

Comment la structure et la composition du muscle déterminent la qualité des viandes ou chairs

A. LISTRAT^{1,2}, B. LEBRET^{3,4}, I. LOUVEAU^{3,4}, T. ASTRUC⁵, M. BONNET^{1,2},
L. LEFAUCHEUR^{3,4}, J. BUGEON⁶

¹ INRA, UMR1213 Herbivores, F-63122 Saint-Genès-Champanelle, France

² Clermont Université, VetAgro Sup, UMR1213 Herbivores, BP 10448, F-63000, Clermont-Ferrand, France

³ INRA, UMR1348 PEGASE, F-35590 Saint-Gilles, France

⁴ Agrocampus Ouest, UMR1348 PEGASE, F-35000 Rennes, France

⁵ INRA, UR0370 QuaPA, F-63122 Saint-Genès-Champanelle, France

⁶ INRA, UR1037 Physiologie et Génétique des Poissons, F-35000 Rennes, France

Courriel : anne.listrat@clermont.inra.fr

Les muscles ont des caractéristiques qui influencent la qualité de la viande ou de la chair des poissons. La maîtrise de la qualité des produits passe par une meilleure connaissance des caractéristiques des tissus constitutifs des muscles. Cette revue fait le point sur les connaissances concernant les relations entre d'une part, les caractéristiques de structure et de composition des muscles et, d'autre part, les qualités des produits issus de la viande ou de la chair des poissons.

La masse musculaire des espèces animales de rente (terrestres et aquatiques) représente 35 à 60% de leur poids vif. Elle est composée pour les animaux terrestres de plus de 600 muscles dont environ 570 sont des muscles striés squelettiques, par opposition aux muscles lisses et au myocarde. Les muscles striés squelettiques, rattachés au squelette, sont impliqués dans les mouvements volontaires et permettent la locomotion et le maintien de la posture des animaux. Les muscles présentent une grande diversité de forme, taille, localisation et fonction. Ils se caractérisent par un aspect composite puisqu'ils contiennent, outre les fibres musculaires, du tissu conjonctif, du tissu adipeux, du tissu vasculaire et du tissu nerveux. Les fibres musculaires et les tissus conjonctif et adipeux jouent un rôle primordial dans le déterminisme des composantes de la qualité de la viande, en particulier la tendreté, la jutosité, la flaveur, la couleur et la capacité de rétention en eau de la viande crue, cuite ou transformée. Cet article a pour objectif de présenter une synthèse sur la structure et la composition du muscle et de relier ces propriétés aux qualités technologiques et sensorielles des viandes des principales espèces animales, et de la chair des poissons.

1 / Structure

1.1 / Echelle macroscopique du muscle

Le muscle squelettique des animaux terrestres est constitué de fibres musculaires groupées parallèlement en faisceaux. Chaque niveau de structure est enveloppé par une gaine conjonctive. On distingue ainsi, du centre du muscle vers la périphérie, l'endomysium qui enveloppe chaque fibre musculaire, le pérимыsium qui délimite les faisceaux de fibres musculaires et l'épимыsium, qui est l'enveloppe externe du muscle. Quand les morceaux de viande consommés sont constitués d'un seul muscle, l'épимыsium est retiré. Dans le cas où les morceaux consommés sont constitués de différents muscles, il n'est éliminé que sur l'extérieur (figure 1). Le muscle squelettique contient également du tissu adipeux et dans une moindre mesure, des tissus vasculaires et nerveux.

Chez les poissons, la partie consommable - le filet - est constituée de plusieurs muscles (myomères), emboîtés les uns dans les autres et séparés par une cloison de tissu conjonctif de quelques millimètres d'épaisseur, appelée myosepte. Les myoseptes ont une continuité

structurale de l'axe vertébral à la peau, traversant successivement les différents muscles. Leur rôle est d'assurer la transmission des forces de contraction des fibres d'un myomère à l'autre, ainsi qu'au squelette et à la peau. Cette organisation particulière, avec alternance de feuillets musculaires et conjonctifs, constitue une structure appelée « métamérique ». La forme des myomères chez un poisson « rond » au stade commercial ressemble à un W sur un filet (figure 2), mais cette organisation se révèle plus complexe en coupe transversale (darne) (figure 3). Mis à part le myosepte qui peut s'apparenter à l'épимыsium, le tissu conjonctif intramusculaire des poissons forme un réseau de soutien de la masse musculaire semblable à celui des animaux terrestres décrit précédemment. Une autre originalité du muscle des poissons est, à l'échelle macroscopique, la séparation anatomique des trois principaux types de muscles : un muscle blanc majoritaire, un muscle rouge superficiel (le long de la peau) et un muscle rose intermédiaire. Ces muscles sont présents dans chaque myomère (figure 3). Le filet de poisson contient également du tissu adipeux intramusculaire, localisé au sein d'un myomère entre les fibres et dans le pérимыsium mais de manière plus importante encore dans les myoseptes qui séparent les myomères.

Figure 1. Organisation générale du muscle (*Pour la Science*, n°274, 2000, modifié par Astruc).

Le muscle squelettique est majoritairement constitué de fibres musculaires et de tissu conjonctif. Ce dernier est distribué à trois niveaux dans le muscle : au niveau de la fibre musculaire se trouve l'endomysium, puis le périmysium qui compartimente le muscle en faisceaux de fibres et enfin l'épimysium, enveloppe externe du muscle. Au sein des fibres, les myofibrilles occupent la presque totalité du volume intracellulaire. L'unité contractile de la fibre musculaire est le sarcomère.

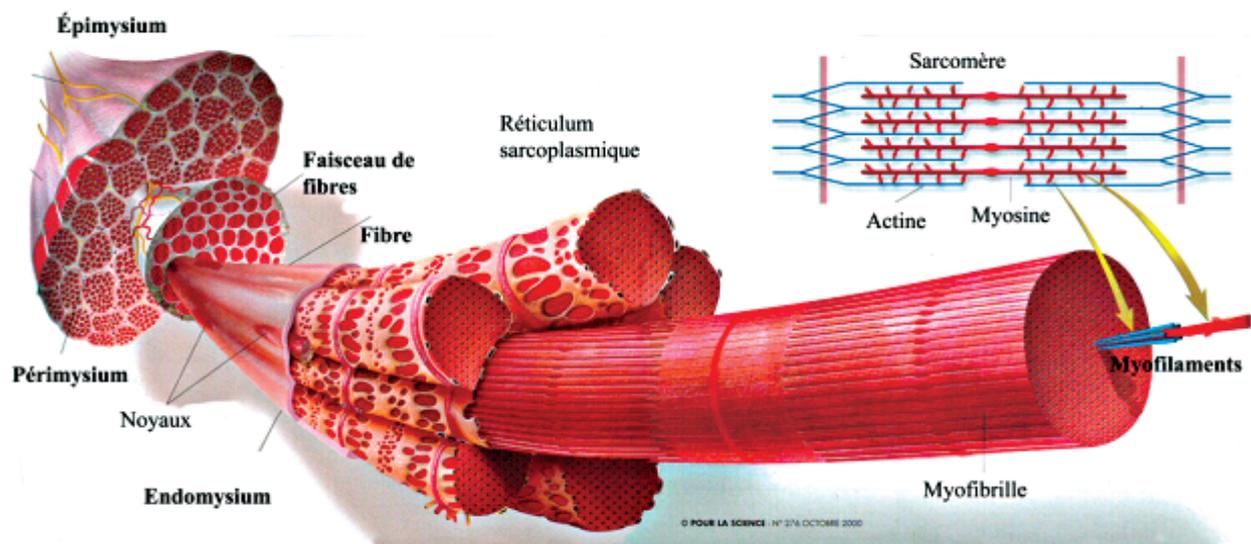


Figure 2. Schéma d'un filet de poisson (saumon) en coupe longitudinale, côté peau, permettant de visualiser la forme en W des myomères et la présence des deux types musculaires (Bugeon, communication personnelle).

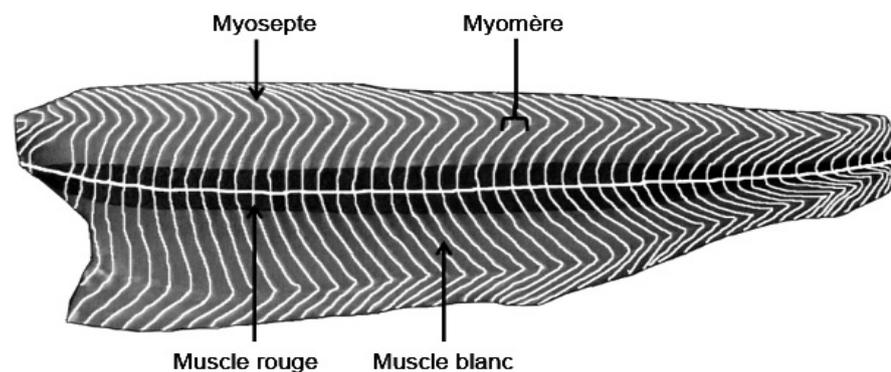
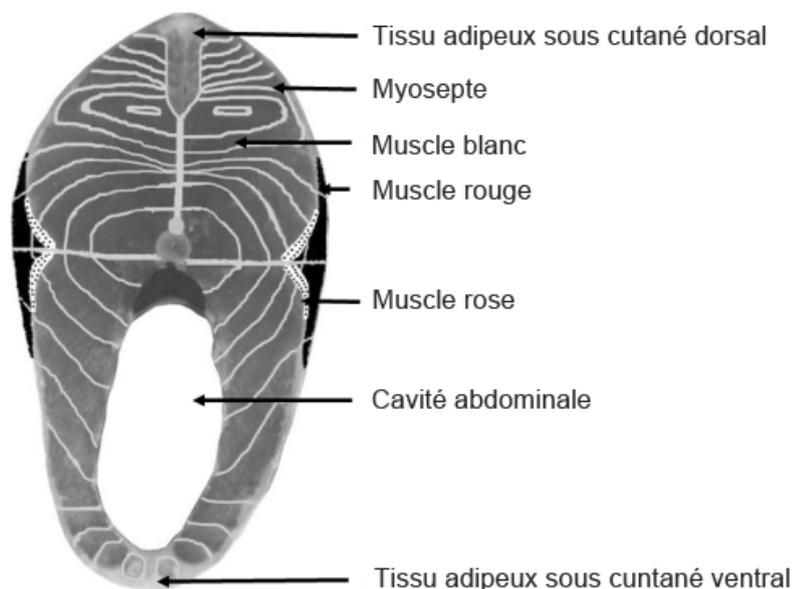


Figure 3. Schéma de l'organisation et répartition de la musculature sur une dame (coupe transversale) de truite (Bugeon, communication personnelle).



1.2 / Echelle microscopique

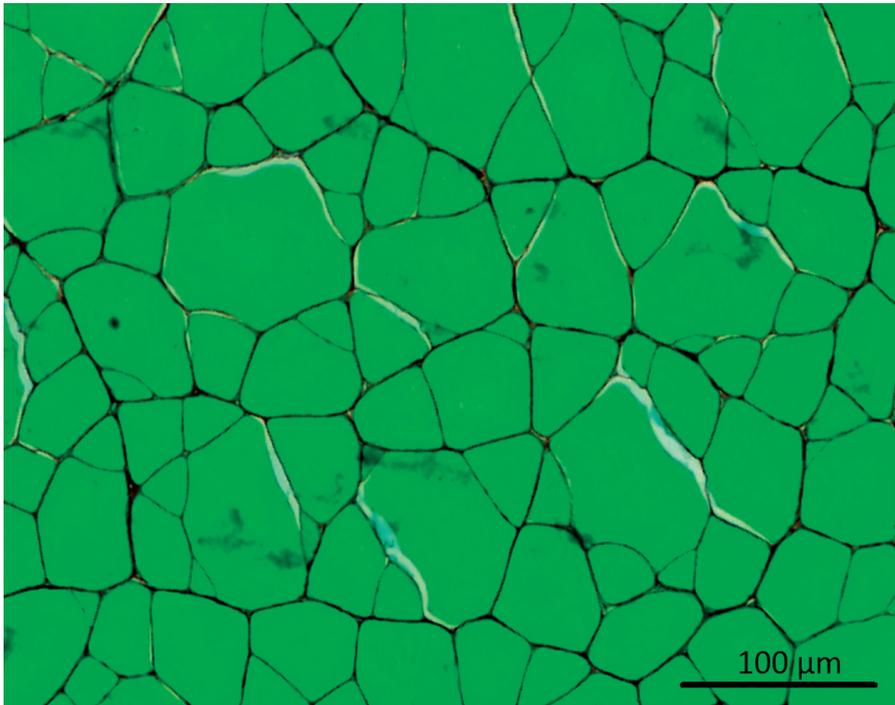
Les fibres musculaires sont des cellules plurinucléées allongées et fusiformes, d'un diamètre de 10 à 200 μm et d'une longueur qui va de quelques millimètres chez les poissons à plusieurs centimètres chez les animaux terrestres. Dans toutes les espèces, la taille des fibres augmente avec l'âge et constitue un paramètre important de la croissance musculaire. Elles sont délimitées par leur membrane plasmique appelée sarcolemme. L'Aire de Section Transversale (AST) varie selon le type de fibres (voir § 2.1 pour la typologie des fibres musculaires).

Chez les poissons, la distribution de la taille des fibres varie en fonction de l'importance des phases de croissance hypertrophique (augmentation réversible ou irréversible de la taille cellulaire liée à une augmentation du volume) et hyperplasique (augmentation de volume due à une augmentation du nombre de cellules) (Bonnet *et al* 2015, ce numéro). Dans la masse musculaire se côtoient des fibres de petite et de grande taille (environ 10 et 200 μm de diamètre respectivement) à l'origine d'une structure en « mosaïque » (figure 4).

Quelle que soit l'espèce considérée, les myofibrilles alignées en faisceaux occupent la presque totalité du volume intracellulaire des fibres musculaires. Elles ont un diamètre d'environ 1 μm et sont constituées de sous-unités encore plus petites, les myofilaments (figure 1) (voir § 1.3). Les myofibrilles observées en coupe longitudinale par microscopie électronique en transmission présentent une alternance de zones sombres (bandes

Figure 4. Coupe transversale de muscle blanc de Bar (*Dicentrarchus labrax*) colorée au rouge sirius et au vert rapide (Bugeon, communication personnelle).

Des fibres grandes et petites composent le muscle (environ 200 et 10 µm de diamètre respectivement).



A) et de zones claires (bandes I). Chaque bande I est partagée en deux par la strie Z. L'unité répétitive comprise entre deux stries Z constitue le sarcomère qui est l'unité fonctionnelle contractile de la myofibrille (figure 5). Les myofilaments fins sont essentiellement composés d'actine, de protéines régulatrices de la contraction musculaire, des troponines T, I et C et de la tropomyosine disposée bout à bout le long des chaînes d'actine. Les myofilaments épais sont principalement constitués d'un assemblage de molécules de myosine dont l'activité ATPasique catalyse la dégradation de l'ATP (Adénosine TriPhosphate) en ADP (Adénosine DiPhosphate) et fournit l'énergie chimique nécessaire à la contraction musculaire. Le sarcoplasme, cytoplasme des fibres musculaires, contient de nombreuses protéines solubles dont les enzymes de la glycolyse et la myoglobine qui transporte l'oxygène jusqu'aux mitochondries et pigmente les cellules en rouge. Il héberge également des granules de glycogène qui constituent la principale réserve énergétique de la cellule musculaire, ainsi que des gouttelettes lipidiques.

2 / Composition biochimique

Les muscles squelettiques contiennent environ 75% d'eau, 20% de protéines, 1 à 10% de lipides et 1% de glycogène. Nous décrivons les propriétés biochimiques des principaux constituants musculaires : les fibres, le tissu conjonctif et le tissu adipeux.

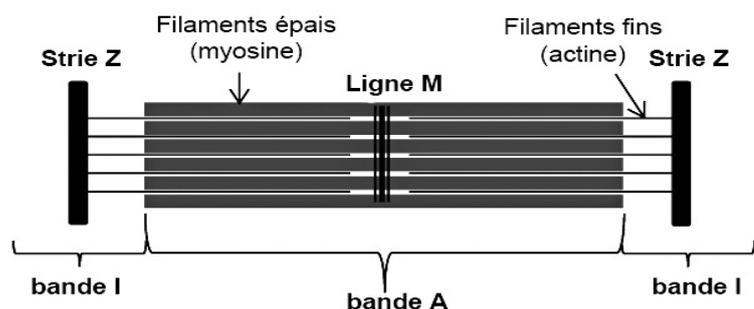
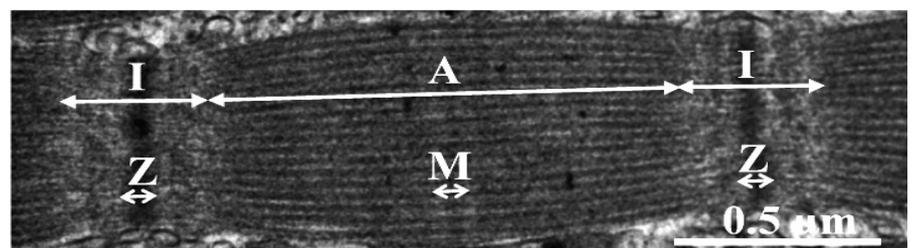
2.1 / Fibres musculaires

Les fibres musculaires sont généralement caractérisées par leurs propriétés contractiles et métaboliques. Les caractéristiques contractiles dépendent principalement des isoformes de chaînes lourdes de myosine (MyHC) présentes au sein

des filaments épais. Dans les muscles squelettiques matures de mammifères, quatre types de MyHC sont exprimées (I, IIa, IIx et IIb). L'activité ATPasique de ces MyHC est liée à la vitesse de contraction : lente (type I) ou rapide (types IIa, IIx et IIb). Les fibres de type I présentent des contractions de faible intensité mais sont résistantes à la fatigue, elles sont majoritaires dans les muscles de posture et les muscles respiratoires. La contraction musculaire nécessite de l'énergie sous forme d'ATP, dont les besoins diffèrent fortement selon les types de fibres. Deux voies majeures de régénération de l'ATP sont utilisées dans le muscle : la voie oxydative (aérobie) par laquelle le pyruvate issu de la dégradation du glycogène et du glucose, les acides gras, les corps cétoniques et certains acides aminés sont oxydés au niveau de la mitochondrie, et la voie glycolytique (anaérobie) dans laquelle le pyruvate est fermenté de façon anaérobie en acide lactique dans le sarcoplasme. L'importance relative de ces deux voies détermine le type métabolique des fibres : oxydatifs (rouges car riche en myoglobine qui est le transporteur d'oxygène et pigmente le muscle en rouge), et glycolytiques (blanches presque dépourvues de myoglobine car les besoins en oxygène sont très limités). D'une façon générale, les fibres rouges oxydatives ont une AST inférieure à celle des fibres blanches glycolytiques. Toutefois, la hiérarchie de taille entre types de fibres peut parfois varier en fonction du muscle considéré et au sein d'un même muscle. Ainsi chez le porc, l'AST des

Figure 5. Structure d'un sarcomère observé en microscopie électronique (en haut) et schématisé (en bas) (Astruc, communication personnelle).

Il s'agit de la plus petite unité contractile du muscle délimitée par les stries Z. La bande A (pour Anisotrope) est composée de filaments fins et épais et elle est partagée en son milieu par la ligne M. La bande I (Isotrope) ne contient que des filaments fins. Le sarcomère est composé d'au moins une trentaine de protéines différentes dont les plus abondantes sont la myosine et l'actine.



fibres oxydatives est supérieure à celle des fibres glycolytiques dans la partie rouge du muscle *Semitendinosus* (Realini *et al* 2013). De même dans le muscle *Rectus abdominis* (bavette de flanchet) de bovins, les fibres rouges oxydatives ont une AST bien supérieure à celle des fibres blanches glycolytiques (Guillemin *et al* 2009). Enfin, les fibres musculaires sont des structures dynamiques qui peuvent passer d'un type à l'autre selon le schéma de transition suivant I ↔ IIA ↔ IIX ↔ IIB. Un résumé des propriétés des différents types de fibres dans le muscle mature de mammifère est présenté dans le tableau 1.

Malgré la présence des gènes, les trois isoformes de MyHC rapides adultes ne sont pas présentes dans les muscles matures de toutes les espèces de mammifères. En effet, la MyHC IIB n'est pas exprimée chez le mouton et le cheval et a été mise en évidence chez certains bovins avec de fortes différences entre races (Picard et Cassar-Malek 2009). Ainsi, une étude conduite sur les trois principales races bovines à viande a montré la présence de la MyHC IIB chez 45% des animaux en race Limousine, 35% en Blonde d'Aquitaine et 9% en Charolaise (Picard B. communication personnelle). En revanche, une forte expression de la MyHC IIB est observée dans les muscles squelettiques du porc conventionnel (Lefaucheur *et al* 1998). Quelles que soient les espèces, le facteur de variation le plus important de la composition en fibres musculaires est le type

de muscle, probablement en relation avec sa fonction spécifique. Pour un muscle donné, la composition en fibres varie fortement selon l'espèce. Ainsi, le muscle *Longissimus* de porc contient environ 10% de fibres I, 10% de IIA, 25% de IIX et 55% de IIB alors que celui de bovin contient en moyenne 30% de fibres I, 18% de IIA et 52% de IIX. Les autres facteurs qui influencent la composition en fibres musculaires sont la race, le sexe, l'âge, l'exercice physique, la température ambiante et la conduite alimentaire.

Comme chez les mammifères, les fibres musculaires des oiseaux peuvent être classées sur la base de leur activité contractile et métabolique. Cependant, une classe additionnelle, les fibres lentes toniques multi-innervées de type IIIa et IIIb, spécifique aux muscles aviaires, a été décrite (Berri et Duclos 2003). Il est cependant difficile chez les oiseaux de faire correspondre une isoforme de MyHC avec un type de fibre en raison de la présence simultanée de MyHC adultes et développementales dans les fibres matures. Les poissons présentent également différents types de fibres musculaires caractérisés par leur type contractile et métabolique. En revanche, on observe une séparation anatomique entre les deux principaux types de fibres avec par exemple chez la truite, des fibres rapides (blanches) au centre (analogue au IIB des mammifères) et des fibres lentes, rouges (analogue au type I) en périphérie du myomère (Alami-Durante et Rescan 2003). A ces deux types prin-

cipaux peuvent s'ajouter selon les espèces et le stade de développement des types plus minoritaires comme des fibres intermédiaires (rose, analogue au type IIA). Ces deux principaux types de fibres ont été associés à l'expression de MyHC rapide et lente (Rescan *et al* 2001). Il apparaît difficile chez le poisson de faire correspondre de manière systématique une isoforme avec un type de fibre en raison de la présence simultanée de plusieurs MyHC, notamment dans les petites fibres.

2.2 / Tissu conjonctif intramusculaire

Le tissu conjonctif qui entoure les fibres musculaires et les faisceaux de fibres est un tissu conjonctif lâche. Il est constitué de cellules et d'une matrice extracellulaire (MEC) composée principalement d'un réseau composite de fibres de collagène enveloppées dans une matrice de protéoglycanes. Nous ne citerons ici que les composés ayant un rôle avéré ou supposé dans la détermination des qualités de la viande.

Les collagènes sont une famille de glycoprotéines fibreuses. Quel que soit le type de collagène, la structure générale des molécules de collagène est une triple hélice polypeptidique, appelée tropocollagène. Les molécules de tropocollagène s'assemblent entre elles par des liaisons covalentes pour former des fibrilles de 50 nm de diamètre. Ces fibrilles sont

Tableau 1. Caractéristiques biologiques des principaux types de fibres musculaires ⁽¹⁾ (Lefaucheur 2010).

	I	IIA	IIX	IIB
Vitesse de contraction	+	+++	++++	+++++
ATPase myofibrillaire	+	+++	++++	+++++
Seuil d'excitation	+	+++	++++	+++++
Durée de travail par jour	+++++	+++	+++	+
Résistance à la fatigue	+++++	++++	++	+
Métabolisme oxydatif	+++++	++++, +++++	+, ++	+
Métabolisme glycolytique	+	++++	++++	+++++
Phosphocréatine	+	+++++	+++++	+++++
Glycogène	+	+++++	++++	+++++
Triglycérides	+++++	++	+	+
Phospholipides	+++++	++++	+++	+
Vascularisation	+++++	++++	++	+
Myoglobine	+++++	+++	+, ++	+
Pouvoir tampon	+	++++	+++++	+++++
Épaisseur strie Z	+++++	+++	+++	+
Diamètre	++	+, ++	++++	+++++

⁽¹⁾ + : très faible ; ++ : faible ; +++ : moyen ; ++++ : élevé ; +++++ : très élevé.

stabilisées par des liaisons intra moléculaires (ponts disulfures ou hydrogènes) ou inter moléculaires (dont la pyridinolone et la déoxyypyridinolone) qui sont appelées liaisons de réticulation ou « *Cross-Links* » (CL). Dans le muscle, on trouve différents types de collagènes. Chez les mammifères, les collagènes fibrillaires de type I et III sont majoritaires (Bailey et Light 1989). Chez les poissons, les collagènes de type I et V prédominent (Sato *et al* 1991).

Les autres composants principaux du tissu conjonctif sont les *Protéoglycanes* (PGs). Ce sont des molécules complexes et multifonctionnelles, constituées d'une protéine de poids moléculaire compris entre 40 et 350 kDa, liée par liaisons covalentes à plusieurs dizaines de chaînes de GlycosAminoGlycanes (GAGs). Les PGs forment de grands complexes, en se liant à d'autres PGs ainsi qu'aux protéines fibreuses de la matrice (telles que le collagène). Ils lient les cations (sodium, potassium, calcium...) et l'eau, et régulent le mouvement des molécules à l'intérieur de la matrice (Praillet *et al* 1998).

La proportion et le degré de réticulation du collagène intramusculaire varient selon le muscle, l'espèce, le type génétique, l'âge, le sexe et l'exercice physique (Purslow 2005). Le contenu en collagène total varie de 1 à 15% du poids sec des muscles chez les bovins adultes (Bailey et Light 1989), alors qu'il représente entre 1,3 (*Psoas major*) et 3,3% (*Latissimus dorsi*) du poids sec du muscle chez le porc de race Large White au stade commercial d'abattage (Lebret *et al* 1998). Chez les volailles, le collagène représente 0,75 à 2 % du poids sec des muscles (Liu *et al* 1996). Chez les poissons, des teneurs variables ont été rapportées selon les espèces – facteur de variation de 1 à 10 entre la sardine et le congre (Sato *et al* 1986) – ainsi qu'au sein d'une même espèce, entre l'avant, et la partie caudale du filet plus riche en collagène (Sikorski *et al* 1984). Les PGs représentent une faible part du poids sec des muscles (0,05% à 0,5% chez le bovin selon les muscles) (Dubost *et al* 2013a).

2.3 / Tissus adipeux et lipides intramusculaires

Les lipides du muscle sont majoritairement des lipides de structure (les phospholipides) et des lipides de réserve (les triglycérides et le cholestérol). Les triglycérides sont stockés pour une part mineure (5-20%) dans le cytoplasme des fibres musculaires sous forme de gouttelettes lipidiques (lipides intramyocellulaires), l'essentiel (80% environ) étant stocké dans les adipocytes (Essen-Gustavsson *et al* 1994). La teneur en phospholipides présents dans les membranes cellulaires varie assez peu (0,5 à

1% du poids de muscle frais chez le porc), alors que la teneur en triglycérides est à l'inverse très variable (Wood *et al* 2008).

La teneur en Lipides IntraMusculaires (LIM) dépend fortement de la taille et du nombre des adipocytes intramusculaires. Ainsi, chez le porc et le bovin (Gondret et Lebret 2002, Damon *et al* 2006), la variation de teneur en LIM entre muscles est associée à une variation du nombre d'adipocytes intramusculaires ; par ailleurs, au sein d'un muscle donné, la taille des adipocytes contribue à la variabilité de la teneur en LIM entre individus soumis à différents régimes alimentaires. Cette dernière étude montre que le nombre d'adipocytes intramusculaires participerait majoritairement à la variabilité du taux de LIM du muscle *Longissimus* entre individus à fort ou faible taux de LIM. Chez les poissons l'augmentation de la largeur des myoseptes serait liée en grande partie à l'augmentation du nombre et de la taille des adipocytes (Weil *et al* 2013).

La teneur en LIM varie selon l'origine anatomique du muscle, l'âge, la race, le génotype, l'alimentation et les conditions d'élevage des animaux de rente (Mourot et Hermier 2001, Wood *et al* 2004, Bauchart et Thomas 2010, Bonnet *et al* 2015). Par exemple, les races de porc chinoises (Meishan) et américaines (Duroc) ou les porcs de race locale européenne (Ibérique, Basque...), présentent des teneurs en LIM plus élevées que les génotypes conventionnels européens comme le Large White, le Landrace ou le Piétrain (Bonneau et Lebret 2010). La teneur en LIM varie de 1 à plus de 10% du poids frais du muscle chez le porc au stade commercial d'abattage (Gandemer 1990). Chez le bovin, la teneur en LIM du muscle *Longissimus thoracis* (à l'origine de l'entrecôte) varie de 0,6 à 23,3% respectivement chez

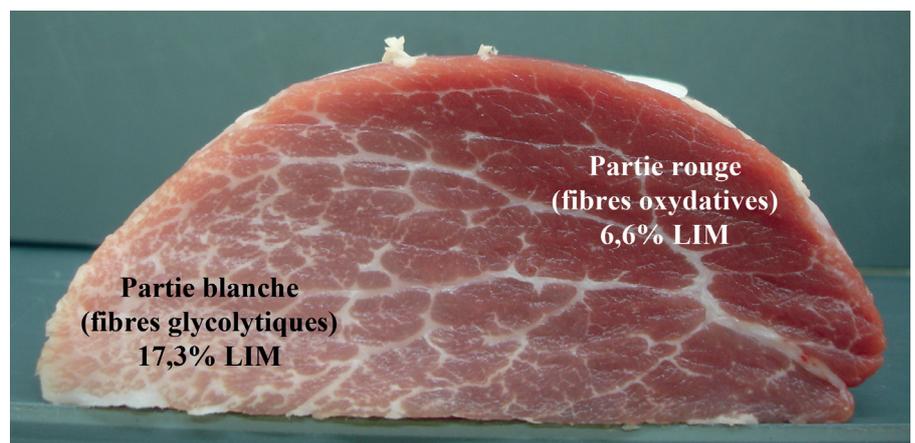
des Blanc Bleu Belge et des Noir Japonais à l'âge d'abattage de 24 mois (Gotoh *et al* 2009). Pour les races bovines françaises, il a été montré que la sélection sur la masse musculaire s'accompagne d'une diminution des teneurs en LIM et en collagène. Ainsi, les principales races à viande Charolaise, Limousine et Blonde d'Aquitaine, ont des teneurs en LIM inférieures aux races rustiques comme l'Aubrac et la Salers qui ont elles-mêmes des teneurs en LIM inférieures aux races laitières (Bauchart et Thomas 2010). Chez les poissons, la teneur en LIM est également très variable entre espèces, de moins de 1% pour les poissons maigres à plus de 10% pour les poissons gras (Médale *et al* 2009), mais aussi au sein d'une même espèce comme le saumon où des teneurs comprises entre 10 et 17% de lipides ont été rapportées au stade commercial (Aquimer 2007).

3 / Relations entre les différents composants tissulaires

Des études généralement basées sur des comparaisons entre types de muscles indiquent que la teneur en LIM est corrélée positivement avec le pourcentage de fibres oxydatives et négativement avec celui des fibres glycolytiques (Hwang *et al* 2010). Même si les fibres à métabolisme oxydatif, en particulier les fibres lentes, sont souvent plus riches en LIM que les fibres rapides glycolytiques (Essén-Gustavsson *et al* 1994), de nombreux travaux suggèrent une absence de relation stricte entre la teneur totale en LIM et la composition en fibres du muscle (Gondret et Bonneau 1998, Lefaucheur 2010). La teneur en LIM peut même être jusqu'à trois fois plus élevée dans la partie blanche que dans la partie rouge du muscle *Semitendinosus* chez le porc (Bonnet *et al* 2010) (figure 6). Une liaison négative entre teneur en

Figure 6. Coupe transversale du muscle *Semitendinosus* d'un porc de race Basque de 145 kg de poids vif (Lefaucheur, communication personnelle).

La teneur en Lipides IntraMusculaires (LIM) est environ trois fois plus élevée dans la partie blanche glycolytique que la partie rouge plus oxydative du muscle.



LIM et métabolisme oxydatif a également été trouvée dans le muscle *Longissimus* de porc par une approche de génomique fonctionnelle (Hamill *et al* 2012). En revanche, des corrélations génétiques et phénotypiques positives ont été observées entre la teneur en LIM et l'AST des fibres du muscle *Longissimus* chez le porc (Larzul *et al* 1997, Gondret *et al* 2006). Chez les poissons, où la séparation anatomique des muscles blancs et rouges constitue un modèle particulier, il est admis que le muscle rouge est plus gras que le muscle blanc en raison de quantités supérieures d'adipocytes dans le péri-mysium, ainsi que de gouttelettes lipidiques dans les fibres. Une corrélation génétique négative ($r_G = -0,85$) a été rapportée entre le nombre total de fibres et la teneur en LIM, suggérant qu'à masse équivalente une sélection pour une faible teneur en LIM entraînerait une augmentation du nombre de fibres (Vieira *et al* 2007). Par ailleurs, une corrélation négative entre les teneurs en collagène et en LIM ($r_G = -0,8$) a été observée chez la daurade, indiquant qu'une augmentation des LIM induirait une diminution relative de la teneur en collagène du muscle, par un phénomène de dilution (Navarro *et al* 2009).

Aucune relation systématique entre les caractéristiques biochimiques de la trame conjonctive et la typologie des fibres musculaires n'a été mise en évidence chez les animaux producteurs de viande. En revanche, chez les poissons la teneur en collagène du muscle rouge est supérieure à celle du muscle blanc (Yoshinaka *et al* 1988).

4 / Mécanismes d'évolution post-mortem du muscle et qualité des viandes et de la chair : modulation par les propriétés musculaires

Après l'abattage, la viande est généralement stockée en chambre froide à 4 °C pour des durées allant de 2 à 30 jours selon l'espèce et le mode de conditionnement. Les durées de stockage les plus élevées sont appliquées à la viande bovine (une à deux semaines pour les carcasses, jusqu'à un mois pour des pièces de viande sous vide) dans le but de subir un attendrissage naturel (maturation). La réduction de l'AST des fibres musculaires observée au cours de la réfrigération se traduit à l'échelle ultrastructurale par un resserrement des myofibrilles, conduisant à une contraction latérale des myofibrilles dont l'amplitude peut dépendre du niveau de stress de pré-abattage des animaux et de la technologie d'abattage (figure 7) (Guignot *et al* 1993).

La phase de maturation est aussi caractérisée par une série de modifications ultra-structurales et conduit, entre autres, à la fragmentation des fibres musculaires. L'action des différents systèmes protéolytiques entraîne des ruptures myofibrillaires caractéristiques le long des stries Z (figure 7). Les mitochondries se déforment et leurs membranes s'altèrent (Abbott *et al* 1977, Ouali *et al* 2013). La dégradation des costamères, points de jonction des protéines du cytosquelette au sarcolemme, entraîne le détachement de ce dernier des myofibrilles périphériques (Taylor *et al* 1995). D'après Ouali *et al* (2013), le processus enzymatique commence dès la saignée avec une action des caspases responsables des dégradations des constituants cellulaires lors de l'apoptose. Les autres systèmes protéolytiques (calpaïnes, protéasome, cathép-sines...) prennent le relais pour poursuivre la dégradation des cellules et du tissu (Terlouw *et al* 2015).

Le tissu conjonctif subit également quelques modifications morphologiques pendant la maturation des viandes

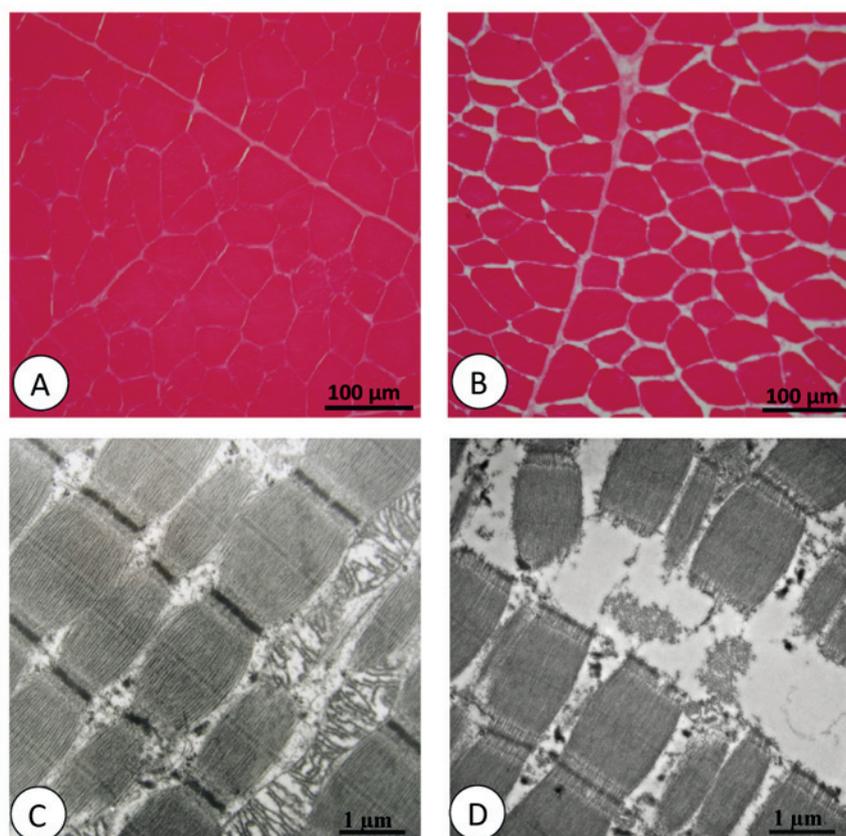
(Bailey et Light 1989, Nishimura 2010) qui sont détectables dès 12 h *post-mortem* (*p.m.*) chez le poulet (Liu *et al* 1994), mais seulement après 2 semaines *p.m.* chez le bovin (Nishimura *et al* 1995). Cette dégradation faciliterait la solubilisation du collagène au cours de la cuisson, améliorant ainsi la tendreté de la viande cuite. Il a été suggéré un rôle indirect des PGs sur la tendreté de la viande cuite. En effet, durant la maturation, la diminution de la résistance du péri-mysium est associée à une diminution des quantités de PGs, parallèlement à une augmentation de la solubilité du collagène suite à l'activité accrue de certaines enzymes. Une hypothèse est que les PGs pourraient être dégradés (de façon spontanée ou par voie enzymatique) pendant la maturation, et ne protégeraient alors plus le collagène d'attaques enzymatiques (Nishimura 2010).

Chez les poissons, le phénomène d'attendrissage est associé à une déstructuration progressive de l'endomysium (Ando *et al* 1995), ainsi qu'à un détachement des fibres entre elles du fait de

Figure 7. Evolution de la structure du muscle au cours de la réfrigération (Astruc, communication personnelle).

A et B : Coupes transversales de muscle *Semitendinosus* de bovin à l'abattage (A) et après 12 jours de réfrigération (B) observées en microscopie optique. Au cours de la réfrigération, les cellules se rétractent et la taille des espaces extracellulaires augmente.

C et D : Coupes longitudinales de muscle *Semitendinosus* de bovin à l'abattage (C) et après 12 jours de réfrigération (D) observées en microscopie électronique en transmission. A l'échelle ultrastructurale, l'action des enzymes protéolytiques entraîne la rupture des myofibrilles le long de la strie Z.



la rupture des liens avec l'endomysium mais aussi avec le myosepte (Taylor *et al* 2002). Les poissons à chair molle présenteraient plus de déstructuration de l'endomysium (collagène, PGs) (Torgersen *et al* 2014). Si des évolutions peuvent être observées par des techniques biochimiques au cours de l'attendrissement de la chair, les myofibrilles de poisson présentent peu de changements d'ultrastructure du complexe actomyosine, contrairement aux muscles des bovins (Papa *et al* 1997). Ainsi les bandes I et Z ne sont que partiellement dégradées après 12 jours de stockage réfrigéré chez la daurade (*Sparus aurata*) (Ayala *et al* 2011).

5 / Relations entre les propriétés musculaires et les qualités des viandes

Parmi les différentes composantes de la qualité des viandes (Lebret et Picard 2015, ce numéro), nous considérerons ici les composantes technologique, nutritionnelle et sensorielle. La composante nutritionnelle de la qualité est déterminée essentiellement par la composition chimique du tissu musculaire au stade d'abattage, alors que les composantes technologique et sensorielle résultent d'interactions entre la composition chimique et les propriétés métaboliques du muscle à l'abattage, et son évolution *p.m.* conduisant à sa conversion en viande. La structure et la composition du muscle ainsi que la cinétique d'évolution *p.m.* varient selon les espèces, engendrant des différences majeures de qualité intrinsèque entre espèces, auxquelles s'ajoutent des utilisations différentes (consommation en viande fraîche ou diverses transformations). En conséquence, les composantes qualitatives recherchées varient selon les espèces : par exemple, la tendreté est recherchée chez le bovin alors que la fermeté de la chair est principalement ciblée chez le poisson et la capacité de rétention en eau est privilégiée chez le porc et le poulet.

5.1 / Qualité technologique

Après abattage, selon les espèces et les marchés considérés, les carcasses sont stockées en chambre froide puis découpées en muscles ou pièces. Au cours de la conservation, la structure interne des muscles évolue. Les fibres musculaires se rétrécissent latéralement en expulsant l'eau intracellulaire vers les espaces extracellulaires, dont la part relative augmente. Cette eau est ensuite exsudée au niveau des extrémités coupées des muscles (Guignot *et al* 1993).

La composition en fibres musculaires influe sur la qualité technologique de la

viande, notamment sa capacité de rétention en eau, qui dépend de la cinétique d'évolution *p.m.* du pH et de la température du muscle. La chute *p.m.* du pH est généralement plus rapide et de plus forte amplitude dans les muscles glycolytiques que dans les muscles oxydatifs (Lebret et Guillard 2005), même si cette relation n'est pas systématique. En effet, le pH 45 min. *p.m.* est plus bas dans le muscle *Psoas major* de porc (27% de fibres I) que dans le *Longissimus* (10% de fibres I) (Lefaucheur 2010), ce qui peut s'expliquer par des différences de pouvoir tampon entre types de fibres (tableau 1) et de cinétique de diminution *p.m.* de la température selon la localisation anatomique des muscles. Une stimulation exacerbée du métabolisme glycolytique musculaire dans l'heure qui suit l'abattage augmente la vitesse de chute du pH qui, associée à une température élevée du muscle, peut conduire à une dénaturation des protéines et engendrer le phénomène PSE (« *Pale, Soft and Exudative* ») dans les muscles blancs, surtout chez le porc et le poulet. Une forte amplitude de chute *p.m.* du pH (mesurée par le pH à 24h), principalement liée à une teneur élevée en glycogène musculaire au moment de l'abattage, est favorisée par une proportion importante de fibres rapides, riches en glycogène (tableau 1). Chez des porcs de race Large White, dans le muscle *Longissimus* l'augmentation de la vitesse et de l'amplitude de chute *p.m.* du pH est associée à une augmentation de la luminosité, de la couleur pale et des pertes en eau (Larzul *et al* 1997, Ryu et Kim 2006).

5.2 / Qualité nutritionnelle

La viande et la chair de poisson constituent une source importante de protéines, d'Acides Aminés (AA) essentiels, d'acides gras, de minéraux et de vitamines (A, E, groupe B) qui déterminent sa qualité nutritionnelle. Le profil en AA est relativement constant entre muscles ou entre espèces (Culioli *et al* 2003), cependant les muscles riches en collagène présentent une valeur nutritionnelle inférieure du fait de leur richesse en glycine, un AA non essentiel (Bailey et Light 1989). Comparativement aux muscles blancs, les muscles rouges, riches en myoglobine, apportent des quantités supérieures de fer héminique, très assimilable par l'organisme. Même si les lipides du muscle et donc de la viande constituent une fraction quantitativement minime de la masse musculaire, ils participent à l'apport en acides gras, dont la teneur et la nature (profil) varient selon l'espèce, l'origine anatomique du muscle, ainsi que l'âge et la conduite alimentaire des animaux (Bonnet *et al* 2015). Par ailleurs, *p.m.*, les lipides subissent des altérations (peroxydation) plus ou moins fortes

selon la composition en acides gras des viandes. Ces altérations peuvent induire une détérioration des qualités sensorielle (couleur, flaveur) et nutritionnelle (Durand *et al* 2010).

5.3 / Qualité sensorielle

a) Couleur et aspect

La composition en fibres des muscles influence la couleur de la viande *via* la quantité et l'état chimique de la myoglobine. La forte teneur en myoglobine des fibres de type I et IIA se traduit par une liaison positive entre la proportion de ces fibres et l'intensité de couleur rouge. Au cours de la conservation, la myoglobine peut s'oxyder et assombrir la viande qui est alors défavorablement perçue par le consommateur (Suman et Joseph 2013). L'oxydation de la myoglobine dans des viandes à proportion élevée de fibres I détériore la stabilité de la couleur rouge en induisant la formation de metmyoglobine (MetMb-Fe⁺⁺⁺) avec pour conséquence l'apparition d'une couleur brunâtre, un défaut plus prononcé dans l'espèce bovine (Renner 1990) et chez les animaux présentant une musculature rouge (ovins, chevaux, oiseaux migrateurs : oies, canards). A l'opposé, une forte proportion de fibres glycolytiques conduit à l'obtention d'une viande blanche, phénomène marqué chez le poulet et le porc. La couleur de la viande dépend aussi de l'alimentation. Ainsi, l'alimentation des veaux nourris au lait de vache qui est dépourvu de fer, limite la biosynthèse de myoglobine avec pour conséquence la production d'une viande claire.

Chez le bovin, la distribution et l'épaisseur du tissu conjonctif associées au degré d'infiltration de gras visible (appelé persillé, Purslow 2005) dans une coupe transversale de muscle caractérise « le grain de la viande ».

Chez les poissons, seul le muscle rouge superficiel, riche en myoglobine, est fortement coloré et de couleur plutôt brune, le muscle blanc étant relativement translucide. Dans le cas des salmonidés, la couleur rouge orangée de la chair est liée à la présence dans les fibres musculaires de pigments caroténoïdes comme l'astaxanthine, apportés par l'alimentation. A l'image du persillé de la viande, le consommateur peut apprécier l'organisation macroscopique du muscle de poisson lorsque celui-ci est découpé sous forme de filet ou de darne. Des différences de teneurs en lipides peuvent induire des variations de l'épaisseur des myoseptes, qui sont perçues par un jury d'analyse sensorielle (critère « strie blanche ») entre des poissons présentant des rendements musculaires distincts associés à des teneurs en lipides différentes (Bugeon *et al* 2010). Sur une

même darne (coupe transversale) ou tranche de filet, il est également possible d'observer des muscles rouges en périphérie de la masse musculaire blanche (environ 90% du muscle). La perception par le consommateur du muscle rouge, qui s'oxyde très rapidement pour devenir brun à noir, est souvent négative et ce muscle est parfois éliminé pour les produits haut de gamme (filet fumé). Peu de données précises existent toutefois sur le développement de ce muscle et sa variabilité, du fait notamment de la difficulté à le quantifier précisément car il contient beaucoup de tissu adipeux. Enfin, la rupture partielle des myoseptes ou de l'interface fibre/myosepte engendre un défaut de qualité appelé « *gaping* » qui est l'une des principales causes de dépréciation visuelle des filets. L'origine de ce défaut (biologique et/ou technologique) reste à préciser.

b) Tendreté

La tendreté est la composante de qualité sensorielle la plus importante pour le consommateur de viande bovine. Cette viande présente une dureté de base (déterminée par l'importance, la distribution et la nature de la trame conjonctive intramusculaire) beaucoup plus élevée par rapport aux viandes de porc ou de volailles (Lawrie 1998). Le processus de protéolyse *p.m.* qui conduit à une fragmentation de la structure myofibrillaire et à un attendrissement progressif de la viande, est beaucoup plus lent chez le bovin par rapport au porc et surtout à la volaille : la durée de maturation est donc essentielle dans la détermination de la tendreté de la viande bovine (Warriss 2000). Chez le porc et la volaille, c'est surtout la cinétique d'acidification *p.m.* du muscle, beaucoup plus rapide que chez le bovin (Warriss 2000), qui va conditionner la texture (jutosité, tendreté) et les propriétés technologiques (capacité de rétention en eau) de la viande (Lawrie 1998).

Chez le bovin, les relations entre les caractéristiques des fibres et la tendreté sont complexes et varient selon le type de muscle, le sexe et l'âge (Guillemin *et al* 2009). Ainsi chez les taurillons, la tendreté du muscle *Longissimus* est souvent associée à une diminution de l'AST des fibres, une augmentation du métabolisme oxydatif, alors que pour le *Semitendinosus* et le *Vastus Lateralis*, les muscles les plus tendres sont ceux qui ont les activités glycolytiques les plus élevées (Chriki *et al* 2013). Cependant, une liaison négative entre l'intensité du métabolisme oxydatif et la tendreté du *Longissimus* a également été observée chez le bovin (Zamora *et al* 1996). Des résultats récents démontrent que cette relation entre type métabolique et tendreté est dépendante du muscle et de la race

considérée. Ainsi pour des races aux muscles plutôt rouges oxydatifs, comme l'Angus ou des races laitières, ce sont les entrecôtes les moins rouges qui sont les plus tendres. Au contraire, pour les principales races à viande françaises aux muscles plus glycolytiques, ce sont les entrecôtes les plus rouges et oxydatives qui seront les plus tendres (Picard, communication personnelle). Au sein du muscle *Semitendinosus* de bovin, la partie superficielle plus glycolytique est plus tendre que la partie profonde oxydative et riche en fibres I (Totland *et al* 1988). Ces résultats sont en accord avec un rapport calpaïne/calpastatine (deux protéines de la protéolyse) et une intensité de maturation *p.m.* plus élevés dans les muscles glycolytiques que dans les muscles lents oxydatifs (Ouali et Talmant 1990). Une augmentation de la proportion de fibres glycolytiques pourrait donc améliorer la tendreté de certains muscles en accélérant la vitesse de maturation chez les espèces à maturation lente comme le bovin et le mouton (Zamora *et al* 1996). Cependant, d'autres auteurs s'appuient sur la présence d'un taux de renouvellement des protéines plus élevé dans les fibres oxydatives pour expliquer l'amélioration de la tendreté avec l'augmentation du pourcentage de fibres I (Maltin *et al* 1997). Hormis pour l'entrecôte, chez les taurillons, il ne semble pas que la tendreté de la viande soit fortement influencée par l'AST des fibres *per se* chez le bovin, mais plutôt par les caractéristiques métaboliques des fibres musculaires.

Chez le porc, une étude de génomique fonctionnelle rapporte un effet négatif de l'abondance des fibres rapides et d'un métabolisme glycolytique élevé sur la tendreté (Hamill *et al* 2012). Cette étude montre aussi qu'une augmentation de l'expression de gènes impliqués dans la dégradation protéique (calpastatine, protéasome, apoptose) est associée à une meilleure tendreté à 1 jour *p.m.* (valeurs faibles de dureté mécanique). Une relation négative entre l'AST moyenne des fibres et la tendreté est reconnue chez le porc (Gondret *et al* 2006). Plus spécifiquement, une liaison négative entre l'AST des fibres rapides oxydo-glycolytiques (IIA) et la tendreté a été rapportée (Henckel *et al* 1997, Maltin *et al* 1997). En terme stratégique, la recherche d'un nombre total de fibres élevé, combiné à une AST modérée des fibres, et une augmentation du pourcentage de fibres lentes oxydatives constitue une voie prometteuse pour augmenter la quantité de muscle tout en préservant la qualité de la viande chez le porc (Lefaucheur 2010).

Paradoxalement chez le poulet, Berri *et al* (2007) montrent qu'une augmentation de l'AST des fibres du muscle *pectoralis* est associée à une baisse de la

teneur en glycogène musculaire, un pH ultime plus élevé, une capacité de rétention en eau accrue et une meilleure tendreté. Cependant, d'autres données chez le poulet montrent un effet négatif de l'AST des fibres sur la capacité de rétention en eau et la tendreté (Felicio *et al* 2013).

Chez les poissons, des comparaisons entre espèces ont montré une corrélation négative entre le diamètre moyen des fibres musculaires et la fermeté de la chair : ainsi les poissons possédant des petites fibres ont une chair plus ferme, critère favorable pour la qualité. Au sein d'une même espèce, cette relation est plus controversée : si le même type de résultat a été obtenu sur la chair de saumon atlantique fumé et la chair crue de truites fario et arc-en-ciel, d'autres études ne montrent aucune relation entre la taille des fibres et la texture du saumon ou de la morue. Une corrélation négative entre la taille des fibres et la fermeté de la chair cuite de bar a également été rapportée (Lefèvre et Bugeon 2008). Au final, comme chez les porcins il apparaît qu'une croissance musculaire hyperplasique plutôt qu'hypertrophique est favorable à la qualité des produits piscicoles.

Le tissu conjonctif influence la tendreté de par sa composition et sa structure, en particulier chez le bovin, où le collagène est généralement considéré comme étant le déterminant majeur de la force de cisaillement. Néanmoins, il faut faire la distinction entre viande crue et cuite. En effet, si la force de cisaillement de la viande crue est hautement corrélée à la teneur en collagène (Lepetit 2008, Nishimura 2010), concernant la viande cuite, la relation entre force de cisaillement ou tendreté et teneur en collagène intramusculaire, solubilité thermique ou liaisons de réticulation n'est pas claire. Certains auteurs ont montré des corrélations positives, d'autres des corrélations très faibles voire inexistantes. Au cours du chauffage, les fibres de collagène se contractent et exercent sur les fibres musculaires une pression dont l'amplitude dépend du degré de réticulation du collagène, de l'organisation de l'endomysium et du périnysium. Le niveau de cette interaction collagène/fibre musculaires modulerait la dénaturation thermique du collagène et par conséquent la tendreté de la viande au cours de sa cuisson (Lepetit, 2008). En fait, le niveau de corrélation entre la teneur ou la solubilité thermique du collagène, son degré de réticulation et la force de cisaillement dépend du muscle considéré et des conditions de cuisson (Ngapo *et al* 2002, Dubost *et al* 2013b).

Chez le porc, on considère généralement que la composante collagénique a une influence limitée sur la qualité sensorielle de la viande, les animaux étant

abattus à un stade physiologique relativement précoce se caractérisant par un collagène intramusculaire peu réticulé (Lebret *et al* 1999). Lorsque le défaut des viandes déstructurées (perte de l'aspect fibreux du muscle au profit d'une masse molle et sans structure apparente, entraînant des pertes économiques importantes en industrie de transformation des viandes) est devenu important dans la filière porcine, l'hypothèse d'un manque de réticulation du collagène intramusculaire en raison de l'âge de plus en plus jeune des porcs au stade commercial d'abattage a été émise. Toutefois, il n'a pas été mis en évidence de différence de teneur ou de solubilité thermique du collagène intramusculaire en fonction du degré de déstructuration du muscle *Semimembranosus*, ce défaut étant plutôt lié à une amplitude importante de chute du pH *p.m.* (Minvielle *et al* 2005).

Outre sa composition, la structure du tissu conjonctif, en particulier l'organisation et la taille des faisceaux de périnysium (qui déterminent le « grain de la viande »), joue aussi un rôle sur la texture de la viande (Sifre *et al* 2005). Selon Purslow (2005), l'étude des relations entre « grain de viande » et texture montre que la tendreté est positivement corrélée à la proportion de faisceaux de petit diamètre (dits primaires), mais que ce paramètre ne permet pas de prédire la tendreté avec certitude. Par ailleurs, la résistance mécanique des muscles augmente avec l'épaisseur des faisceaux secondaires du périnysium chez le bovin (Brooks et Savell 2004) et le porc (Fang *et al* 1999). Des faisceaux de taille supérieure (tertiaire, quaternaire...) existent, mais sont rarement pris en compte dans les études sur la tendreté.

Chez les poissons, des comparaisons entre espèces ont mis en évidence une relation positive entre la fermeté de la chair crue et la teneur en collagène, mais cette relation n'a pas été observée intra-espèce. Seule une relation modérée ($R^2 = 0,25$) entre la résistance mécanique du filet cru et la teneur en hydroxylsyle pyridinoline (CLs) a été observée chez le saumon (Li *et al* 2005). La faible stabilité thermique du collagène de poisson par rapport à celui des mammifères ne lui permet pas de conserver ses propriétés structurales au cours de la cuisson, la texture de la chair cuite devenant alors uniquement dépendante des protéines myofibrillaires. Des comparaisons entre espèces montrent que la teneur en collagène est corrélée avec la tendreté et l'élasticité de la chair cuite (Sato *et al* 1986), mais aucun résultat de ce type n'a été observé intra-espèce. Les espèces possédant une chair ferme présentent un réseau de fibres de collagène très dense au niveau de l'endomysium alors qu'il est beaucoup plus lâche chez les espèces

à chair moins ferme (Ando *et al* 1992). Toutefois, ce type d'études n'ayant pas été conduit au sein d'une même espèce, on ne peut déterminer si la variabilité interindividuelle de la texture intra-espèce est associée à des différences d'organisation de l'endomysium.

c) Jutosité et flaveur

Chez le bovin et l'agneau une augmentation de la proportion de fibres I améliore la jutosité, ainsi que la flaveur de la viande (Valin *et al* 1982, Maltin *et al* 1997). Cet effet sur la flaveur est probablement lié à la teneur élevée des fibres I en phospholipides, déterminants majeurs de la flaveur de la viande cuite (Gandemer 1997). Néanmoins, la forte teneur en acides gras polyinsaturés des phospholipides accroît les risques de rancissement des viandes. D'autre part, une proportion élevée de fibres I accroît le risque d'induire le défaut DFD (« *Dark, Firm and Dry* ») suite à une teneur en glycogène musculaire insuffisante et un pH ultime élevé, notamment chez le bovin. Chez le porc, un pourcentage de fibres rapides oxydo-glycolytiques élevé altère la capacité de rétention en eau et la jutosité de la viande (Henckel *et al* 1997, Maltin *et al* 1997).

Les LIM sont souvent reconnus comme jouant un rôle clé dans la genèse des qualités sensorielles de la viande ou de la chair chez les différentes espèces animales, en influençant positivement la jutosité, la flaveur et la tendreté dans une moindre mesure (Hocquette *et al* 2010). Il est admis que de très faibles teneurs en LIM conduisent à des viandes sèches présentant peu de goût. Toutefois, une corrélation élevée entre LIM et notes de qualité sensorielle attribuées par un jury d'experts n'est parfois observée que pour des variations importantes de LIM (Rincker *et al* 2008, par exemple, chez le porc). En effet, d'autres facteurs de variation peuvent moduler cette relation, comme le type génétique intra- et inter-espèces, le pH ultime de la viande chez le porc, ou la teneur et le type de liaisons intramoléculaires du collagène chez le bovin (Hocquette *et al* 2010). Par exemple des viandes bovines ayant des teneurs similaires en LIM (en moyenne 3,25%) mais provenant de quatre races (Angus, Simmental, Charolais et Limousine) sont perçues comme ayant une même flaveur, mais avec une jutosité la plus élevée pour la race Limousine et la plus faible pour la race Angus (Chambaz *et al* 2003).

Concernant l'appréciation de la viande et des produits par les consommateurs, l'influence des LIM peut paraître contradictoire. Avant consommation, les préférences des consommateurs se portent vers les viandes de porc les moins per-

sillées, alors qu'au moment de la consommation les viandes les plus persillées sont jugées plus juteuses, tendres et goûteuses (Fernandez *et al* 1999, Brewer *et al* 2001, Rincker *et al* 2008). Bien que les lipides soient un facteur clé dans le développement d'arômes au cours de la cuisson des viandes, le consommateur est souvent réfractaire à des viandes présentant beaucoup de gras intramusculaire visible. Ainsi plusieurs études montrent que le niveau d'acceptabilité globale des viandes s'accroît avec le taux de LIM jusqu'à des teneurs comprises entre 2,5 et 3,5% (Fernandez *et al* 1999, Brewer *et al* 2001). Toutefois d'autres travaux montrent qu'une part importante de consommateurs préfèrent les viandes de porc les moins persillées (1 à 1,5% de LIM) (Rincker *et al* 2008, Font-i-Furnols *et al* 2012). Une distinction de groupes de consommateurs basée sur leur préférence pour de la viande bovine moyennement ou peu persillée, a également été mise en évidence et associée respectivement à des attentes d'ordre gustatif ou nutritionnel (Killinger *et al* 2004). Ainsi, les relations entre LIM et qualités des viandes sont à nuancer en fonction des habitudes et des cultures alimentaires des consommateurs, mais aussi selon le produit considéré : si la tendreté, la jutosité et l'acceptabilité du jambon sec s'accroissent avec la teneur en LIM (Ventanas *et al* 2007), l'inverse est observé pour le jambon cuit dont l'acceptabilité diminue avec l'augmentation de 2 à 4% des LIM du muscle *Semimembranosus* (Fernandez *et al* 2000). De même, une variation de 2,9 à 10,7% de LIM influence différemment l'acceptabilité de filets de saumon selon le produit considéré, une teneur réduite étant plus favorable pour le filet cuit, l'inverse pour le filet fumé (Robb *et al* 2002).

Conclusion

Les trois constituants principaux du muscle que sont les fibres musculaires, le tissu conjonctif et le tissu adipeux sont tous impliqués dans le déterminisme des différentes composantes de la qualité des viandes, mais à des degrés divers selon les espèces, le type de muscle et la technologie post-abattage. La relative indépendance entre les caractéristiques de ces trois principaux constituants musculaires suggère qu'il est possible de les manipuler indépendamment par des facteurs génétiques ou d'élevage dans le but de contrôler la qualité des produits en réponse aux attentes des producteurs, transformateurs et consommateurs. Ainsi, une connaissance précise des caractéristiques structurales et biochimiques de chaque constituant et de leurs relations avec les composantes de qualité constitue un préalable pour comprendre et maîtriser

les bases biologiques de la qualité des produits animaux. Les futurs travaux de recherche doivent se focaliser sur la modulation des caractéristiques musculaires déterminant les composantes qualitatives majeures dans les différentes espèces : tendreté chez le bovin, rétention en eau chez le porc et la volaille, tenue de la chair chez le poisson.

Remerciements

Les auteurs remercient Cécile Berri et Brigitte Picard pour avoir apporté leur expertise sur les fibres musculaires et les relations avec les qualités de la viande chez le poulet et le bovin respectivement lors de la préparation de ce manuscrit.

Références

- Abbott M.T., Pearson A.M., Price J.F., Hooper G.R., 1977. Ultrastructural changes during autolysis of red and white porcine muscle. *J. Food Sci.*, 42, 1185-1188.
- Alami-Durante H., Rescan P.Y., 2003. Typologie et ontogenèse des fibres musculaires chez les poissons. *INRA Prod. Anim.*, 16, 145-155.
- Ando M., Toyohara H., Sakaguchi M., 1992. Three-dimensional structure of collagen fibrillar network of pericellular connective tissue in association with firmness of fish muscle. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 58, 1361-1364.
- Ando M., Yoshimoto Y., Inabu K., Nakagawa T., Makinodan Y., 1995. Post-mortem change of three-dimensional structure of collagen fibrillar network in fish muscle pericellular connective tissues corresponding to Post-mortem tenderization. *Fish. Sci. (Tokyo)*, 61, 327-330.
- Aquimer, 2007. Composition nutritionnelle des produits aquatiques. <http://www.nutraqua.com> consulté le 14 mars.
- Ayala M.D., Santaella M., Martínez C., Periago M.J., Blanco A., Vázquez J.M., Albors O.L., 2011. Muscle tissue structure and flesh texture in gilthead sea bream, *Sparus aurata* L., fillets preserved by refrigeration and by vacuum packaging. *Lwt-Food Sci.*, 44, 1098-1106.
- Bailey A.J., Light N.D., 1989. Connective tissue in meat and meat products. Elsevier Applied Science Eds, 356p.
- Bauchart D., Thomas A., 2010. Facteurs d'élevage et valeur santé des acides gras des viandes. In: *Muscle et viande de ruminants*. Editions Quae, Versailles, France, 131-142.
- Berri C., Duclos M., 2003. Typologie et ontogenèse des fibres musculaires chez les oiseaux. *INRA Prod. Anim.*, 16, 137-143.
- Berri C., Le Bihan-Duval E., Debut M., Sante-Lhoutellier V., Baeza E., Gigaud V., Jégo Y., Duclos M.J., 2007. Consequence of muscle hypertrophy on characteristics of Pectoralis major muscle and breast meat quality of broiler chickens. *J. Anim. Sci.*, 85, 2005-2011.
- Bonneau M., Lebreton B., 2010. Production systems and influence on eating quality of pork. *Meat Sci.*, 84, 293-300.
- Bonnet M., Louveau I., Picard B., Gondret F., Lefaucheur L., Chilliard Y., Cassar-Malek I., 2010. L'adiposité des carcasses et des viandes à la lumière des interactions tissus adipeux-muscles au cours de la croissance. *Viandes Prod. Carnés, Hors série*, 193-200.
- Bonnet M., Cassar-Malek I., Rescan P.Y., 2015. Comprendre le développement des muscles et des tissus adipeux pour mieux maîtriser les qualités des carcasses et des produits des animaux d'élevage. In : numéro spécial, *Le muscle et la viande*. Picard B., Lebreton B. (Eds). *INRA Prod. Anim.*, 28, 137-150.
- Brewer M.S., Zhu L.G., McKeith F.K., 2001. Marbling effects on quality characteristics of pork loin chops: consumer purchase intent, visual and sensory characteristics. *Meat Sci.*, 59, 153-163.
- Brooks J.C., Savell J.W., 2004. Perimysium thickness as an indicator of beef tenderness. *Meat Sci.*, 67, 329-334.
- Bugeon J., Lefèvre F., Cardinal M., Uyanik A., Davenel A., Haffray P., 2010. Flesh quality in large rainbow trout with high or low fillet yield. *J. Muscle Foods*, 21, 702-721.
- Chambaz A., Scheeder M.R.L., Kreuzer M., Dufey P.A., 2003. Meat quality of Angus, Simmental, Charolais and Limousin steers compared at the same intramuscular fat content. *Meat Sci.*, 63, 491-500.
- Chriki S., Renand G., Picard B., Micol D., Journaux L., Hocquette J.F., 2013. Meta-analysis of the relationships between beef tenderness and muscle characteristics. *Livest. Sci.*, 155, 424-434.
- Culioli J., Berri C., Mourot J., 2003. Muscle foods: consumption, composition and quality. *Sci. Aliments*, 23, 13-34.
- Damon M., Louveau I., Lefaucheur L., Lebreton B., Vincent A., Leroy P., Sanchez M.P., Herpin P., Gondret F., 2006. Number of intramuscular adipocytes and fatty acid binding protein-4 content are significant indicators of intramuscular fat level in crossbred Large White × Duroc pigs. *J. Anim. Sci.*, 84, 1083-1092.
- Dubost A., Micol D., Meunier B., Lethias C., Listrat A., 2013a. Relationships between structural characteristics of bovine intramuscular connective tissue assessed by image analysis and collagen and proteoglycan content. *Meat Sci.*, 93, 378-386.
- Dubost A., Micol D., Picard B., Lethias C., Andueza D., Bauchart D., Listrat A., 2013b. Structural and biochemical characteristics of bovine intramuscular connective tissue and beef quality. *Meat Sci.*, 95, 555-561.
- Durand D., Gatellier P., Parafita E., 2010. Stabilité oxydative et qualité des viandes. In: *Muscle et viande de ruminants*. Editions Quae, Versailles, France, 183-196.
- Essén-Gustavsson B., Karlsson A., Lundström K., Enfält A.C., 1994. Intramuscular fat and muscle fibre lipid contents in halothane-gene-free pigs fed high or low protein diets and its relation to meat quality. *Meat Sci.*, 38, 269-277.
- Fang S.H., Nishimura T., Takahashi K., 1999. Relationship between development of intramuscular connective tissue and toughness of pork during growth of pigs. *J. Anim. Sci.*, 77, 120-130.
- Felício A.M., Gaya L.G., Ferraz J.B.S., Moncau C.T., Mattos E.C., Santos N.P., Michelin Filho T., Balieiro J.C.C., Eler J.P., 2013. Heritability and genetic correlation estimates for performance, meat quality and quantitative skeletal muscle fiber traits in broiler. *Livest. Sci.*, 157, 81-87.
- Fernandez X., Monin G., Talmant A., Mourot J., Lebreton B., 1999. Influence of intramuscular fat content on the quality of pig meat – 1. Composition of the lipid fraction and sensory characteristics of m. longissimus lumborum. *Meat Sci.*, 53, 59-65.
- Fernandez X., Mourot J., Lebreton B., Gilbert S., Monin G., 2000. Influence of intramuscular fat content on lipid composition, sensory qualities and consumer acceptability of cured cooked ham. *J. Sci. Food Agric.*, 80, 705-710.
- Font-i-Furnols M., Tous N., Esteve-Garcia E., Gispert M., 2012. Do all the consumers accept marbling in the same way? The relationship between eating and visual acceptability of pork with different intramuscular fat content. *Meat Sci.*, 91, 448-453.
- Gandemer G., 1990. Les phospholipides du muscle : composition et altération au cours des traitements technologiques. *Rev. Fr. Corps Gras*, 37, 75-81.
- Gandemer G., 1997. Muscle lipids and meat quality. *Phospholipids and flavor*. *O.C.L.*, 4, 19-25.
- Gondret F., Bonneau M., 1998. Mise en place des caractéristiques du muscle chez le lapin et incidence sur la qualité de la viande. *INRA Prod. Anim.*, 11, 335-347.
- Gondret F., Lebreton B., 2002. Feeding intensity and dietary protein level affect adipocyte cellularity and lipogenic capacity of muscle homogenates in growing pigs, without modification of the expression of sterol regulatory element binding protein. *J. Anim. Sci.*, 80, 3184-3193.
- Gondret F., Lefaucheur L., Juin H., Louveau I., Lebreton B., 2006. Low birth weight is associated with enlarged muscle fiber area and impaired meat tenderness of the longissimus muscle in pigs. *J. Anim. Sci.*, 84, 93-103.
- 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 Sci.*, 82, 300-308.
- Guignot F., Vignon X., Monin G., 1993. Post mortem evolution of myofilament spacing and extracellular space in veal muscle. *Meat Sci.*, 33, 333-347.
- Guillemain 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 : un futur proche. I. Approche biologique et identification de marqueurs. *INRA Prod. Anim.*, 22, 331-344.
- Hamill R.M., McBryan J., McGee C., Mullen A.M., Sweeney T., Talbot A., Cairns M.T., Davey G.C., 2012. Functional analysis of muscle gene expression profiles associated with tenderness and intramuscular fat content in pork. *Meat Sci.*, 92, 440-450.
- Henckel P., Oksbjerg N., Erlandsen E., Barton-Gade P., Bejerholm C., 1997. Histo- and biochemical characteristics of the Longissimus dorsi muscle in pigs and their relationships to performance and meat quality. *Meat Sci.*, 47, 311-321.
- Hocquette J.F., Gondret F., Baéza E., Médale 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, 303-319.
- Hwang Y.H., Kim G.-D., Jeong J.Y., Hur S.J., Joo S.T., 2010. The relationship between muscle fiber characteristics and meat quality traits of highly marbled Hanwoo (Korean native cattle) steers. *Meat Sci.*, 86, 456-461.
- Killinger K.M., Calkins C.R., Umberger W.J., Feuz D.M., Eskridge K.M., 2004. Consumer visual preference and value for beef steaks differing in marbling level and color. *J. Anim. Sci.*, 82, 3288-3293.
- Larzul C., Lefaucheur L., Ecolan P., Gogué J., Talmant A., Sellier P., Le Roy P., Monin G., 1997. Phenotypic and genetic parameters for longissimus muscle fiber characteristics in relation to growth, carcass, and meat quality traits in large white pigs. *J. Anim. Sci.*, 75, 3126-3137.
- Lawrie R.A., 1998. The eating quality of meat. *Meat Sci.*, Woodhead Publishing Ltd, Cambridge, England, 212-257.
- Lebret B., Guillard A.S., 2005. Outdoor rearing of cull sows: Effects on carcass, tissue composition and meat quality. *Meat Sci.*, 70, 247-257.
- Lebret B., Picard B., 2015. Les principales composantes de qualité des carcasses et des viandes dans les différentes espèces animales. In : Numéro spécial, Le muscle et la viande. Picard B., Lebret B. (Eds). *INRA Prod. Anim.*, 28, 93-98.
- Lebret B., Listrat A., Clochefert N., 1998. Age-related changes in collagen characteristics of porcine loin and ham muscles. In: Proc. Int. Congr. Meat Sci. Technol., Barcelona, Spain, 718-719.
- Lebret B., Lefaucheur L., Mourot J., 1999. La qualité de la viande de porc. Influence des facteurs d'élevage non génétiques sur les caractéristiques du tissu musculaire. *INRA Prod. Anim.*, 12, 11-28.
- Lefaucheur L., 2010. A second look into fibre typing – Relation to meat quality. *Meat Sci.*, 84, 257-270.
- Lefaucheur L., Hoffman R.K., Gerrard D.E., Okamura C.S., Rubinstein N., Kelly A., 1998. Evidence for three adult fast myosin heavy chain isoforms in type II skeletal muscle fibers in pigs. *J. Anim. Sci.*, 76, 1584-1593.
- Lefèvre F., Bugeon J., 2008. Déterminisme biologique de la qualité des poissons. *Sci. Aliments*, 28 365-377.
- Lepetit J., 2008. Collagen contribution to meat toughness: Theoretical aspects. *Meat Sci.*, 80, 960-967.
- Li X., Bickerdike R., Lindsay E., Campbell P., Nickell D., Dingwall A., Johnston I.A., 2005. Hydroxyllysyl Pyridinoline cross-link concentration affects the textural properties of fresh and smoked atlantic salmon (*Salmo salar* L.) Flesh. *J. Agric. Food Chem.*, 53, 6844-6850.
- Liu A., Nishimura T., Takahashi K., 1994. Structural changes in endomysium and perimysium during post-mortem aging of chicken Semitendinosus muscle-Contribution of structural weakening of intramuscular connective tissue to meat tenderization. *Meat Sci.*, 38, 315-328.
- Liu A., Nishimura T., Takahashi K., 1996. Relationship between structural properties of intramuscular connective tissue and toughness of various chicken skeletal muscles. *Meat Sci.*, 43, 43-49.
- Maltin C.A., Warkup C.C., Matthews K.R., Grant C.M., Porter A.D., Delday M.I., 1997. Pig muscle fibre characteristics as a source of variation in eating quality. *Meat Sci.*, 47, 237-248.
- Médale F., Navarro A., Zamorano M.J., Hildebrandt S., Gines R., Aguilera C., Afonso J.M., 2009. Teneur en lipides et composition en acides gras de la chair de poissons issus de la pêche et de l'élevage. *Cah. Nutr. Diét.*, 44, 173-181.
- Minvielle B., Le Strat P., Lebret B., Houix Y., Boulard J., Clochefert N., 2005. Viandes déstructurées : plusieurs facteurs de risque sont mis en évidence. *Viandes Prod. Carnés*, 24, 63-68.
- Mourot J., Hermier D., 2001. Lipids in monogastric animal meat. *Reprod. Nutr. Dev.*, 41, 109-118.
- Navarro A., Zamorano M.J., Hildebrandt S., Gines R., Aguilera C., Afonso J.M., 2009. Estimates of heritabilities and genetic correlations for body composition traits and GxE interactions, in gilthead seabream (*Sparus auratus* L.). *Aquaculture*, 295, 183-187.
- Ngapo T.M., Berge P., Culioli J., De Smet S., 2002. Perimysial collagen crosslinking in Belgian Blue double-muscled cattle. *Food Chem.*, 77, 15-26.
- Nishimura T., 2010. The role of intramuscular connective tissue in meat texture. *Anim. Sci. J.*, 81, 21-27.
- Nishimura T., Hattori A., Takahashi K., 1995. Structural weakening of intramuscular connective tissue during conditioning of beef. *Meat Sci.*, 39, 127-133.
- Ouali A., Talmant A., 1990. Calpains and calpastatin distribution in bovine, porcine and ovine skeletal muscles. *Meat Sci.*, 28, 331-348.
- Ouali A., Gagaoua M., Boudida Y., Becila S., Boudjellal A., Herrera-Mendez C.H., Sentandreu M.A., 2013. Biomarkers of meat tenderness: Present knowledge and perspectives in regards to our current understanding of the mechanisms involved. *Meat Sci.*, 95, 854-870.
- Papa I., Taylor R.G., Astier C., Ventre F., Lebart M.C., Roustan C., Ouali A., Benyamin Y., 1997. Dystrophin cleavage and sarcolemma detachment are early post-mortem changes on Bass (*Dicentrarchus labrax*) White Muscle. *J. Food Sci.*, 62, 917-921.
- 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 Sci.*, 82, 30-36.
- Praillet C., Grimaud J.A., Lortat-Jacob H., 1998. Les Protéoglycanes. I. Molécules aux multiples fonctions futures molécules thérapeutiques ? *Med. Sci.*, 14, 412-420.
- Purslow P.P., 2005. Intramuscular connective tissue and its role in meat quality. *Meat Sci.*, 70, 435-447.
- Realini C.E., Vénien A., Gou P., Gatellier P., Pérez-Juan M., Danon J., Astruc T., 2013. Characterization of Longissimus thoracis, Semitendinosus and Masseter muscles and relationships with technological quality in pigs. I. Microscopic analysis of muscles. *Meat Sci.*, 94, 408-416.
- Renner M., 1990. Factors involved in the discoloration of beef meat. *Int. J. Food Sci. Technol.*, 25, 613-630.
- Rescan P.Y., Collet B., Ralliere C., Cauty C., Delalande J.M., Goldspink G., Fauconneau B., 2001. Red and white muscle development in the trout (*Oncorhynchus mykiss*) as shown by in situ hybridisation of fast and slow myosin heavy chain transcripts. *J. Exp. Biol.*, 204, 2097-2101.
- Rincker P.J., Killefer J., Ellis M., Brewer M.S., McKeith F.K., 2008. Intramuscular fat content has little influence on the eating quality of fresh pork loin chops. *J. Anim. Sci.*, 86, 730-737.
- Robb D.H.F., Kestin S.C., Warriss P.D., Nute G.R., 2002. Muscle lipid content determines the eating quality of smoked and cooked Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 205, 345-358.
- Ryu Y.C., Kim B.C., 2006. Comparison of histochemical characteristics in various pork groups categorized by post-mortem metabolic rate and pork quality. *J. Anim. Sci.*, 84, 894-901.
- Sato K., Yoshinaka R., Sato M., Shimizu Y., 1986. Collagen content in the muscle of fishes in association with their swimming movement and meat texture. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 52 1595-1600.
- Sato K., Ohashi C., Ohtsuki K., Kawabata M., 1991. Type V collagen in trout (*Salmo gairdneri*) muscle and its solubility change during chilled storage of muscle. *J. Agric. Food Chem.*, 39, 1222-1225.
- Sifre L., Berge P., Engel E., Martin J.F., Bonny J.M., Listrat A., Taylor R., Culioli J., 2005. Influence of the spatial organization of the perimysium on beef tenderness. *J. Agric. Food Chem.*, 53, 8390-8399.
- Sikorski Z.E., Scott D.N., Buisson D.H., 1984. The role of collagen in the quality and processing of fish. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.*, 20, 301-343.

- Suman S.P., Joseph P., 2013. Myoglobin chemistry and meat color. *Annu. Rev. Food Sci. Technol.*, 4, 79-99.
- Taylor R.G., Geesink G.H., Thompson V.F., Koohmaraie M., Goll D.E., 1995. Is Z-disk degradation responsible for postmortem tenderization? *J. Anim. Sci.*, 73, 1351-1367.
- Taylor R.G., Fjaera S.O., Skjervold P.O., 2002. Salmon fillet texture is determined by myofiber-myofiber and myofiber-myocommata attachment. *J. Food Sci.*, 67, 2067-2071.
- Terlouw E.M.C., Cassar-Malek I., Picard B., Bourguet C., Deiss V., Arnould C., Berri C., Duval E., Lefevre F., Lebret B., 2015. Stress en élevage et à l'abattage : impacts sur les qualités des viandes. In : Numéro spécial, Le muscle et la viande. Picard B., Lebret B. (Eds). *INRA Prod. Anim.*, 28, 169-182.
- Torgersen J.S., Koppang E.O., Stien L.H., Kohler A., Pedersen M.E., Mørkøre T., 2014. Soft texture of atlantic salmon fillets is associated with glycogen accumulation. *PLOS ONE*, 9, e85551-e85558.
- Totland G.K., Kryvi H., Slinde E., 1988. Composition of muscle fibre types and connective tissue in bovine *M. semitendinosus* and its relation to tenderness. *Meat Sci.*, 23, 303-315.
- Valin C., Touraille C., Vigneron P., Ashmore C.R., 1982. Prediction of lamb meat quality traits based on muscle biopsy fibre typing. *Meat Sci.*, 6, 257-263.
- Ventanas S., Ruiz J., García C., Ventanas J., 2007. Preference and juiciness of Iberian dry-cured loin as affected by intramuscular fat content, crossbreeding and rearing system. *Meat Sci.*, 77, 324-330.
- Vieira V.L.A., Norris A., Johnston I.A., 2007. Heritability of fibre number and size parameters and their genetic relationship to flesh quality traits in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*, 272, Supplement 1, S100-S109.
- Warriss P.D., 2000. Post-mortem changes in muscle and its conversion into meat. In: *Meat Sci.* Ed P.W. (Ed). 2nd edition, an Introductory text, Wallingford, UK, 65-76.
- Weil C., Lefèvre F., Bugeon J., 2013. Characteristics and metabolism of different adipose tissues in fish. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 23, 157-173.
- Wood J.D., Nute G.R., Richardson R.I., Whittington F.M., Southwood O., Plastow G., Mansbridge R., da Costa N., Chang K.C., 2004. Effects of breed, diet and muscle on fat deposition and eating quality in pigs. *Meat Sci.*, 67, 651-667.
- Wood J.D., Enser M., Fisher A.V., Nute G.R., Sheard P.R., Richardson R.I., Hughes S.I., Whittington F.M., 2008. Fat deposition, fatty acid composition and meat quality. *Meat Sci.*, 78, 343-358.
- Yoshinaka R., Sato K., Anbe H., Sato M., Shimizu Y., 1988. Distribution of collagen in body muscle of fishes with different swimming modes. *Comp. Biochem. Physiol.*, 89B, 147-151.
- Zamora F., Debiton E., Lepetit J., Lebert A., Dransfield E., Ouali A., 1996. Predicting variability of ageing and toughness in beef *M. Longissimus lumborum* et *thoracis*. *Meat Sci.*, 43, 321-333.

Résumé

Les muscles squelettiques sont composés de fibres musculaires, de tissus conjonctif et adipeux. Dans cet article, nous décrivons les caractéristiques de ces différents constituants musculaires et leurs relations avec les composantes technologiques et sensorielles de la qualité de la viande chez les principales espèces terrestres d'intérêt agronomique et les poissons. Ainsi, le type contractile et métabolique, la taille et le nombre des fibres musculaires, la teneur, la composition et la distribution du tissu conjonctif au sein du muscle, la teneur et la composition en lipides du tissu adipeux intramusculaire contribuent à déterminer l'aspect, la couleur, la tendreté, la jutosité et la saveur des viandes ou chairs de poisson. Toutefois, la relative indépendance des caractéristiques biochimiques ou structurales des fibres musculaires, du tissu conjonctif et des lipides intramusculaires suggère qu'il est possible de moduler les propriétés de ces différents constituants de manière indépendante et complémentaire par des facteurs liés à l'animal ou à sa conduite d'élevage. Il apparaît donc possible de pouvoir concilier les impératifs quantitatifs et qualitatifs de la production de viande.

Abstract

How muscle structure and composition determine meat quality

Skeletal muscle is composed of several tissues, such as muscle fibers, connective and adipose tissues. This review describes the features of these various muscle components and their relationships with the technological and sensory properties of meat from different livestock species. Thus, the contractile and metabolic types, the size and the number of muscle fibers, the content, composition and distribution of the connective tissue in the muscles, as well as the content and lipid composition of intramuscular fat all contribute to meat appearance, color, tenderness, juiciness, and flavor. However, the biochemical and structural characteristics of muscle fibers, intramuscular connective tissue and intramuscular fat seem to be rather independent. This suggests that the properties of these various muscle components can be modulated independently by genetics or environmental factors in order to achieve both production efficiency and quality of meat.

LISTRAT A., LEBRET B., LOUVEAU I., ASTRUC T., BONNET M., LEFAUCHEUR L., BUGEON J., 2015. Comment la structure et la composition du muscle déterminent la qualité des viandes ou chairs. In : Numéro spécial, Le muscle et la viande. Picard B., Lebret B. (Eds). *INRA Prod. Anim.*, 28, 125-136.