ménages jeunes à niveau d'études élevé (et souvent à fort pouvoir d'achat) ont une probabilité plus élevée d'être de faibles acheteurs de viande bovine, confirmant ainsi les analyses menées par Combris et Grignon (1997) avec une autre source de données. Cependant, pour cette même viande, il est utile de se placer à un niveau fin de nomenclature des produits, les tendances observées sur un groupe de produits peuvent être contredites pour un sous-groupe de cet ensemble (viande hachée fraîche et surgelée par exemple).

Muscle_Viande.indd 277 07/09/2010 12:53:11

Effet des variables sociologiques

Si les variables sociodémographiques sont utiles (et aisément mobilisables) pour expliquer les évolutions de consommation, elles ne suffisent pas à appréhender la complexité des motivations d'achat des consommateurs. Autrement dit, les arbitrages des ménages en termes d'achat de produits carnés ne répondent pas uniquement à des variables structurelles, mais sont partiellement déterminés par des attitudes vis-à-vis des différentes viandes et produits carnés qui se traduisent en comportement d'achat ou de non-achat (Cazes-Valette, 2007).

Depuis la décennie 1980, en matière de consommation alimentaire, on peut schématiquement distinguer trois tendances de fond dans les pays développés (Porin, 1997 ; Sans, 2001) :

– une préoccupation croissante des consommateurs pour leur santé : celle-ci suppose une innocuité des aliments ingérés et un bon équilibre nutritionnel. Sur le premier point, les viandes de ruminants ont connu des crises qui ont impacté plus ou moins durablement le comportement des consommateurs : on citera pour exemple le boycott de la viande de veau suite à la révélation de l'usage d'hormones durant la phase d'engraissement des veaux de boucherie, les deux crises liées à l'encéphalopathie spongiforme bovine (1996 et 2000-2001) et, plus récemment, les baisses ponctuelles de consommation de viande hachée suite à la contamination de certains lots par des *Escherichia coli* entéro-hémorragiques. Bien qu'ayant quitté le devant de la scène médiatique, l'ESB a laissé une empreinte forte dans l'esprit des consommateurs. Ainsi, d'après une enquête d'opinion réalisée en juin 2009 auprès d'un échantillon représentatif de la population française (1 002 personnes) dans le cadre du programme de recherche Médialog, la « vache folle » représente 24,2 % des réponses à la question « De quels problèmes (de contamination) avez-vous entendu parler ces dernières années ? » (deux réponses possibles), et arrive en tête des sources de contamination des viandes les plus citées, devant les salmonelles (Sans et de Fontguyon, 2010). En ce qui concerne le volet nutritionnel, la consommation excessive de viande de gros bovin a été régulièrement mise en cause en tant que facteur favorisant l'apparition de maladies cardio-vasculaires ou du cancer colorectal. Inversement, une trop faible consommation de viande rouge peut favoriser l'apparition d'une carence en fer. En France, 25 % des femmes jeunes seraient concernées (étude Suvimax, 1994) ;

– une aspiration croissante au temps libre se traduit par une réduction des fréquences d'achat et une réduction du temps de préparation culinaire. Ces modifications de comportement conduisent à l'abandon de certains produits (par exemple, la viande de bœuf à bouillir) au profit de produits industriels à praticité élevée. Hormis pour la viande hachée, ces nouvelles habitudes d'achat et de préparation sont actuellement peu favorables aux viandes de ruminants (peu de produits élaborés) ;

– une recherche de la diversité se manifeste par une déstructuration des repas et par une internationalisation de l'alimentation *(ethnic food).* Cette tendance semble peu favorable à la viande bovine, car le sacro-saint « steak frites » perd son statut de plat principal, mais aussi car la viande bovine se prête mal (si l'on excepte la viande hachée) à ce mode de consommation. Quant à l'internationalisation de la consommation, elle a eu comme effet le plus significatif, pour la viande bovine, l'expansion de la consommation de viande hachée (hamburger/fast-food).

Muscle_Viande.indd 278 07/09/2010 12:53:11

Il convient désormais d'ajouter une quatrième tendance, que nous nommerons « recherche d'une éthique de la production ». Elle regroupe un ensemble de facteurs qui ont trait au caractère acceptable ou non des systèmes de production : citons pour exemple le bien-être des animaux, le respect de l'environnement, l'alimentation et les traitements administrés aux animaux, etc. Ces éléments renvoient à l'image des productions de viande et mobilisent les représentations qu'en ont les consommateurs citoyens.

Représentations des consommateurs et image des viandes

Comme le soulignent les nombreux travaux d'anthropologues et sociologues de l'alimentation, la viande occupe une place centrale dans l'histoire du système alimentaire français. Méchin (1997) montre qu'elle est associée au début du XXe siècle à la force, et que sa consommation joue un rôle déterminant dans la santé du consommateur. On peut voir dans cette affirmation une application du principe d'incorporation introduit par Fischler, qui postule que le consommateur croit absorber « magiquement » les caractéristiques et morales de l'aliment qu'il ingère (Fischler et Masson, 2008).

Il existerait ainsi un gradient de force des viandes basée sur la couleur initiale de la chair, le rouge (viandes de gibier, viande de gros bovin) étant associé à la force maximale (Méchin, 1997). Dans cette hiérarchie, la viande de veau occupe une place singulière : le caractère jeune de l'animal et la couleur blanche recherchée (voire revendiquée) en font une viande raffinée consommée lors d'occasions exceptionnelles au début du XXe siècle.

La consommation de viande pose en outre la question de la mise à mort nécessaire de l'animal : le meurtre alimentaire, comme le nomment les tenants d'une vision anthropomorphique de l'animal. Vialles (1988) montre qu'une partie des consommateurs se « déculpabilisent » en introduisant une distance croissante entre le produit consommé et l'animal sur pied : cet auteur distingue ainsi les sarcophages (ou mangeurs de chair), amateurs de produits dont la présentation ne rappelle pas trop l'origine animale, et les zoophages (ou mangeurs d'animaux), qui assument leur condition de carnivore. Les premiers préféreront rester dans l'ignorance des conditions de production, les seconds, à l'inverse, rechercheront des informations (voire des garanties) sur celles-ci. Sur la base d'une enquête menée en 2003 auprès de 1 000 consommateurs français représentatifs de la population, Cazes-Valette (2007) confirme que *« les mangeurs de viande "honteux" ont tendance à ne pas reconnaître l'animal dans le morceau de viande qu'ils dégustent »*, mais la grande majorité des personnes interrogées reconnaissent que les éleveurs sont les *« pourvoyeurs légitimes »* de viande et qu'il est de leur responsabilité de s'assurer du bien-être des animaux jusqu'à la phase d'abattage.

L'acceptation du fait de tuer pour se nourrir, dans une société pléthorique en termes de biens alimentaires disponibles, peut être analysée dans une perspective anthropomorphique en fonction de la position revendiquée par l'homme vis-à-vis de la nature, et plus spécifiquement des animaux : analysant les comportements des consommateurs au moment de la première crise de l'ESB, Cazes-Valettes (2001) a proposé de les différencier en trois classes (figure 20.6).

Muscle_Viande.indd 279 07/09/2010 12:53:11

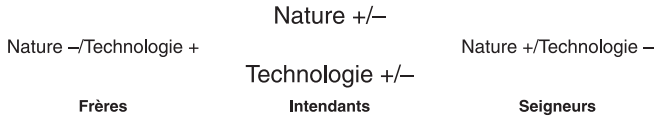

Figure 20.6. Les trois catégories de consommateurs selon leur rapport à la nature et la technologie (d'après Cazes-Valette, 2001).

Les frères, pour lesquels la technologie est source de tous les maux, se considèrent comme une espèce animale parmi d'autres et rechignent au « meurtre » des animaux à des fins de consommation.

Les intendants renvoient dos à dos technologie et nature (bénéfiques mais aussi potentiellement néfastes). Ils acceptent l'abattage d'animaux pour la consommation, car ils considèrent l'homme comme supérieur aux animaux.

Les seigneurs pensent que les technologies ont permis à l'homme de dompter la nature et voient dans la consommation de viande un dû.

Frères et intendants répondent qu'ils ont fortement réduit (voire se sont abstenus) leur consommation de viande bovine. On peut interpréter ce comportement comme le résultat du refus d'une transgression de la nature (faire manger des farines animales à des herbivores), œuvre de l'homme. Au contraire, les seigneurs ont peu modifié leurs pratiques alimentaires. Ce schéma d'analyse peut également être mobilisé, en matière de rupture du contrat de confiance établi entre la filière et le citoyen, pour interpréter les comportements de consommation observés lors de la seconde crise de l'ESB.

Pour synthétiser l'évolution à laquelle nous assistons depuis une vingtaine d'années en France – et sans gommer la diversité des comportements –, nous faisons nôtre la synthèse proposée par Lambert (2009) : *« L'urbanisation éloigne les mangeurs de la nature et modifie leurs représentations et attitudes. Les jeunes générations d'urbains* […] *n'ont qu'une représentation abstraite des mécanismes des cycles de vie* […]. *Les animaux sont vus comme des familiers, amis de l'homme, selon une approche anthropomorphique où sont absentes les violences entre espèces pour assurer la survie. Les animaux ne sont plus alors perçus comme des fournisseurs potentiels de viande et le trouble classique des mangeurs face à la mise à mort des animaux s'amplifie* […]. *Les mangeurs de viandes, historiquement zoophages, deviennent sarcophages* […].

« Dans ce contexte, les viandes rouges, dont l'image symbolisait le plus la vie et la force physique, perdent leur caractère attractif au profit des viandes blanches, des poissons et surtout des produits laitiers. Les morceaux identificateurs des animaux comme les têtes, les pattes, les abats disparaissent des assiettes et les préférences pour les muscles hachés ou cachés (type cordon bleu) se développent. À défaut de comportement végétarien pur, ce nouvel attrait pour ces produits carnés "blancs" (n'ayant pas l'image du sang) et pour les produits d'origine végétale peut être considéré comme une sorte de néovégétarisme, qui se rapproche des régimes traditionnels en n'étant plus déterminé par les contraintes écologiques et économiques. »

Pour relativiser cette tendance, notons cependant que la viande de gros bovin reste très présente dans le répertoire alimentaire français : la proportion de panélistes TNS qui n'achètent jamais cette viande est stable (environ 7 %), et le nombre d'achats par an et par ménage acheteur reste relativement élevé, bien qu'en baisse (passant de 20 kg à 18 kg entre 2005 et 2008).

Muscle_Viande.indd 280 07/09/2010 12:53:11

La dimension « frères » (nature positive/technologie négative) telle que l'a identifiée Cazes-Valette (2001) est réapparue récemment sous les feux de l'actualité avec la remise en cause des activités d'élevage (d'herbivores notamment) comme contributeur important d'émission de gaz à effet de serre. Sans vouloir noircir le tableau à outrance, les attaques répétées contre la consommation (et donc la production) de viande, sous couvert d'arguments économiques, moraux, médicaux ou environnementaux, relèvent d'une posture que Contreras (2008) qualifie de la recherche de *« l'idéal ascétique, l'éloge du renoncement, le rejet du monde, l'idéalisation du passé et la nature ainsi que la culpabilisation »*. Elles doivent conduire les responsables des filières concernées à une réflexion sur l'image perçue de leurs productions (depuis l'élevage jusqu'à la remise au consommateur) sur l'ensemble des dimensions citées précédemment et, si nécessaire, à un plan d'action visant à infléchir ces perceptions et/ou à modifier certaines pratiques. À une époque où l'image est omniprésente dans nos sociétés, l'exercice n'est pas aisé.

Il convient en premier lieu d'analyser l'état actuel de la symbolique associée aux viandes dans la publicité. Alessandrin (2007), analysant un corpus de supports publicitaires (1995-2005) pour les filières bovine, porcine et avicole, conclut à la structuration de l'espace sur l'opposition anthropologique entre la nature et la technique (figure 20.7).

	Primauté de la nature (humain absent)		
Animal	**1. Qualité conférée par la nature** Grands espaces, animaux en liberté, inscription de l'origine *Viandes sous SIQ (discours publicitaire récent)*	**3. Qualité gastronomique traditionnelle** Mise en scène du repas, références textuelles et iconiques au goût, à la nature au passé, à l'histoire *Viandes sous marque ou certifiées*	**Aliment**
vivant	**2. Qualité fruit du travail et du savoir-faire de l'éleveur** Présence de l'éleveur, animal bichonné par l'éleveur, représentation des bâtiments d'élevage *Viandes fermières : discours publicitaire traditionnel*	**4. Qualité issue du travail du conditionneur-expert** Le produit sélectionné : descriptif des produits, de la gamme, des services associés, mise en scène de la satisfaction de la ménagère *Viandes standards*	**mort**
	Primauté de la technique (humain acteur)		

Figure 20.7. Cartographie de la symbolique associée aux viandes dans la publicité (d'après Alessandrin, 2008).

Dans un second temps, il s'agit en effet d'expliquer des savoir-faire à des consommateurs citoyens de plus en plus étrangers aux réalités du monde rural, de façon intelligible mais sans caricaturer ni embellir le tableau lorsque celui-ci n'est pas aussi idyllique que certains communicants voudraient nous le faire croire. Si tel était le cas, il est fort probable qu'un effet boomerang s'enclencherait dès la première alerte sur le produit (sur l'air bien connu du « On nous aurait menti ? »).

Muscle_Viande.indd 281 07/09/2010 12:53:11

Cette mission peut être portée à un niveau collectif par des organismes de médiation tels que le Centre d'information des viandes, chargés de produire et de diffuser des informations et analyses sur les filières et ses produits à destination de publics variés (grand public, milieu médical, journalistes, etc.).

Conclusion

Quoique toujours emblématique dans le modèle alimentaire français, la consommation de viande de ruminant a vu sa place s'éroder au profit des viandes issues de monogastriques (aujourd'hui les deux tiers de la consommation totale de viandes) ou de sources de protéines végétales. Cette tendance est portée actuellement par les mises en cause répétées dont elles sont l'objet et par une certaine désaffection des classes socioéconomiques supérieures. En outre, elles doivent faire face à une évolution des modes de consommation (développement du *snacking* par exemple) qui induisent une modification de l'offre de produits, que le secteur industriel a peu anticipé en viande rouge.

La place future des viandes de ruminants dépendra donc de la capacité des acteurs des filières et de leurs institutions collectives à proposer davantage de produits innovants, mais aussi à informer les consommateurs citoyens sur les systèmes de production dont elles sont issues. Ceci constitue un difficile – mais exaltant – défi en perspective !

Muscle_Viande.indd 282 07/09/2010 12:53:12

Références bibliographiques

A

Abe H., 2000. Role of histidine-related compounds as intracellular proton buffering constituents in vertebrate muscle. *Biochemistry (Mosc.),* 65, 757-765.

AFSSA, 2007a. INCA2. *Étude individuelle nationale des consommations alimentaires 2006-2007. Consommation alimentaire des Français.* AFSSA, Maisons-Alfort, 12 p.

AFSSA, 2007b. Apports en protéines : consommation, qualité, besoins et recommandations. Rapport de groupe de travail, 468 p.

Alessandrin A., 2007. La viande à l'épreuve des images. *In : 12e Carrefour des Productions animales,* 24 janvier, Centre wallon de recherches agronomiques (CRA-W), Gembloux, Belgique, 30-37.

Alexander D.D., Cushing C.A., Lowe K.A., Sceurman B., Roberts M.A., 2009. Meta-analysis of animal fat or animal protein intake and colorectal cancer. *American Journal of Clinical Nutrition,* 89 (5), 1402-1409.

Alink G.M., Kuiper H.A., Hollanders V.M.H., Koeman J.H., 1993. Effect of heat processing and of vegetables and fruit in human diets on 1,2-dimethylhydrazine-induced colon carcinogenesis in rats. *Carcinogenesis,* 14 (3), 519-524.

Antonini F.M., Petruzzi E., Pinzani P., Orlando C., Pogessi M., Serio M., Pazzagli M., Masotti G., 2002. The meat in the diet of aged subjects and the anioxydant effects of carnosine. *Archives Gerontology, Geriatry,* 8, 7-14.

Arihara K., Nakashima Y., Mukai T., Ishikawa S., Itoh M., 2001. Peptide inhibitors for angiotensin I-converting enzyme from enzymatic hydrolysates of porcine skeletal muscle proteins. *Meat Science,* 57, 319-324.

B

Bauchart C., Morzel M., Chambon C., Patureau-Mirand P., Reynès C., Buffière C., Rémond D., 2007a. Peptides reproducibly released by *in vivo* digestion of beef meat and trout flesh in pigs. *British Journal of Nutrition,* 98, 1187-1195.

Bauchart C., Rémond D., Chambon C., Patureau-Mirand P., Savary-Auzeloux I., Reynès C., Morzel M., 2006. Small peptides (< 5 kDa) found in ready-to-eat beef meat. *Meat Science,* 74, 658-666.

Bauchart C., Savary-Auzeloux I., Patureau-Mirand P., Thomas E., Morzel M., Rémond D., 2007b. Carnosine concentration in ingested meat affects carnosine net release into the portal vein of minipigs. *Journal of Nutrition,* 137, 589-593.

Belobrajdic D.P., Mcintosh G.H., Owens J.A., 2003. Whey proteins protect more than red meat against azoxymethane induced ACF in wistar rats. *Cancer Letters,* 198 (1), 43-51.

Beresford S.A., Johnson K.C., Ritenbaugh C., Lasser N.L., Snetselaar L.G., Black H.R., Anderson G.L., Assaf A.R., Bassford T., Bowen D., Brunner R.L., Brzyski R.G., Caan B., Chlebowski R.T., Gass M., Harrigan R.C., Hays J., Heber D., Heiss G., Hendrix S.L., Howard B.V., Hsia J., Hubbell F.A., Jackson R.D., Kotchen J.M., Kuller L.H., LaCroix A.Z., Lane D.S., Langer R.D., Lewis C.E., Manson J.E., Margolis K.L., Mossavar-Rahmani Y., Ockene J.K., Parker L.M., Perri M.G., Phillips L., Prentice R.L., Robbins J., Rossouw J.E., Sarto G.E., Stefanick M.L., Van Horn L., Vitolins M.Z., Wactawski-Wende J., Wallace R.B., Whitlock E., 2006. Low-fat dietary pattern and risk of colorectal cancer: the women's health initiative randomized controlled dietary modification trial. *Jama,* 295 (6), 643-654.

Biesalski H.K., 2005. Meat as a component of a healthy diet – Are there any risks or benefits if meat is avoided in the diet? *Meat Science,* 70, 509-524.

Bingham S.A., Pignatelli B., Pollock J.R.A., Ellul A., Malaveille C., Gross G., Runswick S., Cummings J.H., Oneill I.K., 1996. Does increased endogenous formation of N-nitroso compounds in the human colon explain the

Muscle_Viande.indd 283 07/09/2010 12:53:12

association between red meat and colon cancer? *Carcinogenesis,* 17 (3), 515-523.

Bingham S.A., Day N.E., Luben R., Ferrari P., Slimani N., Norat T., Clavelchapelon F., Kesse E., Nieters A., Boeing H., Tjonneland A., Overvad K., Martinez C., Dorronsoro M., Gonzalez C.A., Key T.J., Trichopoulou A., Naska A., Vineis P., Tumino R., Krogh V., Buenodemesquita H.B., Peeters P.H.M., Berglund G., Hallmans G., Lund E., Skeie G., Kaaks R., Riboli E., 2003. Dietary fibre in food and protection against colorectal cancer in the european prospective investigation into cancer and nutrition (EPIC): an observational study. *Lancet,* 361 (9368), 1496-1501.

Bruce W.R., 1987. Recent hypotheses for the origin of colon cancer. *Cancer Research,* 47, 4237-4242.

C

Caillavet F., Combris P., Nichèle V., 2006. Données : recueil des consommations alimentaires en France. *In : Analyse des risques alimentaires* (M. Feinberg, P. Bertail, J. Tressou, P. Verger, eds), coll. Sciences et techniques agroalimentaires, Éditions Tec et Doc, Cachan, 3-31.

Cazes-Valette G., 2001. Le comportement du consommateur décodé par l'anthropologie. Le cas des crises de la vache folle. *Revue française du marketing,* 183/184, 99-113.

Cazes-Valette G., 2007. Contre la viande, tout contre… Rapports hommes-animaux-viandes en France contemporaine. *In : L'homme, le mangeur, l'animal* (J.P. Poulain, ed), *Cahiers de l'OCHA,* 12, Paris, 159-171.

CCAF (Comportement et consommation alimentaire en France), 2004. *Dossier Santé : l'alimentation des Français. Quelle place pour la viande aujourdhui ?* Crédoc-CIV, 36 p.

Clinton SK D.R., Anderson D.B., Truex C.R., Imrey P.B., Visek W.J., 1979. 1,2-dimethylhydrazine induced intestinal cancer in rats fed beef or soybean protein. *Nutrition Reports International,* 20, 335-342.

Contreras J., 2008. L'alimentation carnée à travers les âges et les cultures. *In : 12es Journées des Sciences du muscle et technologies des viandes,* 8-9 octobre, Tours, 3-8.

Combris P., 1997. La consommation des produits animaux en France : tendances et perspectives d'évolution. *Viandes et produits carnés,* 18 (1), 29-36.

Combris P., 2003. Cinquante ans de consommation de viande et de produits laitiers en France. *Xes Rencontres Recherche Ruminants,* 327-330.

Combris P., Grignon C., 1997. Qui sont les faibles consommateurs de viande de bœuf ? *Viandes et produits carnés,* 18 (1), 37-46.

Cross A.J., Pollock J.R.A., Bingham S.A., 2003. Haem, not protein or inorganic iron, is responsible for endogenous intestinal n-nitrosation arising from red meat. *Cancer Research,* 63 (10), 2358-2360.

Cross A.J., Leitzmann M.F., Gail M.H., Hollenbeck A.R., Schatzkin A., Sinha R., 2007. A prospective study of red and processed meat intake in relation to cancer risk. *PLoS Medical,* 4 (12), e325.

D

De Vogel J., Jonker-Termont D.S., Katan M.B., Van der Meer R., 2005. Natural chlorophyll but not chlorophyllin prevents heme-induced cytotoxic and hyperproliferative effects in rat colon. *Journal of Nutrition,* 135 (8), 1995-2000.

F

Farrell J.H., 1956. The effect of mastication on the digestion of food. *British Dental Journal,* 100, 149-155.

Favilli F., Marraccini P., Iantomasi T., Vincenzini M.T., 1997. Effect of orally administred glutathione on glutathione levels in some organs of rats: role of specific transporters. *Journal of Nutrition,* 78, 293-300.

Ferguson LR., 2010. Meat and cancer. *Meat Science,* 84, 308-313.

Fischler C., Masson E., 2008. *Manger. Français, Européens et Américains face à l'alimentation,* Odile Jacob, Paris, 336 p.

G

Gonzalez C.A., Jakszyn P., Pera G., Agudo A., Bingham S., Palli D., Ferrari P., Boeing H., del Giudice G., Plebani M., Carneiro F., Nesi G., Berrino F., Sacerdote C., Tumino R., Panico S., Berglund G., Siman H., Nyren O., Hallmans G., Martinez C., Dorronsoro M., Barricarte A., Navarro C., Quiros J.R., Allen N., Key T.J., Day N.E., Linseisen J., Nagel G., Bergmann M.M., Overvad K., Jensen M.K., Tjonneland A., Olsen A., Bueno-de-Mesquita H.B., Ocke M., Peeters P.H., Numans M.E., Clavel-Chapelon F., Boutron-Ruault M.C., Trichopoulou A., Psaltopoulou T., Roukos D., Lund E., Hemon

Muscle_Viande.indd 284 07/09/2010 12:53:12

B., Kaaks R., Norat T., Riboli E., 2006. Meat intake and risk of stomach and oesophageal adenocarcinoma within the European Prospective Investigation into Cancer and Nutrition (EPIC). *Journal of the National Cancer Institute,* 98 (5), 345-54.

Guitto A., Calderan A., Ruzza P., Borin G., 2005. Carnosine and carnosine-related antioxidants: a review. *Current Medical Chemistry,* 12, 2293-2315.

H

Hagen T.M., Wierzbicka G.T., Sillau A.H., Bowman B.B., Jones D.P., 1990. Fate of dietary glutathione: disposition in the gastrointestinal tract. *American Journal of Physiology,* 259, G524-G529.

Harris R.C., Tallon M.J., Dunnett M., Boobis L., Coakley J., Kim H.J., Fallowfield J.L., Hill C.A., Sale C., Wise J.A., 2006. The absorption of orally supplied ß-alanine and its effect on muscle carnosine synthesis in human vastus lateralis. *Amino Acids,* 30, 279-289.

Hata Y., Yamamoto M., Ohni M., Nakajima K., Nakamura Y., Takano T., 1996. A placebo-controlled study of the effect of sour milk on blood pressure in hypertensive subjects. *American Journal of Clinical Nutrition,* 64, 767-771.

Heddle J.A., Knize M.G., Dawod D., Zhang X.B., 2001. A test of the mutagenicity of cooked meats *in vivo*. *Mutagenesis,* 16 (2), 103-107.

Hill C.A., Harris R.C., Kim H.J., Harris B.D., Sale C., Boobis L.H., Kim C.K., Wise J.A., 2007. Influence of beta-alanine supplementation on skeletal muscle carnosine concentrations and high intensity cycling capacity. *Amino Acids,* 32, 225-233.

Hipkiss A.R., 2006. Would carnosine or a carnivorous diet help suppress aging and associated pathologies? *Annals of the New York Academy of Science,* 1067, 369-374.

Hipkiss A.R., 2007. Could carnosine or related structures suppress Alzheimer's disease? *Journal of Alzheimer's disease,* 11, 229-240.

Hobard L.J., Seibel I., Yeargans G.S., Seidler N.W., 2004. Anti-crosslinking properties of carnosine: significance of histidine. *Life Science,* 75 (11), 1379-89.

Hoffman J., Ratamess N., Kang J., Mangine G., Faigenbaum A., Stout J., 2006. Beta-alanine and the hormonal response to exercice. *International Journal of Sport Nutrition Exercice and Metabolism,* 16, 4, 430-446.

Hodgson J.M., Burke V., Beilin L.J., Puddey I.B., 2006. Partial substitution of carbohydrate intake with protein intake from lean red meat lowers blood pressure in hypertensive persons. *American Journal of Clinical Nutrition,* 83, 780-787.

I

INCA, 1999. Enquête individuelle et nationale sur les consommations alimentaires : principaux résultats. Agence française de sécurité sanitaire des aliments (AFSSA), 6 p.

INCA-NACRE-AFSSA, 2009. Nutrition et cancers : des connaissances scientifiques aux recommandations. INCA Report, Agence française de sécurité sanitaire des aliments (AFSSA), 56 p.

J

Jackson M.C., Kucera C.M., Lenney J.F., 1991. Purification and properties of serum carnosinase. *Clininica Chimimica Acta,* 196, 193-205.

Jamrozik K., Broadhurst R.J., Forbes S., Hankey G.J., Anderson C.S., 2000. Predictors of death and vascular events in the elderly: the Perth community Stroke study. *Stroke,* 31, 863-868.

Jang A., Lee M., 2005. Purification and identification of angiotension converting enzyme inhibitory peptides from beef hydrolysates. *Meat Science,* 69, 653-661.

K

Katayama K., Anggraeni H.E., Mori T., Ahhmed A.M., Kawahara S., Sugiyama M., Nakayama T., Maruyama M., Muguruma M., 2008. Porcine skeletal muscle troponin is a good source of peptides with angiotensin-I converting enzyme inhibitory activity and antihypertensive effects in spontaneously hypertensive rats. *Journal of Agriculture and Food Chemistry,* 56, 355-360.

Kendrick I.P., Harris R.C., Kim H.J., Kim C.K., Dang V.H., Lam T.Q., Bui T.T., Smith M., Wise J.A., 2008. The effect of ten weeks of resistance training combined with beta-alanine supplementation on whole body strength, force production, muscular endurance and body composition. *Amino Acids,* 34, 547-554.

Kettunen H.L., Kettunen A.S.L., Rautonen N.E., 2003. Intestinal immune responses in wild-type and apc(min/+) mouse, a model for colon cancer. *Cancer Research,* 63 (16), 5136-5142.

Muscle_Viande.indd 285 07/09/2010 12:53:12

Küry S., Buecher B., Robiou-du-Pont S., Scoul C., Sébille V., Colman H., Le Huérou C., Le Neel T., Bourdon J., Faroux R., Ollivry J., Lafraise B., Chupin L.D., Bézieau S., 2007. The thorough screening of the MUTYH gene in a large French cohort of sporadic colorectal cancers. *Cancer Epidemiology Biomarkers Prevention,* 16, 1460-1467.

L

Lai C., Dunn D.M., Miller M.F., Pence B.C., 1997. Non-promoting effects of iron from beef in the rat colon carcinogenesis model. *Cancer Letters,* 112 (1), 87-91.

Lambert J.L., 2009. Évolutions et révolutions dans l'histoire des consommateurs. *In : De la terre à la table* (F. Stigler, A. Rocca, eds), IFN/ECRIN, 76-88.

Larsson S.C., Wolk A., 2006. Meat consumption and risk of colorectal cancer: a meta-analysis of prospective studies. *International Journal of Cancer,* 119 (11), 2657-2664.

Larsson S.C., Rafter J., Holmberg L., Bergkvist L., Wolk A., 2005. Red meat consumption and risk of cancers of the proximal colon, distal colon and rectum: the Swedish Mammography Cohort. *International Journal of Cancer,* 113 (5), 829-834.

Laser-Reutersward A., Asp N.G., Bjorck I.B., Ruderus H., 1982. Effect of collagen content and heat treatment on protein digestibility and biological value of meat products. *Journal of Food Technology,* 17, 115-123.

Lee D.H., Anderson K.E., Harnack L.J., Folsom A.R., Jacobs D.R. Jr., 2004. Heme iron, zinc, alcohol consumption, and colon cancer: Iowa Women's Health Study. *Journal of the National Cancer Institute,* 96 (5), 403-407.

Lee Y.T., Hsu C.C., Lin M.H., Liu K.S., Yin M.C., 2005. Histidine and carnosine delay diabetic deterioration in mice and protect human low density lipoprotein against oxidation and glycation. *European Journal of Pharmacology,* 513, 145-150.

Lemarchand L., Donlon T., Seifried A., Wilkens L.R., 2002. Red meat intake, CYP2e1 genetic polymorphisms, and colorectal cancer risk. *Cancer Epidemiology Biomarkers and Prevention,* 11 (10 part 1), 1019-1024.

Lenney J.F., 1976. Specificity and distribution of mammalian carnosinase. *Biochimica Biophysica Acta,* 429, 214-219.

Lewin M.H., Bailey N., Bandaletova T., Bowman R., Cross A.J., Pollock J., Shuker D.E., Bingham S.A., 2006. Red meat enhances the colonic formation of the DNA adduct O6-carboxymethyl guanine: implications for colorectal cancer risk. *Cancer Research,* 66 (3), 1859-65.

M

Mainsant P., Porin F., 1997. Les tendances de la consommation de viande dans l'Union européenne de 1960 à 1995. *Viandes et produits carnés,* 18 (1), p 9-15.

Mainsant P., Pothérat C., Porin F., 1997. Les substitutions entre viandes observées en France de 1975 à 1995 révèlent des signes de fragilité de la viande bovine depuis 1980. *Viandes et produits carnés,* 18 (1), 15-21.

Mariotti F., Tomé D., Patureau-Mirand P., 2008. Converting nitrigen into protein – Beyond 6.25 and Jones'factors. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition,* 48, 177-184.

Marmer W.N., Maxwell R.J., Williams J.E., 1984. Effects of dietary regimen and tissue site on bovine fatty acid profiles. *Journal of Animal Science,* 59 (1), 109-121.

Marnett L. J., 2000. Oxyradicals and DNA damage. *Carcinogenesis,* 21 (3), 361-70.

Mårtensson J., Jain A., Meister A., 1990. Glutathione is required for intestinal function. *In: Proceedings of the National Academy of Science,* 87, 1715-1719.

Matsui T., Tamaya K., Seki E., Osajima K., Matsumoto K., Kawasaki T., 2002. Val-Tyr as a natural antihypertensive dipeptide can be absorbed into the human circulatory blood system. *Clinical Experimental Pharmacology and Physiology,* 29, 204-208.

McIntosh G.H., Regester G.O., Leleu R.K., Royle P.J., Smithers G.W., 1995. Dairy proteins protect against dimethylhydrazine-induced intestinal cancers in rats. *Journal of Nutrition,* 125 (4), 809-816.

Méchin C., 1997. La symbolique de la viande. *In : Le mangeur et l'animal, mutations de l'élevage et de la consommation,* coll. Mutations/Mangeurs, 172, éditions Autrement, 121-134.

Melkani G., Cammarato A., Bernstein S., 2006. Alpha B-Crystallin maintains skeletal muscle myosin enzymatic activity and prevents its aggregation under heat-shock stress. *Journal of Molecular Biology,* 358, 635-645.

Mioche L., Bourdiol P., Monier S., Martin J.F., Cormier D., 2004. Changes in jaw muscles activity with age: effects of food bolus properties. *Physiology and Behavior,* 82, 621-627.

Muscle_Viande.indd 286 07/09/2010 12:53:12

Mishellany-Dutour A., Renaud J., Peyron M.A., Woda A., 2008. Is the goal of mastication reached in young dentates, aged dentates, and aged denture wearers? Healthy and deficient mastication. *British Journal of Nutrition,* 99, 121-128.

Missmer S.A., Smithwarner S.A., Spiegelman D., Yaun S.S., Adami H.O., Beeson W.L., Vandenbrandt P.A., Fraser G.E., Freudenheim J.L., Goldbohm R.A., Graham S., Kushi L.H., Miller A.B., Potter J.D., Rohan T.E., Speizer F.E., Toniolo P., Willett W.C., Wolk A., Zeleniuch-Jacquotte A., Hunter D.J., 2002. Meat and dairy food consumption and breast cancer: a pooled analysis of cohort studies. *International Journal of Epidemiology,* 31 (1), 78-85.

Mutanen M., Pajari A.M., Oikarinen S.I., 2000. Beef induces and rye bran prevents the formation of intestinal polyps in apc(min) mice: relation to beta-catenin and PKC isozymes. *Carcinogenesis,* 21 (6), 1167-1173.

Mosoni L., Patureau-Mirand P., 2003. Type and timing of protein feeding to optimize anabolism. *Current Opinion Clinical Nutrition Metabolic Care,* 6, 301-306.

N

Nakashima Y., Arihara K., Sasaki A., Mio H., Ishikawa S., Itho M., 2002. Antihypertensive activities of peptides derived from porcine skeletal muscle myosin in spontaneously hypertensive rats. *Journal of Food Science,* 67, 434-437.

Nelson R.L., 2001. Iron and colorectal cancer risk: human studies. *Nutrition Reviews,* 59 (5), 140-148.

Norat T., Riboli E., 2001. Meat consumption and colorectal cancer: a review of epidemiologic evidence. *Nutrition Reviews,* 59 (2), 37-47.

Norat T., Lukanova A., Ferrari P., Riboli E., 2002. Meat consumption and colorectal cancer risk: dose-response meta-analysis of epidemiological studies. *International Journal of Cancer,* 98 (2), 241-256.

Norat T., Bingham S., Ferrari P., Slimani N., Jenab M., Mazuir M., Overvad K., Olsen A., Tjonneland A., Clavel F., Boutron-Ruault M.C., Kesse E., Boeing H., Bergmann M.M., Nieters A., Linseisen J., Trichopoulou A., Trichopoulos D., Tountas Y., Berrino F., Palli D., Panico S., Tumino R., Vineis P., Bueno-de-Mesquita H.B., Peeters P.H., Engeset D., Lund E., Skeie G., Ardanaz E., Gonzalez C., Navarro C., Quiros J.R., Sanchez M.J., Berglund G., Mattisson I., Hallmans G., Palmqvist R., Day N.E., Khaw K.T., Key T.J., San Joaquin M., Hemon B., Saracci R., Kaaks R., Riboli E., 2005. Meat, fish, and colorectal cancer risk: the European Prospective Investigation into cancer and nutrition. *Journal of the National Cancer Institute,* 97 (12), 906-916.

Nutter R.L., Gridley D.S., Kettering J.D., Goude A.G., Slater J.M., 1983. BALB/c mice fed milk or beef protein: differences in response to 1,2-dimethylhydrazine carcinogenesis. *Journal of the National Cancer Institute,* 71 (4), 867-874.

P

Park Y.J., Volpe S.L., Decker E.A., 2005. Quantitation of carnosine in humans plasma after dietary consumption of beef. *Journal of Agricultural Food Chemistry,* 53, 4736-4739.

Parnaud G., Corpet D.E., 1997. Colorectal cancer: controversial role of meat consumption. *Bulletin du cancer,* 84 (9), 899-911.

Parnaud G., Peiffer G., Tache S., Corpet D.E., 1998. Effect of meat (beef, chicken, and bacon) on rat colon carcinogenesis. *Nutrition and Cancer,* 32 (3), 165-173.

Parnaud G., Pignatelli B., Peiffer G., Tache S., Corpet D.E., 2000. Endogenous N-nitroso compounds, and their precursors, present in bacon, do not initiate or promote aberrant crypt foci in the colon of rats. *Nutrition and Cancer,* 38 (1), 74-80.

Pence B.C., Landers M., Dunn D.M., Shen C.L., Miller M.F., 1998. Feeding of a well-cooked beef diet containing a high heterocyclic amine content enhances colon and stomach carcinogenesis in 1,2-dimethylhydrazine-treated rats. *Nutrition and Cancer,* 30 (3), 220-226.

Pence B.C., Butler M.J., Dunn D.M., Miller M.F., Zhao C., Landers M., 1995. Non-promoting effects of lean beef in the rat colon carcinogenesis model. *Carcinogenesis,* 16 (5), 1157-1160.

Pera P., Bucca C., Borro P., Bernocco C., De Lillo A., Carossa S., 2002. Influence of mastication on gastric emptying. *Journal of Dental Research,* 81, 179-181.

Phillips D.H., 1999. Polycyclic aromatic hydrocarbons in the diet. *Mutation Research,* 443 (1-2), 139-147.

Pierre F., Freeman A., Tache S., Van der Meer R., Corpet D.E., 2004. Beef meat and blood sausage promote the formation of azoxymethane-induced mucin-depleted foci and aberrant crypt foci in rat colons. *Journal of Nutrition,* 134 (10), 2711-2716.

Muscle_Viande.indd 287 07/09/2010 12:53:12

Pierre F., Santarelli R., Tache S., Gueraud F., Corpet D.E., 2008. Beef meat promotion of dimethylhydrazine-induced colorectal carcinogenesis biomarkers is suppressed by dietary calcium. *British Journal of Nutrition,* 99 (5), 1000-1006.

Pierre F., Tache S., Petit C.R., Van der Meer R., Corpet D.E., 2003. Meat and cancer: haemoglobin and haemin in a low-calcium diet promote colorectal carcinogenesis at the aberrant crypt stage in rats. *Carcinogenesis,* 24 (10), 1683-1690.

Pierre F., Tache S., Gueraud F., Rerole A.L., Jourdan M.L., Petit C., 2007. Apc mutation induces resistance of colonic cells to lipoperoxide-triggered apoptosis induced by faecal water from haem-fed rats. *Carcinogenesis,* 28 (2), 321-327.

Pierre F., Peiro G., Tache S., Cross A.J., Bingham S.A., Gasc N., Gottardi G., Corpet D.E., Gueraud F., 2006. New marker of colon cancer risk associated with heme intake: 1,4-dihydroxynonane mercapturic Acid. *Cancer Epidemiological Biomarkers Prevention,* 15 (11), 2274-2279.

PNNS (Programme National Nutrition Santé), 2009. *Nutrition et prévention des cancers : des connaissances scientifiques aux recommandations.* Institut national du cancer, Boulogne-Billancourt, 50 p.

Porin F., 1997. Les substitutions entre viandes. L'influence des évolutions sociologiques. *Viandes et produits carnés,* 18 (1), 25-28.

Pothérat C., 1997. La consommation française de produits carnés et de poissons au cours des trente dernières années. Thèse de doctorat de l'Institut national agronomique Paris-Grignon, 139 p + annexes.

Purchas R.W., Busboom J.R., 2005. The effect of production system and age on levels of iron, taurine, carnosine, coenzyme Q10, and creatine in beef muscles and liver. *Meat Science,* 70, 589-596.

R

Rao M.V., Gault N.F.S., 1989. The influence of fiber-type composition and associated biochemical characteristics on the acid buffering capacities of several beef muscles. *Meat Science,* 26, 5-18.

Raude J., 2008. La place de la viande dans le modèle alimentaire français. *Cahiers de nutrition et de diététique,* 43, 19-28.

Recours F., Hebel P., Gaignier C., 2005. Exercice d'anticipation des comportements alimentaires des Français. Modèle âge-période-cohorte. *Cahier de recherche du Crédoc,* 222, 129 p.

Reddy B.S., Narisawa T., Weisburger J.H., 1976. Effect of a diet with high levels of protein and fat on colon carcinogenesis in F344 rats treated with 1,2-dimethylhydrazine. *J. Natl Cancer Int.,* 57 (3), 567-569.

Rémond D., Macheboeuf M., Yven C., Buffière C., Mioche L., Mosoni L., Patureau-Mirand P., 2007. Postprandial whole-body protein metabolism after a meat mea lis influenced by chewing efficiency in elderly subjects. *American Journal of Clinical Nutrition,* 85, 1286-1292.

S

Sans P., 2001. Consommation de viande bovine : une place contestée dans les pays développés. *Viandes et produits carnés,* 22 (4), 117-123.

Sans P., de Fontguyon G., 2008. Consommation de viande de ruminants en France : une analyse des évolutions à partir de l'enquête « Budget de famille » (1995-2005). *XVes Rencontres Recherches Ruminants,* 235-238.

Sans P., de Fontguyon G., 2010. Quelle perception par les consommateurs des risques de contamination des viandes : une analyse à partir des résultats d'un sondage d'opinion. *Le nouveau praticien vétérinaire – Élevage et santé des élevages,* 3 (14).

Santarelli R.L., Pierre F., Corpet D.E., 2008. Processed meat and colorectal cancer: a review of epidemiologic and experimental evidence. *Nutrition and Cancer,* 60 (2), 131-144.

Santarelli R.L., Vendeuvre J.L., Naud N., Taché S., Guéraud F., Viau M., Genot C., Corpet D.E., Pierre F.H.F., 2010. Meat processing and colon carcinogenesis: cooked, nitrite-treated and oxidized high-heme cured meat promotes mucin depleted foci in rats. *Cancer Prevention Research,* 3 (7), 852-864.

Santé-Lhoutellier V., Astruc T., Marinova P., Grève E., Gatellier P., 2008. Effect of meat cooking on physiochemical state and *in vitro* digestibility of myofibrilar proteins. *Journal of Agricultural Food Chemistry,* 56, 1488-1494.

Savary-Auzeloux I., Durand D., Gruffat D., Bauchart D., Ortigues-Marty I., 2008. Food restriction and refeeding in lambs influence muscle antioxydant status. *Animal,* 2, 738-745.

Savary-Auzeloux I., Ortigues-Marty I., Bauchart D., Thomas E., Scislowski V., Peyron A., Durand D., 2006. Effets de la conservation de la viande bovine sur les teneurs en différents

Muscle_Viande.indd 288 07/09/2010 12:53:12

micronutriments d'intérêt pour l'homme. *11es Journées des Sciences du muscle et technologies des viandes,* 4-5 octobre, Clermont-Ferrand, 101-102.

Sawa T., Akaike T., Kida K., Fukushima Y., Takagi K., Maeda H., 1998. Lipid peroxyl radicals from oxidized oils and heme-iron: implication of a high-fat diet in colon carcinogenesis. *Cancer Epidemiology Biomarkers and Prevention,* 7 (11), 1007-1012.

Seppo L., Jauhiainen T., Poussa T., Korpela R., 2003. A fermented milk high in bioactive peptides has a blood pressure-lowering effect in hypertensive subjects. *American Journal of Clinical Nutrition,* 77 (2), 326-330.

Sesink A.L.A., Termont D.S.M.L., Kleibeuker J.H., Vandermeer R., 1999. Red meat and colon cancer: the cytotoxic and hyperproliferative effects of dietary heme. *Cancer Research,* 59 (22), 5704-5709.

Silvester K.R., Cummings J.H., 1995. Does digestibility of meat protein help explain large bowel cancer risk? *Nutrition and Cancer,* 24, 279-288.

Sugimura T., Wakabayashi K., Nakagama H., Nagao M., 2004. Heterocyclic amines: mutagens/carcinogens produced during cooking of meat and fish. *Cancer Science,* 95 (4), 290-9.

Susuki Y.T., Nakao T., Maemura H., Sato M., Kamahara K., Morimùatsu F., Takamatsu K., 2006. Carnosine and anserine ingestion enhances contribution of nonbicarbonate buffering. *Medical Science Sports Exercices,* 38, 2, 334-338.

T

Taylor E.F., Burley V.J., Greenwood D.C., Cade J.E., 2007. Meat consumption and risk of breast cancer in the UK Women's Cohort Study. *British Journal of Cancer,* 96 (7), 1139-1146.

Tomé D., 2008. Qualité nutritionnelle des protéines de la viande. *Cahier de nutrition et de diététique,* 43, 1S40-1S45.

V

Vialles N., 1988. La viande ou la bête. *Terrain, Hommes et bêtes,* 10, 86-96.

Vialles G., 2007. Des invariants du régime carné. In : L'homme, le mangeur, l'animal (J.P. Poulain, ed), *Les cahiers de l'OCHA,* 12, Paris, 197-206.

Visek W.J., Clinton S.K., 1991. Dietary protein and cancer. *Cancer and Nutrition,* 7, 103-124.

Volatier J.L., Dufour A., 2006. La place de la viande et des produits à base de viande comme aliments-vecteurs dans les apports nutritionnels de la population française. *In : 11es Journées des Sciences du muscle et technologies des viandes,* 4-5 octobre, Clermont-Ferrand, 55-60.

W

Watanabe A., Ueda Y., Higuchi M., 2004. Effects of slaughter age on the levels of free amino acids and dipeptides in fattening cattle. *Animal Science Journal,* 75, 361-367.

WCRF-AICR, 1997. *Food, Nutrition and the Prevention of Cancer: A Global Perspective.* World Cancer Research Fund/American Institute for Cancer Research, Washington, DC.

WCRF-AICR, 2007. *Food, Nutrition, Physical activity, and the Prevention of Cancer: a Global Perspective.* World Cancer Research Fund/American Institute for Cancer Research, Washington DC, 517 p.

Wierzbicka G.T., Hagen T.M., Jones D.P., 1989. Glutathione in food. *Journal Food Composition Analysis,* 2, 327-337.

Wu G., Fang Y.Z., Yang S., Lupton J.R., Turner N.D., 2004. Glutathione metabolism and its implications for health. *Journal of Nutrition,* 134, 489-492.

Y

Yee T., Williams M.W., 1992. Intestinal absorption and lymphatic transport of peroxidized lipids in rats: effect of exogenous GSH. *American Journal of Physiology,* 263, G665-G672.

Young V.R., Fajardo L., Murray E., Rand W.M., Scrimshaw N.S., 1975. Protein requirements of man: comparative nitrogen balance response within the submaintenance-to-maintenance range of intakes of wheat and beef proteins. *Journal of Nutrition,* 105, 534-542.

Yven C., Culioli J., Mioche L., 2005. Meat bolus properties in relation with meat texture and chewing context. *Meat Science,* 70, 365-371.

Muscle_Viande.indd 289 07/09/2010 12:53:12

Liste des auteurs

Sophie Allais
Union nationale des coopératives agricoles d'élevage et d'insémination animale (UNCEIA)
75595 Paris.

Jamila Anba
UMR Inra-AgroParisTech Microbiologie de l'alimentation au service de la santé humaine (Micalis)
Équipe « Flore lactique et environnement carné »
Inra, Centre de recherche de Jouy-en-Josas
Domaine de Vilvert
78352 Jouy-en-Josas Cedex

Thierry Astruc
Unité de recherche 0370 Qualité des produits animaux (Quapa)
Inra, centre de recherche de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Nadia Bastide
UMR 1089 Inra-ENVT Xénobiotiques
Inra, centre de recherche de Toulouse
180, chemin de Tournefeuille
31931 Saint-Martin-du-Touch

Dominique Bauchart
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Nutriments et métabolismes »
Inra, centre de recherche de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Marc Benoit
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Économie et gestion des exploitations d'élevage »
Inra, centre de recherche de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Muriel Bonnet
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Tissus adipeux et lipides du lait »
Inra, centre de recherche de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Isabelle Cassar-Malek
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Croissance et métabolisme du muscle »
Inra, centre de recherche de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Stéphane Chaillou
UMR Inra-AgroParisTech Microbiologie de l'alimentation au service de la santé humaine (Micalis)
Équipe « Flore lactique et environnement carné »
Inra, centre de recherche de Jouy-en-Josas
Domaine de Vilvert
78352 Jouy-en-Josas Cedex

Marie Champomier-Vergès
UMR Inra-AgroParisTech Microbiologie de l'alimentation au service de la santé humaine (Micalis)
Équipe « Flore lactique et environnement carné »
Inra, centre de recherche de Jouy-en-Josas
Domaine de Vilvert
78352 Jouy-en-Josas Cedex.

Denis Corpet
UMR 1089 Inra-ENVT Xénobiotiques

Muscle_Viande.indd 291 07/09/2010 12:53:12

Inra, centre de recherche de Toulouse
180, chemin de Tournefeuille
31931 Saint-Martin-du-Touch

Denys Durand
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Nutriments et métabolismes »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Guy de Fontguyon
Unité de recherche 1303
Alimentation et sciences sociales (Aliss)
Inra, 65, boulevard de Brandebourg
94205 Ivry-sur-Seine Cedex

Gilles Gandemer
Inra, centre de recherche de Lille
369, rue Jules-Guesde, BP 39
59651 Villeneuve-d'Ascq Cedex

Philippe Gatellier
Unité de recherche 0370
Qualité des produits animaux (Quapa)
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Florence Garcia-Launay
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Systèmes de production »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Dominique Gruffat
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Nutriments et métabolismes »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Jean-François Hocquette
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Croissance et métabolisme
du muscle »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Catherine Jurie
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Croissance et métabolisme
du muscle »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Alain Kondjoyan
Unité de recherche 0370 Qualité
des produits animaux (QuaPa)
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Hubert Levéziel
UMR Inra-université de Limoges 1061
Génétique moléculaire animale
Faculté des Sciences et techniques
123, avenue Albert-Thomas, 87060 Limoges

Michel Lherm
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Économie et gestion
des exploitations d'élevage »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Anne Listrat
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Croissance et métabolisme
du muscle »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Didier Micol
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Croissance et métabolisme
du muscle »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Samuel Oillic
Unité de recherche 0370
Qualité des produits animaux (QuaPa)
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Muscle_Viande.indd 292 07/09/2010 12:53:12

Isabelle Ortigues-Marty
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Nutriments et métabolismes »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Émilie Parafita
Association pour le développement
de l'institut de la viande (ADIV)
10, rue Jacqueline-Auriol,
ZAC des Gravanches
63039 Clermont-Ferrand Cedex 2

Marie-Agnès Peyron
UMR 1019 Inra-Université d'Auvergne
Unité de nutrition humaine
Équipe « Nutrition et signaux protéiques »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Brigitte Picard
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Croissance et métabolisme
du muscle »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Fabrice Pierre
UMR 1089 Inra-ENVT Xénobiotiques
Inra, centre de recherche de Toulouse
180, chemin de Tournefeuille
31931 Saint-Martin-du-Touch

Stéphane Portanguen
Unité de recherche 0370
Qualité des produits animaux (QuaPa)
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Sophie Prache
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Relations animal plante
et aliments »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Didier Rémond
UMR 1019 Inra-Université d'Auvergne
Unité de nutrition humaine
Équipe « Nutrition et signaux protéiques »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Gilles Renand
UMR Inra-Université de Génétique animale
et Biologie intégrative (Gabi)
Inra, centre de recherche de Jouy-en-Josas
Domaine de Vilvert
78352 Jouy-en-Josas Cedex

Pierre Sans
École nationale vétérinaire de Toulouse
23, chemin des Capelles, BP 87614
31076 Toulouse Cedex 2

Véronique Santé-Lhoutellier
Unité de recherche 0370 Qualité des
produits animaux (QuaPa), Inra, Centre
de recherche de Clermont-Ferrand/Theix,
63122 Saint-Genès-Champanelle.

Isabelle Savary-Auzeloux
UMR 1019 Inra-Université d'Auvergne
Unité de nutrition humaine
Équipe « Nutrition et signaux protéiques »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Agnès Thomas
Unité de recherche 1213 Herbivores (URH)
Équipe « Nutriments et métabolismes »
Inra, centre de recherche
de Clermont-Ferrand/Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle

Monique Zagorec
UMR Inra-AgroParisTech Microbiologie
de l'alimentation au service de la santé
humaine (Micalis)
Équipe « Flore lactique
et environnement carné »
Inra, centre de recherche de Jouy-en-Josas
Domaine de Vilvert
78352 Jouy-en-Josas Cedex

Muscle_Viande.indd 293 07/09/2010 12:53:12

Formaté typographiquement par Desk
Laval – 02 43 01 22 11

Muscle_Viande.indd 294 07/09/2010 12:53:12