

¹ INRA, Station de Génétique
Quantitative et Appliquée,
78352 Jouy-en-Josas

² INRA, Station d'Amélioration
Génétique des Animaux,
31326 Castanet-Tolosan

³ INRA, Station de Recherches Avicoles,
37380 Nouzilly.

Courriel : ugengre@dga2.jouy.inra.fr

L'amélioration génétique de la qualité de la viande dans les différentes espèces : situation actuelle et perspectives à court et moyen terme

Résumé

Les efforts d'amélioration génétique de nos populations d'animaux domestiques exploitées pour la production de viande ont porté jusqu'à présent essentiellement sur les critères de production, principalement la vitesse de croissance en vif mais aussi, de plus en plus, la croissance musculaire.

Seules les qualités technologiques de la viande de porc sont actuellement intégrées dans les schémas d'amélioration génétique du fait de leur impact économique, de la mise en évidence de gènes à effet majeur (HAL sur la viande « pisseuse » et RN sur la viande « acide ») et de l'existence de prédicteurs du rendement technologique mesurables en abattoir (pH, réflectance, perte en eau). Il est ainsi possible de poursuivre l'amélioration de la croissance musculaire tout en maintenant le niveau des qualités technologiques dans nos populations porcines. Chez les volailles, une part croissante de la production est utilisée par les industries de transformation. Comme chez le porc, il a été montré que les mesures de pH, de réflectance et de perte d'eau sont génétiquement liées au rendement technologique. Par contre, alors qu'il existe une relation génétique légèrement défavorable chez le porc, ces critères n'apparaissent pas liés génétiquement aux caractères de production chez les volailles.

La sélection des qualités sensorielles se heurte pour l'instant à l'absence de prédicteurs mesurables en abattoir. Les recherches actuelles visent principalement à mettre en évidence les relations génétiques entre caractères de production et qualités sensorielles. Chez les volailles et le lapin, une sélection sur la croissance n'a pas d'impact sur les qualités sensorielles si l'âge à l'abattage n'est pas modifié. Par contre la réduction de l'âge à l'abattage des volailles, consécutive à la sélection sur la croissance, induit un accroissement de la tendreté et une réduction de la saveur liés à la moindre maturité des animaux. Chez le porc, les relations génétiques entre croissance musculaire et qualités sensorielles sont assez nettement défavorables et une dégradation de ces dernières pourrait être évitée si une sélection pour accroître la teneur en lipides intramusculaires était possible. Chez les bovins, les quelques études menées en France permettent d'assurer qu'une sélection sur la croissance musculaire devrait être plutôt favorable à la tendreté, mais défavorable à la saveur. Comme dans le cas du porc, une sélection sur la teneur en lipides intramusculaires permettrait de pallier cet effet négatif. Dans ces deux espèces, l'amélioration simultanée de la croissance musculaire et de la teneur en lipides intramusculaires se heurte non pas tant à l'existence d'une relation génétique négative entre ces deux objectifs, mais surtout à la difficulté d'obtenir un prédicteur fiable et non destructif de cette teneur chez des animaux qui sont particulièrement maigres. Cette difficulté milite pour la recherche de gènes qui soient à la fois impliqués dans ces qualités et sélectionnables grâce à un polymorphisme facilement détectable.

La qualité de la viande englobe des critères d'importances différentes suivant l'espèce animale considérée. Pour les porcs et les volailles, la qualité technologique a un impact économique important lors de la transformation ; elle a fait l'objet de nombreux travaux d'amélioration. Pour les bovins, la tendreté de la viande est plus importante puisque la viande est commercialisée en frais et provient d'animaux plus âgés. Pour toutes les espèces, l'amélioration des qualités organoleptiques nécessite de mettre en évidence les relations génétiques entre caractères de production et qualités sensorielles de la viande.

L'amélioration de la qualité de la viande dans les différentes espèces doit se raisonner en intégrant la phase de production et la phase de transformation. La production de viande exploite la capacité des animaux d'élevage à transformer des aliments d'origine végétale en tissu musculaire. La transformation du tissu musculaire en viande consom-

mable concerne aussi bien la viande consommée directement en frais, après cuisson bien entendu, que celle qui a subi divers traitements technologiques pour la transformer et/ou la conserver. Il va de soi que la qualité du produit consommé résulte alors de l'action combinée de nombreux facteurs qui, pour la majorité d'entre eux, sont en fait contrôlés par l'homme. Si le mode de cuisson est déterminant sur la qualité sensorielle de la viande, le mode d'abattage et tous les traitements ultérieurs le sont également : ressuage, refroidissement, maturation, transformation, conservation. De même, avant l'abattage, l'action de l'homme, en l'occurrence l'éleveur engraisseur, s'avère prépondérante de par ses décisions quant au choix du système de production (régime alimentaire, rythme de croissance) et du stade d'abattage (poids, âge, état d'engraissement).

Si les actions de l'homme sont primordiales, l'animal a tout de même sa part de responsabilité sur la qualité de la viande produite. L'ensemble de son génome contrôle en effet la mise en place des tissus et leur métabolisme jusqu'à l'abattage. Mais ce génome s'exprime en interaction avec le milieu environnant et la variabilité observée résulte de ces deux composantes. Vouloir améliorer la qualité de la viande via la génétique dépend de notre capacité à discerner dans la variabilité de la qualité la part qui est effectivement d'origine génétique et utilisable par la sélection pour être cumulée au cours des générations. Cette discrimination sera d'autant moins hasardeuse qu'on aura réduit la part de la variabilité non génétique en standardisant au mieux les conditions de milieu *ante* et *post mortem*. Toutes choses étant égales par ailleurs (conduite, abattage, traitements, etc), les différences entre animaux expriment alors ce qui est communément appelé la variabilité individuelle et que les généticiens appellent la variabilité phénotypique.

Pour ce qui concerne la qualité de la viande, nos connaissances sur la variabilité individuelle et son déterminisme génétique sont encore limitées. Mis à part le cas des productions sous label, la principale raison réside dans le manque de lisibilité et donc de quantification de la demande des consommateurs. En l'absence de réelle plus-value économique pour les viandes de qualité supérieure, aucune mesure en abattoir de la qualité n'a donc été développée. De plus, la difficulté d'obtenir des enregistrements, même indirects, de cette qualité limite les possibilités de mettre en place des programmes expérimentaux pour entreprendre des études génétiques de dimension suffisante. Les seules qualités de la viande particulièrement bien étudiées concernent des défauts majeurs de la viande de porc qui ont un impact économique important et quantifiable au niveau de la transformation. En conséquence, le déterminisme génétique de ces qualités technologiques a été mis en évidence et la gestion des défauts est désormais possible de même que l'amélioration génétique de nos races et lignées.

Même dans le cas du porc, les qualités sensorielles sont peu ou pas du tout prises en

compte dans les programmes d'amélioration génétique. Nos connaissances sont en cours d'élaboration. Leurs relations avec les caractéristiques du muscle et les caractères de production actuellement sélectionnés sont en cours d'étude. L'objectif de ces études est de pouvoir alerter les responsables professionnels si une dégradation des qualités est à redouter suite à l'accroissement du potentiel de production des animaux et, éventuellement, de proposer des critères de sélection utilisables dans ces programmes. Selon les espèces, le progrès génétique réalisé sur la productivité de l'engraissement peut être fort variable. Celui-ci est essentiellement obtenu par une sélection de la vitesse de croissance, parfois complétée par une sélection indirecte sur la composition corporelle pour améliorer la croissance musculaire aux dépens de la croissance adipeuse. La principale conséquence visible de cette sélection est la réduction de la durée d'engraissement et donc de la maturité des animaux à l'abattage. A ce premier effet peuvent s'ajouter d'éventuelles modifications des caractéristiques musculaires. Dans les deux cas, il est nécessaire de quantifier les éventuelles modifications des qualités sensorielles de la viande qui sont associées à ces deux effets.

Entre espèces, il existe d'énormes différences de la maturité des animaux au moment de l'abattage. Si les animaux des espèces monogastriques (porcs, volailles, lapins) sont abattus à un stade très précoce (avant la maturité sexuelle), les bovins, eux, sont abattus à un degré de maturité nettement plus élevé (figure 1). Les relations avec les qualités de la viande sont donc certainement fort variables selon l'espèce considérée et les possibilités de les améliorer par sélection seront présentées séparément pour chaque type de production.

1 / La sélection des porcs et l'amélioration de la qualité de leur viande

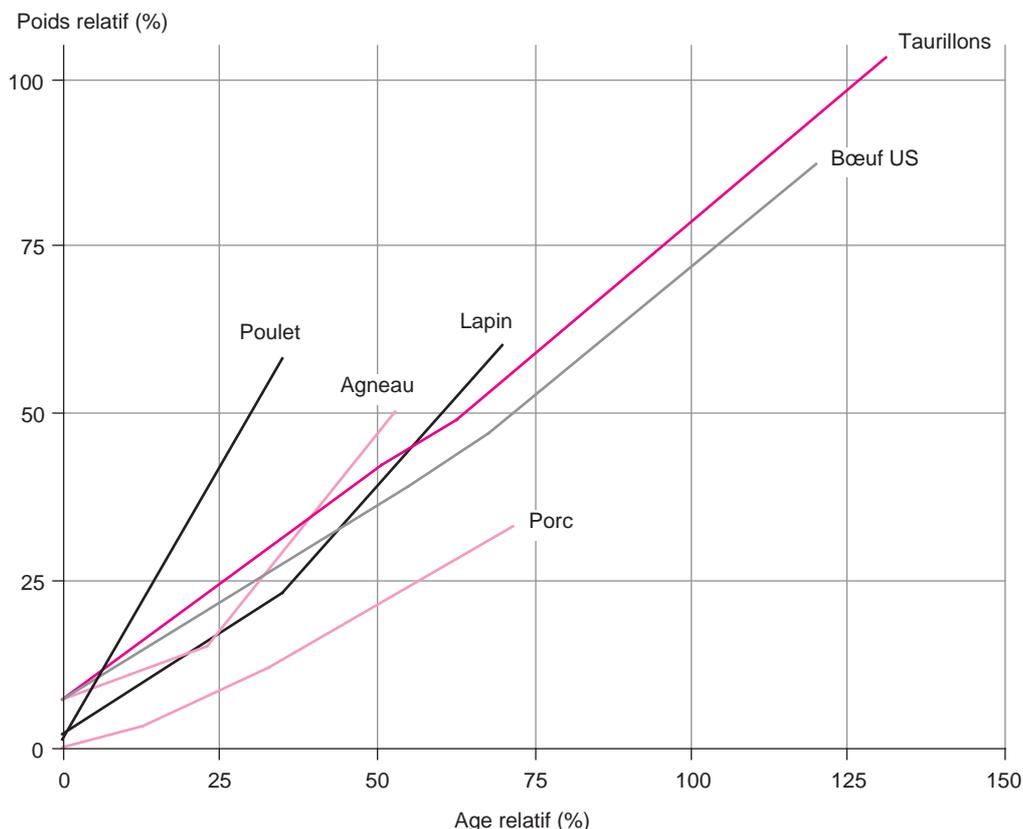
L'amélioration génétique du porc charcutier a depuis une trentaine d'années intégré la nécessité de prendre en compte les qualités technologiques de la viande puisqu'une part importante de la carcasse de porc (environ 2/3) est destinée à l'industrie de la transformation, en particulier pour fournir le marché en jambon cuit. Jusqu'à présent, les actions génétiques conduites en France chez le porc ont porté sur des gènes individuels à effet majeur sur la qualité de la viande (HAL et RN) ou ont emprunté les voies plus conventionnelles de la génétique quantitative (indices de sélection combinant plusieurs caractères, dont la qualité de la viande sous la forme de la variable IQV).

1.1 / Viande exsudative : le gène majeur halothane (HAL)

Dès le début des années 70, l'incidence d'un défaut majeur de la viande de porc (viande PSE pour *Pale, Soft, Exudative* ou viande « pisseuse ») a fait l'objet de nombreuses

Chez le porc, les gènes responsables de défauts majeurs de la qualité technologique de la viande ont été identifiés et pris en compte dans les schémas de sélection.

Figure 1. Âge et poids des animaux de boucherie (relatifs à l'âge à la puberté et au poids adulte des femelles reproductrices de ces espèces).



études qui ont mis en évidence son origine génétique (locus HAL) et son lien avec la prédisposition au syndrome de stress du porc, appelé aussi syndrome d'hyperthermie maligne (Christian 1972, Ollivier *et al* 1975). Le locus HAL comporte deux allèles : N (normal) et n (sensible). Le défaut PSE lié à l'allèle n est causé par une chute excessivement rapide du pH *post mortem* (pH1 < 6) et induit, entre autres conséquences, un moindre tendreté de la viande fraîche et de mauvais rendements de fabrication du jambon cuit ou cru, alors que ce même allèle n a des effets favorables sur la teneur en muscles de la carcasse. La mise au point d'un test de détection des sujets sensibles à l'halothane (test halothane, Eikelenboom et Minkema 1974), puis l'utilisation des marqueurs sanguins Phi et Pgd, génétiquement liés à HAL (Saugère *et al* 1989) et, enfin, la découverte de la mutation responsable sur le gène du récepteur de la ryanodine (Fujii *et al* 1991), rapidement suivie de la mise au point d'un test moléculaire ad hoc, ont permis l'éradication quasi complète de l'allèle n dans les grandes populations porcines exploitées comme lignées maternelles. Cet allèle est par contre pratiquement fixé dans la race Piétrain, fréquemment utilisée pour fabriquer des verrats de croisement terminal (Sellier 1998). Une question longuement débattue a concerné la valeur exacte des sujets hétérozygotes « Nn » en termes de qualités technologiques et sensorielles de la viande (Larzul *et al* 1997a, Monin *et al* 1999). Du fait de qualités légèrement moindres, une tendance se dessine actuellement dans plusieurs organisations de sélection porcine françaises en faveur de l'emploi de verrats

terminaux non porteurs de l'allèle n (cf. les projets de création de lignées Piétrain NN) malgré l'avantage des hétérozygotes en terme de composition des carcasses.

1.2 / Indice de qualité de la viande

Dans les populations porcines, des progrès génétiques importants ont été réalisés sur les caractères de croissance, mais aussi sur la composition corporelle grâce à la mise en place de programmes de sélection combinant l'évaluation individuelle des verrats sur l'épaisseur du gras dorsal (mesurée *in vivo* par ultrasons) et l'évaluation du pourcentage de muscles d'animaux collatéraux abattus. Depuis plus de vingt ans, cette sélection a été complétée par l'utilisation d'une variable composite nommée IQV (Indice Qualité de la Viande). Cet indice combine trois mesures réalisables en site industriel sur la coupe du jambon : le pH ultime, la clarté (réflectance) et la capacité de rétention d'eau (temps d'imbibition d'un papier buvard) dans le but de prédire le rendement technologique de la fabrication du jambon de Paris (Jacquet *et al* 1984, Guéblez *et al* 1990) : un meilleur rendement va de pair avec un pH et un temps d'imbibition plus élevés et une couleur moins claire. Grâce à la base de données ainsi constituée, les paramètres génétiques de ces mesures ont été estimés et des indices de sélection synthétiques ont été proposés. Il existe de nombreuses études (cf. revue de Sellier 1998) qui montrent que l'héritabilité (h^2) de ces mesures de la qualité technologique et celle de l'IQV ne sont pas négli-

geables (h^2 entre 0,15 et 0,25 en général), bien que plus faibles que celles des caractères de croissance (h^2 de 0,30 environ) ou de composition corporelle (h^2 entre 0,40 et 0,55). Les estimées des corrélations génétiques du pH ultime avec le rendement à la cuisson sont suffisamment élevées ($rg = 0,70$ en moyenne) pour espérer améliorer ce dernier en sélectionnant sur le pH ultime ou l'IQV. Il s'avère par ailleurs que si les qualités technologiques de la viande de porc sont génétiquement indépendantes de la vitesse de croissance, elles sont par contre défavorablement corrélées avec la composition corporelle. Tribout *et al* (1996) ont ainsi montré que dans les races Large White et Landrace la corrélation génétique entre pH ultime et épaisseur de lard est positive (respectivement 0,10 et 0,53) et que celle existant entre pH ultime et pourcentage de muscle est négative (respectivement -0,21 et -0,56). Pour tenir compte de cet antagonisme génétique entre caractères de production, essentiellement la composition de la carcasse, et caractères de qualité technologique et ainsi répondre à l'objectif de sélection qui est d'améliorer les premiers tout en maintenant les seconds à un niveau acceptable, la sélection porte actuellement sur un indice synthétique avec une pondération non négligeable sur IQV. Des études réalisées dans les années 90 montrent qu'il n'existe effectivement qu'une évolution génétique très légèrement défavorable de l'IQV dans les races Large White et Landrace (Ducos *et al* 1995). Afin de quantifier les réponses génétiques effectivement obtenues suite à la sélection pratiquée pendant 20 ans en race Large White, une expérience a été mise en place pour comparer des porcs charcutiers issus de verrats d'insémination nés en 1977 et en 1998 (Tribout *et al* 2001). Plusieurs caractères concernant les qualités de la viande (et du gras) sont bien évidemment mesurés à cette occasion, mais les résultats ne sont pas encore disponibles.

1.3 / Viande acide : le gène majeur RN

Entre-temps, un nouveau défaut est apparu suite à l'utilisation de la race américaine Hampshire pour constituer de nouvelles lignées synthétiques de verrats pour le croisement terminal : la viande acide, qui se traduit par un faible rendement technologique. Afin d'évaluer ce défaut dans les populations concernées, Naveau (1986) a mis au point un test de fabrication de type jambon cuit sur un échantillon de muscle semi-membraneux, conduisant à la mesure du rendement technologique Napole (RTN). Cette mesure, lourde mais efficace, a permis de mettre en évidence l'origine génétique de ce défaut : un seul gène dont l'allèle dominant provoque une réduction significative du rendement Napole (Le Roy *et al* 1990) et qui était originellement en ségrégation dans la race Hampshire. L'étude des phénomènes biologiques impliqués a montré que ce défaut était lié à une amplitude trop importante de la chute du pH post mortem, elle-même conséquence d'un stock de glycogène particulièrement élevé dans les fibres musculaires blanches et rapides

(Estrade *et al* 1993). Cette faible valeur du pH ultime s'accompagne d'autres effets sur la qualité de la viande : la viande est plus pâle, a une moindre capacité de rétention en eau et est moins tendre, alors que sa flaveur est accrue (Le Roy *et al* 1996). Grâce à l'utilisation de la carte génétique porcine et à une démarche de recherche de locus à effet quantitatif, ou QTL pour *Quantitative Trait Locus*, le gène RN a pu être localisé dans un premier temps sur le chromosome 15 (Milan *et al* 1995). La mutation causale a ensuite été identifiée dans le gène PRKAG3 codant pour une molécule intervenant dans la régulation d'une protéine kinase (AMPK), elle-même impliquée dans la biosynthèse du glycogène (Milan *et al* 2000). Il est donc désormais possible, à l'aide d'un test moléculaire, de sélectionner directement sur le génotype au locus PRKAG3 pour éliminer le défaut « viande acide » dans les populations concernées.

Il a été montré depuis longtemps que le rendement technologique de la viande de porc dépend de l'amplitude de la chute du pH musculaire et cette dernière du potentiel glycolytique (PG) du muscle (Monin et Sellier 1985), c'est-à-dire de l'importance des réserves *intra vitam* en composés musculaires susceptibles de se transformer en acide lactique au cours de la glycolyse *post mortem*. La valeur du PG peut être estimée *in vivo* sur un échantillon de muscle long dorsal prélevé par biopsie. Il s'avère que, même en l'absence de l'allèle défavorable RN- au locus RN, il existe une variabilité génétique non négligeable ($h^2 = 0,25$) de ce potentiel glycolytique (Le Roy *et al* 1998) et qu'il présente une corrélation génétique négative avec le rendement technologique ($rg = -0,42$; Larzul *et al* 1999). La possibilité de sélectionner directement les verrats candidats à la reproduction contre leur PG mesuré *in vivo* permet en théorie d'accroître l'efficacité des programmes d'amélioration génétique de la qualité technologique de la viande (Larzul *et al* 1998). Toutefois, une expérience de sélection sur six générations n'a pas permis de mettre en évidence de réponse corrélative significative sur le rendement technologique de la fabrication du jambon cuit (Larzul *et al* 1999).

1.4 / Qualités sensorielles et teneur en lipides intramusculaires

La prise en compte des qualités sensorielles de la viande de porc est une préoccupation relativement récente. En effet, les progrès génétiques réalisés pour réduire l'adiposité des carcasses et les corrélations génétiques défavorables entre le rapport muscle/gras de la carcasse et les qualités sensorielles de la viande fraîche ($rg = -0,25$ avec la tendreté et la jutosité et $rg = -0,35$ avec la flaveur, en moyenne) font craindre une détérioration de ces qualités (Sellier 1998). Bien que les liaisons phénotypiques soient assez peu marquées, une plus forte teneur en lipides intramusculaires est favorablement corrélée avec les résultats des tests de dégustation de la viande fraîche (Fernandez *et al* 1999, Van Laack *et al*

2001), même si le comportement d'achat du consommateur ne traduit pas cette préférence (Fernandez *et al* 1996). La teneur en lipides intramusculaires influe également sur la qualité du jambon sec. Comment améliorer simultanément la teneur en lipides intramusculaires et le rapport muscle/gras des carcasses lorsque la relation génétique entre les deux caractères est défavorable : $rg = -0,35$ environ (Sellier 1998) ? Une première solution est de tirer parti de la particularité de la race américaine Duroc qui se caractérise par une teneur en lipides intramusculaires nettement supérieure à celle des races Large White et Landrace, alors que la composition de la carcasse est pratiquement identique chez le Duroc, le Large White et le Landrace. La race Duroc a ainsi été introduite en France pour la constitution de nouveaux types génétiques de verrats de croisement terminal.

L'antagonisme génétique entre teneur en muscle de la carcasse et teneur en lipides intramusculaires est réel, mais n'est cependant pas si marqué qu'il annihile tout espoir de conduire une sélection efficace sur un index synthétique combinant les deux informations. La limite réside plus dans la difficulté d'introduire la teneur en lipides intramusculaires dans les programmes de sélection du fait du coût de leur dosage. Des recherches sont donc menées pour trouver des mesures physiques réalisables *in vivo* (Baas et Newcom 2002) ou en routine dans les abattoirs et suffisamment précises pour discriminer la teneur en lipides entre animaux dont la teneur moyenne est très faible (1,5 à 2 %). Une mesure systématique de la teneur en lipides intramusculaires par spectrophotométrie est toutefois réalisée dans les stations de testage en Suisse et a été incluse avec un certain succès parmi les critères de sélection (Schwörer *et al* 2000). La mise en évidence de gènes responsables de l'aptitude à stocker des lipides dans les adipocytes intramusculaires permettrait un travail de sélection efficace à condition qu'un polymorphisme existe dans les populations porcines exploitées et qu'il soit facilement détectable. Par une analyse de ségrégation appliquée au taux de lipides intramusculaires de porcs provenant de croisements F2 entre la race chinoise Meishan et des lignées européennes, Janss *et al* (1997) ont montré qu'un gène majeur devait être en ségrégation chez ces animaux croisés : l'allèle récessif assurerait aux homozygotes porteurs une teneur de 3,9% contre 1,8 % pour les hétérozygotes et les homozygotes non porteurs. Des résultats similaires ont été obtenus par Sanchez *et al* (2002) avec des animaux résultant du croisement F2 entre le Duroc et le Large White. Cette approche ne permet pas toutefois de localiser ce gène sur le génome. L'approche QTL a par ailleurs mis en évidence plusieurs zones du génome (sur les chromosomes 1, 2, 4, 6 et X) susceptibles de contenir un gène à effet majeur sur la teneur en lipides intramusculaires (cf. revue de Bidanel et Rothschild 2002). Récemment, Bidanel *et al* (2002) ont détecté un QTL de ce type sur le chromosome 7, dans la même zone qu'un QTL affectant l'adiposité des carcasses. Il s'avère que l'allèle originaire de la race Meishan est associé à

une teneur en lipides intramusculaires plus élevée, tout en étant aussi associé à une moindre épaisseur de gras dorsal. L'exploitation d'un tel QTL permettrait de « rompre », au moins partiellement, la liaison génétique positive entre lipides intramusculaires et teneur en gras des carcasses. Cette dernière étude a également mis en évidence dans la même zone du chromosome 7 un QTL affectant l'activité de l'enzyme malique, enzyme impliquée dans la lipogénèse dont le gène codant se trouve en fait sur le chromosome 1. Grâce à une carte génétique toujours plus fine et à la cartographie comparée, les travaux s'orientent vers la recherche du ou des gènes responsables d'effet majeur et en particulier vers l'identification des gènes régulant l'activité de l'enzyme malique. Toutefois, dans cette région du chromosome 7 se trouvent également le complexe majeur d'histocompatibilité du porc (système SLA) et donc de très nombreux gènes candidats.

1.5 / Autres caractères de qualité

La variabilité génétique d'autres caractères ayant trait à la qualité du produit porc ont fait l'objet de travaux de recherche dans les deux dernières décennies, mais sans qu'ils aient débouché pour le moment sur une véritable prise en considération dans les programmes d'amélioration génétique. Des travaux sont entrepris pour déterminer la variabilité de la composante myofibrillaire des caractéristiques musculaires et leurs relations avec les qualités de la viande. Les muscles sont en effet constitués d'une proportion variable de fibres très nettement différenciées quant à leur propriété contractile et leur métabolisme énergétique. De ce fait, les caractéristiques biochimiques (stocks de composés énergétiques et équipement enzymatique) du muscle et les qualités de la viande qui leur sont associées varient notablement en fonction de la proportion de ces fibres (Karlsson *et al* 1999). A l'heure actuelle, il n'existe encore que très peu de résultats sur le déterminisme génétique de ces caractéristiques musculaires, si ce n'est l'étude de Larzul *et al* (1997b). Ces travaux ne permettent pas pour l'instant de conclure sur l'utilité d'inclure des mesures sur les fibres musculaires dans les programmes de sélection en vue d'améliorer la qualité de la viande de porc. Mentionnons également les travaux visant à l'estimation des paramètres génétiques des caractéristiques de composition chimique du gras de porc, qui sont impliquées dans le risque d'apparition de « gras mou » (Maignel *et al* 1998) et la série d'études sur le déterminisme génétique de l'odeur sexuelle de la viande de porc mâle entier (*boar taint*), abordé sous l'angle de la teneur en androsténone du tissu gras (Fouilloux *et al* 1997, Sellier *et al* 2000). Plus récemment, il a été montré qu'une variabilité génétique existe pour la prédisposition à un phénomène connu sous le nom de « viande déstructurée », qui touche principalement la musculature profonde du jambon et se traduit notamment par une augmentation des pertes au tranchage du jambon cuit (Franck *et al* 2000, Le Roy *et al* 2001, Bouffaud *et al* 2002).

Pour améliorer les qualités sensorielles de la viande de porc, il faudrait augmenter la teneur en lipides intramusculaires. L'approche QTL a permis de localiser plusieurs zones du génome pouvant contenir un gène à effet majeur sur ce caractère.

2 / La sélection des volailles et l'amélioration de la qualité de leur viande

La sélection génétique a largement contribué à l'amélioration de la productivité des volailles de chair, notamment du poulet et de la dinde. Après une période où la sélection ne portait que sur la croissance, l'amélioration du rendement en viande commercialisable a également été recherchée pour répondre aux besoins croissants des industries de transformation (Pollock 1997). De plus, la réduction des dépôts adipeux abdominaux permet d'améliorer indirectement l'indice de consommation, caractère économiquement très important mais difficile à sélectionner directement. Des coefficients d'héritabilité élevés et la possibilité de contrôler des collatéraux abattus permettent de sélectionner les reproducteurs simultanément sur leur propre croissance et la composition corporelle de leurs collatéraux pour améliorer efficacement le rendement en filet et réduire les dépôts adipeux internes (Le Bihan-Duval *et al* 1998).

2.1 / Qualités sensorielles

Les qualités sensorielles des volailles de chair dépendent étroitement de l'âge à l'abattage. La réduction drastique de l'âge à l'abattage du poulet de chair ou de la dinde standards, suite à l'amélioration de leur croissance, a largement contribué à l'accroissement de la tendreté aux dépens de la saveur (Sauveur 1997). Le déterminisme génétique de la qualité sensorielle de la viande de volaille a essentiellement été étudié lors de comparaisons de souches différant par leur croissance et/ou leur composition corporelle. Tout d'abord, Ricard et Touraille (1988) constatent qu'une sélection divergente appliquée sur le pourcentage de gras abdominal modifie essentiellement les caractéristiques de la cuisse, avec une viande plus ferme et de saveur plus forte chez les oiseaux les plus maigres. Ils n'observent pas de différences pour les autres qualités organoleptiques et pour la teneur en lipides intramusculaires. Aucune différence n'a été détectée par Touraille *et al* (1981) et Rabot *et al* (1996) pour les qualités sensorielles de la viande de poulets abattus à 16 semaines et issus de la sélection divergente sur la croissance initiée par Ricard (1975). En fait, pour répondre aux attentes des consommateurs français qui préfèrent une viande plus ferme et de goût plus prononcé, la filière avicole a développé les productions de poulet Label grâce à l'exploitation de lignées à croissance plus lente qui permettent d'atteindre le poids commercial à 12 semaines au lieu de 6 semaines. Dans ce contexte de production avec contrainte sur la qualité sensorielle, la réponse fut donc de changer drastiquement de type génétique et non pas de modifier par la sélection les lignées alors exploitées en poulet standard.

2.2 / Qualités technologiques

L'utilisation d'une proportion accrue de la viande de volaille dans les industries de

découpe et de transformation conduit à étudier les possibilités d'améliorer les qualités technologiques par la voie génétique. L'aptitude la plus importante concerne le rendement lors de la transformation. La tenue et les qualités organoleptiques du produit transformé sont également à prendre en compte dans ce nouveau contexte. Le rendement technologique dépend étroitement de la capacité de rétention en eau des protéines musculaires, que ce soit pour la viande fraîche vendue en barquette ou au moment de la cuisson du produit élaboré. Dans une étude menée en site industriel, Fernandez *et al* (2002) ont montré le rôle prépondérant joué par l'évolution du pH *post mortem* lors de la fabrication de « Blanc de Dinde » ou de « Jambon de Dinde » : une chute trop rapide du pH conduit à des rendements à la transformation significativement plus faibles et à des pertes d'exsudat plus élevées caractéristiques des viandes PSE.

Les comparaisons de souches permettent une première approche du déterminisme génétique des qualités de la viande et des caractéristiques musculaires associées. Berri *et al* (2001) rapportent, pour le poulet, les résultats d'une expérience de sélection divergente sur la croissance, le rendement en filet et le gras abdominal et ceux d'une comparaison d'une souche commerciale sélectionnée depuis plus de 25 ans avec une souche témoin. Les résultats de ces deux comparaisons concordent aussi bien pour les mesures de la qualité technologique que pour celles des caractéristiques musculaires. Les poulets ayant la plus forte croissance musculaire ont une viande significativement plus claire. Alors qu'il est généralement observé une relation positive entre clarté et perte d'exsudat, d'une part, et une relation négative entre clarté et pH d'autre part, aucune différence de perte d'exsudat n'est observée et la viande de ces poulets a un pH ultime significativement plus élevé en accord avec un moindre potentiel glycolytique. La différence de clarté est en partie explicable par la moindre teneur en pigments de leur muscle, qui est d'ailleurs moins rouge. Par ailleurs, du fait d'un pH plus élevé, la viande des poulets avec la plus forte croissance musculaire n'apparaît nullement du type PSE, comme pouvait le laisser craindre sa couleur plus pâle. Sur le plan histologique, Rémignon *et al* (1995) ont montré que l'augmentation de la croissance musculaire par sélection était due à un accroissement de la taille et du nombre de fibres musculaires sans modification de leur typologie moyenne.

2.3 / Paramètres génétiques

Des premières estimations des paramètres génétiques des qualités technologiques et des caractéristiques musculaires ont été obtenues par Le Bihan-Duval *et al* (2001) à partir de plus de 1000 poulets de l'expérience de sélection rapportée par Berri *et al* (2001) et mentionnée ci-dessus. Les qualités technologiques de la viande concernaient le pH, à 15 minutes *post mortem* et à 24 heures, la couleur (clarté, intensités dans le rouge et dans le

Contrairement au porc, il ne semble pas y avoir d'antagonisme marqué entre l'augmentation des critères de production et l'amélioration des qualités de la viande chez les volailles et le lapin.

jaune) et la perte d'exsudat. Tous ces caractères présentent des coefficients d'héritabilité élevés, entre 0,35 et 0,57, du même ordre de grandeur que ceux des caractères de production. Des actions de sélection efficaces peuvent donc être envisagées si ces caractères sont utilisés comme critères de sélection. De très fortes oppositions génétiques ont été mises en évidence entre le pH ultime d'une part et les mesures de clarté et de perte d'exsudat d'autre part ($rg=-0,91$ et $rg=-0,83$ respectivement). Ces valeurs confirment l'impact de l'amplitude de la chute du pH *post mortem* sur la couleur et la capacité de rétention en eau et sont encore plus marquées que les corrélations génétiques estimées chez le porc : $rg=-0,53$ et $rg=-0,71$ en moyenne (Sellier 1998). Une sélection sur le pH ultime représente donc un moyen sûr pour éviter l'apparition de viandes pâles et exsudatives et améliorer la capacité de rétention en eau. Le rendement lors de la cuisson de la viande de volaille étant de plus en plus important pour la filière, il est prévu de compléter la présente étude par l'estimation des relations génétiques de ce rendement technologique avec les caractères étudiés jusqu'à présent.

Les corrélations génétiques estimées sont particulièrement instructives quant aux possibilités de modifier conjointement les caractères de production et les qualités technologiques de la viande. En effet si les trois caractéristiques technologiques précédentes apparaissent pratiquement indépendantes de la croissance et du rendement en filet, elles sont génétiquement liées au potentiel génétique d'engraissement. Les oiseaux avec le plus fort potentiel d'engraissement ont un pH ultime plus bas, une viande plus claire et une plus forte perte d'exsudat : $rg=-0,54$ $rg=0,50$ et $rg=0,29$ respectivement. Ces estimations sont actuellement les seules disponibles et ne suggèrent donc pas d'antagonisme génétique entre caractères de production et qualité de la viande chez le poulet. Elles diffèrent notablement de ce qui se passe chez le porc ($rg=0,15$, $rg=-0,21$ et $rg=-0,10$ en moyenne respectivement ; Sellier 1998). Ces valeurs très spécifiques peuvent expliquer que les lignées sélectionnées pour la croissance musculaire ne donnent pas de viande de type PSE, puisqu'une sélection conduisant à une réduction du gras abdominal doit induire un accroissement du pH ultime du fait de la forte corrélation négative entre ces deux caractères. Ces paramètres génétiques ont toutefois été obtenus dans des conditions expérimentales favorables qui ont limité l'incidence des problèmes de qualité consécutifs à des stress avant abattage. Or, en conditions industrielles d'abattage, l'incidence des défauts de qualité n'est pas négligeable. L'estimation des paramètres génétiques des qualités technologiques de la viande de volaille apparaît donc nécessaire dans ces conditions industrielles. Une première étude a ainsi été menée en production de viande de dinde (Le Bihan-Duval *et al* 2002). La variabilité génétique apparente de tous les caractères est plus faible qu'en conditions expérimentales, surtout pour les mesures de qualité technologique (pH et cou-

leur) avec des héritabilités inférieures à 0,20. Une corrélation génétique très fortement négative ($rg=-0,80$) est obtenue entre pH à 20 minutes *post mortem* et clarté de la viande, résultat classique décrit dans le cas du syndrome PSE. Dans cette étude également, l'augmentation du niveau génétique pour les performances de croissance et de développement musculaire n'apparaît pas associée à une dégradation de la qualité. Il est nécessaire de poursuivre ces travaux en intégrant la susceptibilité aux conditions stressantes qui peut interagir significativement avec l'aptitude à produire une viande de qualité.

3 / La sélection des lapins et l'amélioration de la qualité de leur viande

Actuellement la sélection des aptitudes bouchères du lapin porte principalement sur la vitesse de croissance après sevrage, c'est-à-dire sur une phase de croissance relativement précoce. L'héritabilité de ce caractère, environ 0,30 (revue de Khalil *et al* 1986), et les différentiels de sélection applicables sont suffisamment élevés pour obtenir des progrès génétiques significatifs dans diverses expériences de sélection (Estany *et al* 1992, Piles *et al* 2000, Gondret *et al* 2002) et chez les sélectionneurs. En effet, l'âge à l'abattage pratiqué en France est passé de 12 semaines avant 1989 à 10 semaines actuellement, pour un poids à l'abattage qui est resté d'environ 2,4 kg.

Les expériences de sélection ont également montré qu'une amélioration génétique de la vitesse de croissance s'accompagne d'une augmentation des dépôts adipeux internes sans dégradation du rendement en carcasse si l'âge à l'abattage n'est pas modifié (Gondret *et al* 2002). Or, nous avons vu que les lapins de boucherie sont abattus de plus en plus jeunes pour maintenir constant le poids moyen à l'abattage. Si ce rajeunissement permet de réduire la proportion de gras interne, il induit également une dégradation du rendement en carcasse (Pla *et al* 1998). Cette dégradation du rendement est liée à la croissance relative du 5^{ème} quartier, plus rapide que celle de la carcasse chez le lapereau de boucherie. Seule une sélection conjointe de la croissance et des qualités des carcasses doit permettre de concilier l'évolution génétique de ces caractères. Des études sont actuellement en cours pour développer des mesures *in vivo* de la composition et de la conformation corporelle (tomographie, Tobec, etc) afin d'éviter d'avoir à pratiquer une sélection sur collatéraux abattus.

Chez le lapin, il n'existe que de très rares estimations des paramètres génétiques des qualités de la viande et des caractéristiques musculaires associées dans les populations exploitées pour la production. Il existe toutefois un certain nombre d'expériences de sélection dans lesquelles ont été mesurées les réponses corrélées sur les caractéristiques musculaires ou les qualités de la viande. Pla *et al* (1998) et Piles *et al* (2000) ont montré que

lorsque la comparaison se fait à poids constant, la sélection sur la vitesse de croissance induit une réduction de la teneur en lipides intramusculaires corrélativement avec la réduction d'âge et une tendance pour des pertes d'eau à la cuisson accrues, malgré un pH plus élevé dans la première expérience. Par ailleurs, Gondret *et al* (2002) ont montré que la teneur en lipides intramusculaires ne change pas, bien que la proportion de gras péri-rénal augmente lorsque la comparaison se fait à âge constant. Leurs résultats montrent que l'amélioration de la croissance musculaire est liée à une augmentation de la taille des fibres (hypertrophie) sans augmentation de leur nombre et sans modification des proportions des différents types de fibres musculaires. Enfin, aucune différence n'a été observée sur le pH final, la couleur, la capacité de rétention en eau et sur la force de cisaillement de la viande crue. Ces derniers résultats obtenus à âge constant permettent d'analyser les modifications des composantes biologiques de la croissance musculaire et devraient être complétés par des études à poids constant pour quantifier l'impact réel sur les qualités de la viande en situation de production, c'est-à-dire lorsqu'il faut réduire l'âge à l'abattage par suite d'une amélioration génétique de la croissance. Pour l'instant, il n'existe pas de programme de détection de QTL sur les qualités de la viande, l'essentiel des efforts portant sur la mise au point de la mesure des caractéristiques musculaires et des qualités de la viande pour en étudier la variabilité individuelle et en déduire de nouveaux critères de sélection.

Si la sélection actuellement pratiquée sur la vitesse de croissance détériore les qualités des carcasses, elle ne modifie pas intrinsèquement les caractéristiques du muscle classiquement mesurées si ce n'est un accroissement de la taille des fibres musculaires. Les conséquences sur les qualités de la viande sont peu marquées, en particulier du fait de l'absence d'altération du pH de la viande. Toutefois, une meilleure connaissance des mécanismes biologiques mis en jeu lors de l'élaboration des qualités de la viande, combinée à l'estimation des paramètres génétiques, permettra éventuellement d'orienter la sélection vers des produits de qualité en proposant des critères de sélection qui font actuellement défaut.

4 / La sélection des bovins à viande et l'amélioration de la qualité de leur viande

Les races à viande spécialisées, exploitées en race pure en France, sont essentiellement sélectionnées, à travers le contrôle de performances en ferme, sur la production de veaux sevrés, c'est-à-dire sur des aptitudes qui s'expriment chez l'animal jeune (croissance, morphologie) et sur des aptitudes maternelles (reproduction, allaitement). Ces aptitudes sont peu ou pas corrélées avec les aptitudes bouchères pendant l'engraissement ou à l'abattage. Seuls les taureaux d'insémination artificielle font l'objet d'une sélection sur ces

aptitudes bouchères, d'abord en station de contrôle individuel (croissance, efficacité alimentaire et conformation bouchère en vif), puis en station de contrôle sur descendance (croissance, rendement à l'abattage et conformation bouchère des carcasses). En utilisant des données commerciales recueillies en abattoir, il a été montré que cette sélection était efficace pour améliorer le poids de carcasse (Fouilloux *et al* 2001). En testant 60 taureaux Charolais extrêmes (30 supérieurs et 30 inférieurs) sélectionnés parmi 510 contrôlés en station de contrôle individuel, Renand *et al* (1998) ont montré qu'une sélection sur un indice combinant la croissance et l'efficacité alimentaire permettait d'améliorer la croissance musculaire sans modifier celle des dépôts adipeux. La sélection pour améliorer le rapport muscle/gras pourrait s'intensifier, si la méthode d'estimation *in vivo* de la composition corporelle basée sur la vitesse des ultrasons était effectivement mise en place (Renand et Fisher 1997).

4.1 / Réponses potentielles des qualités de la viande à une sélection sur la croissance musculaire

Actuellement, aucune évaluation et donc aucune sélection n'est réalisée sur les qualités de la viande. Faute de mesures de ces qualités il n'est pas possible de prévoir leur évolution suite à la sélection pratiquée dans les stations de contrôle individuel pour améliorer la croissance musculaire. Pour fournir des éléments de réponse, l'expérience citée ci-dessus a été mise en place de façon à estimer les paramètres génétiques des aptitudes bouchères conjointement avec ceux de caractéristiques musculaires susceptibles d'être en relation avec les qualités de la viande (Renand *et al* 1994, Gamand 1998). Les relations génétiques sont peu marquées avec la croissance en vif, mais nettement plus avec la composition du croît. Au vu des corrélations génétiques, une sélection pour accroître la masse musculaire aux dépens des dépôts adipeux devrait se traduire par une réduction des teneurs en lipides intramusculaires et en pigments, du diamètre des fibres musculaires et par une augmentation du pH et de la solubilité du collagène. Les relations avec le type de fibre sont nettement moins marquées. Quelles conséquences peuvent avoir ces modifications attendues des caractéristiques musculaires sur les qualités de la viande, sachant que seules les qualités organoleptiques sont concernées ?

Dans cette expérience, les relations phénotypiques entre texture, flaveur et jutosité, d'une part, et les caractéristiques musculaires du muscle long dorsal, d'autre part, ont été évaluées (Renand *et al* 2001). Ces relations sont relativement modestes puisque les coefficients de corrélation ne dépassent pas $r=0,40$, ce qui est généralement le cas dans ce type d'étude. Sur ces jeunes bovins de boucherie, des taurillons de 17 mois en moyenne et relativement maigres, la flaveur dépend en premier lieu de la teneur en lipides intramusculaires ($r=0,35$). La tendreté dépend essentiellement de deux composantes : la taille des

fibres et le collagène. Des fibres de petite taille, une moindre teneur en collagène et un collagène plus soluble sont favorables à la tendreté. Une relation négative a également été mise en évidence avec le pH. Les animaux dont le métabolisme du muscle long dorsal est plus oxydatif ont tendance à produire une viande qui mature moins vite et qui est donc plus dure. Enfin, il n'existe aucune relation entre tendreté et teneur en lipides intramusculaires. Par ailleurs, aucune relation n'a été mise en évidence entre jutosité et caractéristiques musculaires. Une étude réalisée sur des jeunes bovins des races Aubrac, Gasconne et Salers a confirmé les relations mises en évidence chez les Charolais (Renand *et al* 2002). Ainsi, mise à part la réponse corrélée sur le pH, les relations génétiques entre composition de la carcasse et caractéristiques musculaires d'une part et les relations phénotypiques entre ces dernières et les qualités organoleptiques d'autre part, indiquent qu'une sélection pour accroître le rapport muscle/gras devrait avoir un effet favorable sur la tendreté, mais défavorable sur la flaveur et la couleur.

Si l'amélioration simultanée de la croissance musculaire, de la tendreté et de la flaveur devenait une nécessité dans un nouveau contexte économique, il deviendrait indispensable de sélectionner simultanément ces aptitudes. Pour ceci, il faudrait disposer de critères de sélection indirects des qualités organoleptiques puisqu'un testage sur descendants incluant des tests de dégustation serait économiquement irréalisable. Pour ceci, les exemples étrangers peuvent être utiles. Malheureusement, bien qu'il existe une littérature bien documentée en Amérique du Nord et plus récemment en Australie sur le déterminisme génétique des qualités de la viande conjointement aux caractères de production, il est difficile d'extrapoler leurs résultats car les qualités de la viande, tout comme leur variabilité et leurs corrélations, dépendent très fortement des conditions de production (sexe, âge, vitesse d'engraissement), de transformation (abattage, refroidissement, maturation) et de consommation (cuisson).

4.2 / Sélectionner pour améliorer la tendreté ?

La tendreté est très certainement le critère de qualité le plus important à améliorer chez les bovins. Elle diffère notablement entre muscles. Or il est difficilement envisageable d'évaluer d'autres muscles que le long dorsal qui est le muscle de référence, bien que les relations entre muscles soient loin d'être parfaites : corrélations phénotypiques de 0 à 0,56 pour la force de cisaillement du long dorsal avec celle de neuf autres muscles (Shackelford *et al* 1995) ; corrélation génétique de 0,34 entre les forces de cisaillement mesurées sur le long dorsal et le semi-tendineux de plus de 3700 jeunes bovins (Johnston *et al* 2001). La principale source de variation de la tendreté entre muscles est liée à la teneur en collagène et à sa solubilité. Pour un même muscle, Dikeman *et al* (1986),

Seideman *et al* (1987), Whipple *et al* (1990a), Harris *et al* (1992) et Shackelford *et al* (1992) ne mettent en évidence aucun effet du collagène sur la tendreté chez des bouvillons dans des études nord-américaines. Le fait de travailler avec des animaux castrés et avec des températures de cuisson élevées réduit très certainement l'impact du collagène sur la tendreté. Dans les études génétiques réalisées dans ces pays, cette composante n'est donc jamais prise en considération. Pour une production de taurillons, la composante collagénique serait certainement à prendre en compte du fait de son impact sur la tendreté comme cela a été montré dans l'étude rapportée plus haut et du fait de l'existence d'une variabilité génétique non négligeable de sa teneur et de sa solubilité (Renand *et al* 1994, Gamand 1998).

La tendreté de la viande, soit évaluée directement par un jury de dégustation, soit mesurée indirectement par la force de cisaillement, présente une variabilité génétique suffisamment élevée pour être sélectionnée : $h^2 = 0,20-0,25$ en moyenne (revues de Bertrand *et al* 2001 et de Burrow *et al* 2001). Toutefois, seule la mesure de la force de cisaillement pourrait éventuellement être réalisée lors d'un testage sur descendance, mais à un coût élevé. En France, au début des années 80, une mesure de la force de cisaillement sur viande fraîche était réalisée dans des programmes de testage. Bien qu'une variabilité génétique non négligeable ait été mise en évidence ($h^2 = 0,30$; Renand 1985) cette mesure a été abandonnée car trop coûteuse et non valorisée par la filière. Aux Etats-Unis, c'est seulement en race Brahman que quelques taureaux sont testés sur la force de cisaillement, les animaux de type *Bos indicus* ayant une viande particulièrement dure comparativement aux animaux de type *Bos taurus* (Koch *et al* 1982, Crouse *et al* 1989). L'origine de cette dureté est due à une plus forte activité de la calpastatine, un inhibiteur du système protéolytique des calpaines (Whipple *et al* 1990b, Shackelford *et al* 1991). A la suite de ces études, une mesure de l'activité de la calpastatine a été mise au point et des paramètres génétiques estimés. Trois études ont calculé des héritabilités élevées ($h^2 = 0,53$ en moyenne) et des corrélations génétiques élevées avec la force de cisaillement : $rg = 0,76$ en moyenne (Shackelford *et al* 1994, Wulf *et al* 1996, Kim *et al* 1998), alors qu'une quatrième étude a conclu qu'une telle mesure ne serait pas utile (O'Connor *et al* 1997). Quoiqu'il en soit, une telle mesure n'a pas dépassé le stade expérimental et n'a pas été intégrée dans les programmes d'évaluation des reproducteurs.

En Amérique du Nord, la grille de paiement des carcasses intègre une note de persillé (*marbling*) ; les catégories de prix les plus élevées (*choice* et *prime*) correspondent aux teneurs en lipides intramusculaires les plus élevées : 5-8 % et 8-11 % respectivement. Cette valorisation du gras intramusculaire a comme finalité déclarée l'amélioration de la tendreté. En fait, il apparaît que, si elles sont effectivement positives, les relations phénotypiques sont peu élevées entre la teneur en lipides intramusculaires ou la note de persillé, d'une

Une sélection des bovins sur le rapport masse musculaire / tissu adipeux aurait un effet plutôt favorable sur la tendreté, mais défavorable sur la couleur et la flaveur.

part, et la tendreté et la force de cisaillement de la viande, d'autre part (corrélations moyennes respectives de 0,17 et -0,19 citées par Renand *et al* 2001). En Australie, une étude à grande échelle sur les préférences des consommateurs a montré que le degré de satisfaction du consommateur augmente avec le persillé et que la note de tendreté bénéficie de l'appréciation favorable de la flaveur et de la jutosité lorsque le persillé est plus élevé (Egan *et al* 2001). Alors que les corrélations phénotypiques sont faibles, les corrélations génétiques sont assez élevées entre la note de persillé d'une part et la note de tendreté ou la force de cisaillement d'autre part : 0,40 et -0,55 respectivement en moyenne (Bertrand *et al* 2001). A l'heure actuelle dans ces pays, l'amélioration de la tendreté se base quasi exclusivement, faute de critère de sélection plus direct, sur une sélection indirecte visant à accroître la note de persillé. Le gras intramusculaire constitue en fait une garantie contre les excès de cuisson qui induisent une forte contraction des fibres musculaires et une perte d'eau élevée, d'où une moindre tendreté. Dans ces conditions, plus il y a de lipides intramusculaires, moins dure et moins sèche sera perçue la viande. Des recherches sont néanmoins menées pour trouver d'autres caractères plus directement impliqués dans les phénomènes de maturation et donc dans la tendreté de la viande. Il faut noter que les tests de dégustation dans les études nord-américaines ou australiennes se font avec des viande cuites à 70°C à cœur à la différence de l'étude française citée plus haut pour laquelle cette température était de 55°C. De ce fait il est difficile d'envisager une amélioration de la tendreté dans nos races à viande à travers une sélection pour accroître la teneur en lipides intramusculaires comme cela est préconisé dans ces pays.

La tendreté de la viande bovine peut difficilement être améliorée par sélection car le coût des mesures est trop élevé. Les travaux s'orientent donc vers la recherche de gènes impliqués qui pourraient être utilisés dans le processus de sélection.

4.3 / Sélectionner pour accroître les lipides intramusculaires ?

Les bouvillons ou bœufs des études nord-américaines ou australiennes sont nettement plus gras que nos taurillons. La relation entre flaveur et lipides intramusculaires sur ces animaux est plus faible en moyenne que dans l'étude française citée plus haut : $r=0,16$ (valeur citée par Renand *et al* 2001). Cette différence peut s'expliquer par le fait que la relation entre flaveur et teneur en lipides intramusculaires est curvilinéaire. Elle n'est significativement positive que pour de faibles teneurs en lipides (Denoyelle 1995).

Les carcasses étant systématiquement notées sur le persillé, les taureaux nord-américains et australiens font l'objet d'une évaluation génétique sur ce caractère simultanément à l'évaluation sur la carcasse. Les estimations de l'héritabilité sont plutôt élevées : $h^2=0,46$ en moyenne (Bertrand *et al* 2001). L'amélioration conjointe de la composition des carcasses et du persillé est possible si la sélection porte sur un index combiné qui tient compte de la corrélation génétique entre ces deux caractères. Les estimées de cette dernière couvrent un large spectre de valeurs avec une moyenne relativement faible en défi-

nitive : -0,28 (Bertrand *et al* 2001). Ces auteurs rapportent par exemple qu'en race Angus des progrès génétiques positifs sont observés sur la croissance et le persillé sans modification de l'épaisseur de gras sous-cutané, ni du rendement en viande maigre. Une telle note n'existe pas en France. Il faudrait donc mettre en place un dosage des lipides intramusculaires pour sélectionner les taureaux lors de leur testage sur descendance. Une alternative au dosage chimique pourrait être l'utilisation de la spectrophotométrie dans l'infrarouge comme c'est le cas en Australie (Perry *et al* 2001). Afin de s'affranchir de l'étape de sélection sur descendance et d'accroître le nombre de taureaux évalués, une méthode d'estimation du persillé *in vivo* à partir d'une échographie du muscle long dorsal a été mise au point (Herring *et al* 1998, Hassen *et al* 1999 et 2001). Reverter *et al* (2000) ont montré que cette mesure réalisée sur des mâles de 16 mois présentait une corrélation génétique assez élevée avec la teneur en lipides intramusculaires de bœufs apparentés abattus à 16 ou 23 mois : 0,54. Sapp *et al* (2002) ont montré qu'une sélection phénotypique divergente sur cette mesure réalisée chez de jeunes taureaux de un an de race Angus (3,8 % vs 1,7 %) avait permis d'obtenir une réponse corrélée significative sur la note de persillé des descendants sans que le poids et l'épaisseur de gras sous-cutané de ceux-ci diffèrent. Toutefois ces méthodes de sélection du gras intramusculaire sont appliquées sur des populations qui ont déjà des niveaux de persillé assez élevés. Comparativement, en France les animaux des races à viande spécialisées sont plus maigres. A titre de comparaison, les taurillons des études rapportées plus haut (Renand *et al* 2001 et 2002) ne contiennent que de 1,6 % à 1,8 % de lipides intramusculaires en moyenne en fin d'engraissement entre 16 et 23 mois. La teneur de candidats à la sélection à 13-15 mois est certainement encore plus faible et sa mesure *in vivo* sera d'autant moins précise pour discriminer les animaux. Cette précision serait pourtant d'autant plus nécessaire qu'une sélection pour accroître les dépôts adipeux intramusculaires simultanément à la croissance musculaire devrait tenir compte d'une corrélation génétique assez élevée entre les premiers et l'adiposité de la carcasse (0,66), telle que celle trouvée en race Charolaise (Renand *et al* 1994).

4.4 / Recherche de marqueurs moléculaires

En l'absence de critères de sélection effectivement utilisables dans les programmes d'amélioration génétique, on peut espérer pratiquer quelque sélection sur les qualités de la viande si des gènes sont mis en évidence pour avoir un effet significatif sur ces qualités dans nos races à viande. Un premier gène connu concerne l'hypertrophie musculaire (mh ou gène culard) qui a un effet marqué sur les qualités des carcasses et de la viande : rendement musculaire accru, réduction des dépôts adipeux et du squelette, viande plus claire avec du collagène plus soluble et un

plus grand nombre de fibres musculaires (Ménissier 1982). Des mutations au sein du gène de la myostatine sur le chromosome 2 sont à l'origine de ces phénomènes (Grobet *et al* 1998). La sélection directe sur ce gène est désormais possible et sa gestion au sein des races dépend de la politique des organismes raciaux.

Le développement de la carte génétique des bovins avec l'identification de plus de 2000 marqueurs a permis la mise en place de plusieurs programmes de détection de QTL. A ce jour, l'USDA de Clay Center (Keele *et al* 1999, Stone *et al* 1999, Casas *et al* 2000, MacNeil et Grosz 2002), l'AgResearch de Nouvelle-Zélande (Morris *et al* 2002) ou l'Université de Saskatchewan au Canada (Buchanan *et al* 2000, Schimpf *et al* 2000) ont publié des résultats sur l'existence de possibles QTL. Des QTL relatifs aux performances de croissance, d'abattage, de persillé et éventuellement de force de cisaillement ont ainsi été détectés un peu partout sur le génome, sans que des zones ne ressortent avec évidence si ce n'est le chromosome 5 qui apparaît impliqué dans plusieurs QTL ségréguant dans plusieurs familles de référence. Les résultats des expériences menées par le CSIRO en Australie et l'A&M University au Texas n'ont été que très partiellement publiés. La première équipe a par exemple mis en évidence cinq possibles QTL affectant le poids à la naissance (Davis *et al* 1998).

Le stade suivant est la recherche de marqueurs suffisamment proches (en déséquilibre de liaison) du gène d'intérêt ou, si possible, de celui-ci même avec la mutation causale afin de s'affranchir du risque de recombinaison entre les marqueurs et le gène impliqué lorsqu'on veut sélectionner pour l'allèle favorable chez des reproducteurs de race pure. Cette recherche met en œuvre le clonage positionnel pour cibler la région du génome contenant un QTL et l'approche « gène candidat » pour tester l'implication de gènes potentiels dans la variabilité génétique détectée. C'est ainsi qu'à la suite des travaux de Moody *et al* (1996) qui ont trouvé une association entre IGF1 et croissance, Stone *et al* (1999) notent qu'un QTL sur la croissance est localisé sensiblement dans la même région du chromosome 5 que le gène de l'IGF1 (Kappes *et al* 1997), ce qui en fait un gène candidat potentiel. De même, Casas *et al* (2000) ont mis en évidence un QTL affectant la force de cisaillement dans la même région du chromosome 29 où Smith *et al* (2000) ont positionné le gène de la m-calpaïne (CAPN1), protéase impliquée dans les mécanisme de maturation de la viande (Koochmaraie 1994). Récemment, Page *et al* (2002) ont effectivement trouvé que ce gène possédait un polymorphisme significativement corrélé à la tendreté dans deux familles informatives constituées à l'USDA et à l'AgResearch.

A la suite des travaux cités plus haut montrant que l'activité de la calpastatine présentait une variabilité génétique en relation avec la tendreté, Lonergan *et al* (1995) et Chung *et al* (2001) n'ont pas pu mettre en évidence de relation entre tendreté et divers polymor-

phismes détectés dans le gène de la calpastatine. En revanche, l'équipe australienne du CSIRO a breveté un test génétique à partir de la mise en évidence d'une association entre un nouveau polymorphisme dans ce gène et la force de cisaillement (Barendse 2002a). Cette même équipe, en adoptant une approche candidat positionnel, a également breveté un test génétique suite à une étude d'association entre un polymorphisme de la thyroglobuline, hormone dont le gène a été localisé sur le chromosome 14 par Daskalchuk et Schmutz (1997), et la note de persillé de la viande (Barendse 2002b). Buchanan *et al* (2002), quant à eux, ont mis en œuvre une démarche « gène candidat », sans tenir compte du QTL affectant le persillé mis en évidence sur le chromosome 2 (Schimpf *et al* 2000). Ils affirment, par une étude d'association, que le gène codant pour la leptine, sur le chromosome 4, présente un polymorphisme en relation significative avec l'adiposité des carcasses, sans mention du persillé toutefois.

L'étape finale est de valider le polymorphisme et l'effet de ces gènes et/ou marqueurs dans les races pures. Cette validation est indispensable préalablement à l'exploitation directe et unique du déséquilibre de liaison. C'est ce qui a été mis en place en Australie avec la seconde phase du programme «Cooperative Research Centre for Cattle and Beef Industry» (Bindon 2001) et aux Etats-Unis avec le programme «National Carcass Genetic Merit Project» (Bertrand *et al* 2001). Dans les deux cas, ces programmes sont issus d'une collaboration entre la recherche et la filière (organismes raciaux et industrie). Dans le programme américain, 14 races sont concernées et testées sur un seul type de production. Dans le programme australien, 6 races sont concernées, mais plusieurs systèmes de production sont pris en compte. Dans les deux cas le nombre d'animaux contrôlés est particulièrement important, entre 7 et 8000.

Conclusions

L'amélioration génétique des qualités de la viande doit se raisonner en fonction du système de production. Il est clair que les problèmes auxquels sont confrontés les filières ne sont pas du tout les mêmes lorsqu'il s'agit de porcs ou de volailles d'une part et de bovins d'autre part. Les premiers sont essentiellement concernés par les qualités technologiques du fait de la part prépondérante de la transformation. Des réponses génétiques à des défauts majeurs ont été apportées et le maintien d'une pression de sélection sur les qualités technologiques est possible grâce à l'enregistrement en routine de prédicteurs de celle-ci en abattoir, la mesure du pH par exemple. Pour les qualités organoleptiques de la viande de ces deux espèces, les études portent actuellement sur la compréhension des mécanismes mis en jeu, en particulier le rôle des lipides intramusculaires et la recherche de critères prédictifs. Dans le cas de la volaille, une première solution, non génétique, a consisté à mettre en place des sys-

tèmes de production drastiquement différents avec un abattage plus tardif.

Même si la qualité de la viande des lapins ne semble pas poser de problèmes suite à la sélection des caractères de production, une étude des qualités organoleptiques est engagée pour une meilleure connaissance de celles-ci et l'estimation des paramètres génétiques associés. Le cas de la viande d'agneau n'a pas été traité ici car elle ne présente pas de problème non plus. Le gène à effet majeur sur la croissance musculaire (callipyge) n'est pas exploité dans nos races ovines bouchères car il a des effets trop détériorateurs sur la tendreté (Koochmaraie *et al* 1995).

Chez les bovins, la commercialisation de la viande en frais et le stade de maturité nettement plus avancé que dans les autres espèces placent la tendreté comme qualité prioritaire à améliorer. Ce caractère ne pouvant être

mesuré en routine, l'espoir réside dans la recherche de gènes marqueurs utilisables pour une sélection directe. Il est donc nécessaire de trouver un ou des gènes responsables ou des marqueurs très proches pour exploiter le déséquilibre de liaison au sein des populations élevées en France. Toutefois, cette démarche se heurte à la pauvreté des résultats publiés dans le domaine public et à la difficulté d'obtenir des données phénotypiques pertinentes pour étudier finement des régions du génome ou tester d'éventuels gènes candidats mis en évidence dans d'autres études.

Cet article est issu d'une communication présentée lors des 9^{èmes} Journées des Sciences du Muscle et Technologies de la Viandes (15 et 16 octobre 2002 à Clermont-Ferrand) et publiée dans un numéro hors série de la revue Viandes et Produits carnés.

Références

- Baas T.J., Newcom D.W., 2002. Use of real-time ultrasound to predict intramuscular fat percentage in live swine. Proc. 7th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod., CD-ROM, communication n°03-10.
- Barendse W., 2002a. DNA markers for meat tenderness. Patent WO02064820, <http://ep.espacenet.com> (septembre 2002).
- Barendse W., 2002b. Assessing lipid metabolism. Patent WO9923248, <http://ep.espacenet.com> (septembre 2002).
- Berri C., Wacrenier N., Millet N., Le Bihan-Duval E., 2001. Effect of selection for improved body composition on muscle and meat characteristics of broilers from experimental and commercial lines. Poultry Sci., 80, 833-838.
- Bertrand J.K., Green R.D., Herring W.O., Moser D.W., 2001. Genetic evaluation for beef carcass traits. J. Anim. Sci., 79 E. Suppl., E190-E200.
- Bidanel J.P., Rothschild M.F., 2002. Current status of quantitative trait locus mapping in pigs. Pig News and Information, 23, 39N-53N.
- Bidanel J.P., Milan D., Renard C., Gruand J., Mourot J., 2002. Detection of quantitative trait loci for intramuscular fat content and lipogenic enzyme activities in Meishan x Large White F2 pigs. Proc. 7th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod., CD-ROM, communication n°03-13.
- Bindon B.M., 2001. Genesis of the Cooperative Research Centre for the Cattle and Beef Industry : integration of resources for beef quality research (1993-2000). Austr. J. Exp. Agric., 41, 843-853.
- Bouffaud M., Desautels-Sawadogo C., Tribout T., Boulard J., Lagant H., Coudurier B., Sellier P., 2002. Etude de quelques facteurs de variation du défaut « viande déstructurée » sur le jambon frais. Journées Rech. Porcine en France, 34, 1-6.
- Buchanan F.C., Thue T.D., Winkelman-Sim D.C., Plante Y., Schmutz S.M., 2000. Two QTLs for growth map to bovine chromosome 14. Proc. 27th Intern. Conf. Anim. Genet., July 22-26, 2000, Univ. Minnesota, 53, B122.
- Buchanan F.C., Fitzsimmons C.J., Van Kessel A.G., Thue T.D., Winkelman-Sim D.C., Schmutz S.M., 2002. Association of a missense mutation in the bovine leptin gene with carcass fat content and leptin mRNA levels. Genet. Sel. Evol., 34, 105-116.
- 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. Austr. J. Exp. Agric., 41, 893-919.
- Casas E., Shackelford S.D., Keele J.W., Stone R.T., Kappes S.M., Koochmaraie M., 2000. Quantitative trait loci affecting growth and carcass composition of cattle segregating alternate forms of myostatin. J. Anim. Sci., 78, 560-569.
- Christian L.L., 1972. A review of the role of genetics in animal stress susceptibility and meat quality. In: Proceedings of the pork quality symposium. Cassens R.G., Giesler F., Kolb Q. (Eds), Univ. Wisconsin, Madison, USA, 91-115.
- Chung H.Y., Davis M.E., Hines H.C., 2001. Relationship of two PCR-RFLP in the bovine calpastatin gene with calpastatin activity, meat tenderness and carcass traits. Pecial Circular- Ohio Agric. Research and Development Center, 181, 27-34.
- Crouse J.D., Cundiff L.V., Koch R.M., Koochmaraie M., Seideman S.C., 1989. Comparisons of Bos indicus and Bos taurus inheritance for carcass beef characteristics and meat palatability. J. Anim. Sci., 67, 2661-2668.
- Daskalchuk T.E., Schmutz S.M., 1997. Genetic mapping of Thyroglobulin on bovine chromosome 14. Mamm. Genome, 8, 74-76.
- Davis G.P., Hetzel D.J.S., Corbet N.J., Scacheri S., Lowden S., Renaud J., Mayne C., Stevenson R., Moore S.S., Byrne K., 1998. The mapping of quantitative trait loci for birth weight in a tropical beef herd. Proc. 6th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod., 26, 441-444.
- Denoyelle C., 1995. Evolution de la saveur de la viande bovine en fonction de la teneur en lipides intra-musculaires. Viandes et Produits Carnés, 16, 89-92.
- Dikeman M.E., Reddy G.B., Arthaud V.H., Tuma H.J., Koch R.M., Mandigo R.W., Axe J.B., 1986. Longissimus muscle quality, palatability and connective tissue histological characteristics of bulls and steers fed different energy levels and slaughtered at four ages. J. Anim. Sci., 63, 92-101.
- Ducos A., Garreau H., Bidanel J.P., Le Tiran M.H., Breton T., Flého T., Runavot J.P., 1995. Utilisation du Blup modèle animal pour l'évaluation génétique des porcs contrôlés dans les stations publiques françaises. Principes et premiers résultats. Journées Rech. Porcine en France, 27, 135-142.
- Egan A.F., Ferguson D.M., Thompson J.M., 2001. Consumer sensory requirements for beef and their implications for the Australian beef industry. Austr. J. Exp. Agric., 41, 855-859.
- Eikelenboom G., Minkema D., 1974. Prediction of pale, soft, exudative muscle with a non-lethal test for the halothane-induced porcine malignant hyperthermia syndrome. Tijdschr. Diergeneesk., 99, 421-426.
- Estany J., Camacho J., Baselga M., Blasco A., 1992. Selection response of growth rate in rabbits for meat production. Genet. Sel. Evol., 24, 527-537.
- Estrade M., Vignon X., Rock E., Monin G., 1993. Glycogen hyperaccumulation in white muscle fibres of RN-carrier pigs. A biochemical and ultrastructural study. Comp. Biochem. Physiol., 104B, 321-326.

- Fernandez X., Monin G., Talmant A., Mourot J., Lebreton B., Bernard P., Gilbert S., Sirami J., Malter D., 1996. Influence de la teneur en lipides intramusculaires sur l'acceptabilité, par les consommateurs, de la viande de porc et du jambon cuit. Journées Rech. Porcine en France, 28, 163-170.
- 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., Santé V., Baeza E., Le Bihan-Duval E., Berri C., Réminon H., Babilé R., Le Pottier G., Astruc T., 2002. Effect of the rate of muscle *post mortem* pH fall on the technological quality of turkey meat. British Poultry Sci., 43, 245-252.
- Fouilloux M.N., Le Roy P., Gruand J., Renard C., Sellier P., Bonneau M., 1997. Support for single major genes influencing fat androsterone level and development of bulbo-urethral glands in young boars. Genet. Sel. Evol., 29, 357-366.
- Fouilloux M.N., Renand G., Laloë D., 2001. Utilisation de performances contrôlées en abattoir et évaluation génétique en races bovines allaitantes en France. Renc. Rech. Ruminants, 8, 341-344.
- Franck M., Monin G., Legault C., 2000. Observations complémentaires sur le jambon déstructuré : caractérisation du phénomène par le pH et la couleur du muscle semi membraneux. Journées Rech. Porcine en France, 32, 345-349.
- Fujii J., Otsu K., Zorzato F., De Leon S., Khanna V.K., Weiler J.E., O'Brien P.J., Mac Lennan D.H., 1991. Identification of a mutation in porcine ryanodine receptor associated with malignant hyperthermia. Science, 253, 448-451.
- Gamand R., 1998. Paramètres génétiques et phénotypiques de la qualité de la viande dans deux expériences de sélection de bovins Charolais, Aubrac, Salers et Gascons. Mémoire de fin d'études d'Ingénieur, ENSA Rennes.
- Gondret F., Combes S., Larzul C., de Rochambeau H., 2002. The effects of divergent selection for body weight at a fixed age on histological, chemical and rheological characteristics of rabbit muscles. Livest. Prod. Sci., 76, 81-89.
- Grobet L., Poncelet D., Royo L.J., Brouwers B., Pirotin D., Michaux C., Méniéssier F., Zanotti M., Dunner S., Georges M., 1998. Molecular definition of an allelic series of mutations disrupting the myostatin function and causing double-muscling in cattle. Mamm. Genome, 9, 210-213.
- Guéblez R., Le Maître C., Jacquet B., Zert P., 1990. Nouvelles équations de prédiction du rendement technologique de la fabrication du "jambon de Paris". Journées Rech. Porcine en France, 22, 89-96.
- Harris J.J., Miller R.K., Savell J.W., Cross H.R., Ringer L.J., 1992. Evaluation of the tenderness of beef top sirloin steaks. J. Food Sci., 57, 6-9.
- Hassen A., Wilson D.E., Amin V.R., Rouse G.H., 1999. Repeatability of ultrasound-predicted percentage of intramuscular fat in feedlot cattle. J. Anim. Sci., 77, 1335-1340.
- Hassen A., Wilson D.E., Amin V.R., Rouse G.H., Hays C.L., 2001. Predicting percentage of intramuscular fat using two types of real-time ultrasound equipment. J. Anim. Sci., 79, 11-18.
- Herring H.O., Kriese L.A., Bertrand J.K., Crouch J., 1998. Comparison of four real-time ultrasound systems that predict intramuscular fat in beef cattle. J. Anim. Sci., 76, 364-370.
- Jacquet B., Sellier P., Runavot J.P., Brault D., Houix Y., Perrocheau C., Gogué J., Boulard J., 1984. Prédiction du rendement technologique de la fabrication du « jambon de Paris » à l'aide de mesures prises à l'abattoir. Journées Rech. Porcine en France, 16, 49-58.
- Janss L.L.G., Van Arendonk J.A.M., Brascamp E.W., 1997. Bayesian statistical analyses for presence of single genes affecting meat quality traits in a crossbred pig population. Genetics, 145, 395-408.
- Johnston D.J., Reverter A., Robinson D.L., Ferguson D.M., 2001. Sources of variation in mechanical shear force measures of tenderness in beef from tropically adapted genotypes, effects of data editing and their implications for genetic parameter estimation. Austr. J. Exp. Agric., 41, 991-996.
- Kappes S.M., Keele J.W., Stone R.T., MacGraw R.A., Sonstegard T.S., Smith T.P.L., Lopez-Corrales N.L., Beattie C.W., 1997. A second generation linkage map of the bovine genome. Genome Res., 7, 235-249.
- Karlsson A.H., Klont R.E., Fernandez X., 1999. Skeletal muscle fibres as factors for pork quality. Livest. Prod. Sci., 60, 255-269.
- Keele J.W., Shackelford S.D., Kappes S.M., Koohmaraie M., Stone R.T., 1999. A region on bovine chromosome 15 influences beef longissimus tenderness in steers. J. Anim. Sci., 77, 1364-1371.
- Khalil M.H., Owen J.B., Afifi E.A., 1986. A review of phenotypic and genetic parameters associated with meat production traits in rabbits. Anim. Breed. Abst., 54, 725-749.
- Kim J.J., Davis S.K., Sanders J.O., Turner J.W., Miller R.K., Savell J.W., Smith S.B., Taylor J.F., 1998. Estimation of genetic parameters for carcass and palatability traits in *Bos indicus/Bos taurus* cattle. Proc. 6th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod., 25, 173-176.
- Koch R.M., Dikeman M.E., Crouse J.D., 1982. Characterization of biological types of cattle (cycle III). III. Carcass composition, quality and palatability. J. Anim. Sci., 54, 35-45.
- Koohmaraie M., 1994. Muscle proteinases and meat aging. Meat Sci., 36, 93-104.
- Koohmaraie M., Shackelford S.D., Wheeler T.L., Lonergan S.M., Doumit M.E., 1995. A muscle hypertrophy condition in lamb (Callipyge): characterization of effects on muscle growth and meat quality traits. J. Anim. Sci., 73, 3596-3607.
- Larzul C., Le Roy P., Guéblez R., Talmant A., Gogué J., Sellier P., Monin G., 1997a. Effect of halothane genotype (*NN, Nn, nn*) on growth, carcass and meat quality traits of pigs slaughtered at 95 kg or 125 kg live weight. J. Anim. Breed. Genet., 114, 309-320.
- Larzul C., Lefaucheur L., Ecolan P., Gogué J., Talmant A., Sellier P., Le Roy P., Monin G., 1997b. Phenotypic and genetic parameters for *Longissimus* muscle fiber characteristics in relation to growth, carcass and meat quality traits in Large White pigs. J. Anim. Sci., 75, 3126-3137.
- Larzul C., Le Roy P., Sellier P., Jacquet B., Gogué J., Talmant A., Vernin P., Monin G., 1998. Le potentiel glycolitique du muscle mesuré sur le porc vivant : un nouveau critère de sélection pour la qualité de la viande ? Journées Rech. Porcine en France, 30, 81-85.
- Larzul C., Le Roy P., Gogué J., Talmant A., Jacquet B., Lefaucheur L., Ecolan P., Sellier P., Monin P., 1999. Selection for reduced muscle glycolytic potential in Large White pigs. II. Correlated responses in meat quality and muscle compositional traits. Genet. Sel. Evol., 31, 61-76.
- Le Bihan-Duval E., Mignon-Grasteau S., Millet N., Beaumont C., 1998. Genetic analysis of a selection experiment on increased body weight and breast muscle weight as well as on limited abdominal fat weight. British Poultry Sci., 39, 346-353.
- Le Bihan-Duval E., Berri C., Baeza E., Millet N., Beaumont C., 2001. Estimation of the genetic parameters of meat characteristics and of their genetic correlations with growth and body composition in an experimental broiler line. Poultry Sci., 80, 839-843.
- Le Bihan-Duval E., Berri C., Baeza E., Duclos M., Santé V., Réminon H., Le Pottier G., Bentley J., Fernandez X., 2002. Selection on the technological quality of the meat in poultry. Proc. 7th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod., CD-ROM, communication n°11-14.
- Le Roy P., Naveau J., Elsen J.M., Sellier P., 1990. Evidence for a new major gene influencing meat quality in pigs. Genet. Res., 55, 33-40.
- Le Roy P., Juin H., Caritez J.C., Billon Y., Lagant H., Elsen J.M., Sellier P., 1996. Effet du génotype RN sur les qualités sensorielles de la viande de porc. Journées Rech. Porcine en France, 28, 53-56.
- Le Roy P., Larzul C., Gogué J., Talmant A., Monin G., Sellier P., 1998. Selection for reduced muscle glycolytic potential in Large White pigs. I. Direct responses. Genet. Sel. Evol., 30, 469-480.
- Le Roy P., Monin G., Kerisit R., Jeanot G., Caritez J.C., Amigues Y., Lagant H., Boulard J., Billon Y., Elsen J.M., Sellier P., 2001. Effets interactifs des gènes RN et HAL sur la qualité de la viande : résultats obtenus lors de la fabrication du jambon cuit prétranché. Journées Rech. Porcine en France, 33, 103-110.
- Lonergan S.M., Ernst C.W., Bishop M.D., Calkins C.R., Koohmaraie M., 1995. Relationship of restriction fragment length polymorphisms (RFLP) at the bovine Calpastatin locus to calpastatin activity and meat tenderness. J. Anim. Sci., 73, 3608-3612.

- MacNeil M.D., Grosz M.D., 2002. Genome-wide scans for QTL affecting carcass traits in Hereford x composite double backcross populations. *J. Anim. Sci.*, 80, 2316-2324.
- Maignel L., Guéblez R., Bardinal M., Garreau H., Bidanel J.P., Sellier P., 1998. Paramètres génétiques de la composition chimique de deux dépôts adipeux (bardière et panne) et du muscle Long dorsal chez le porc. *Journées Rech. Porcine en France*, 30, 73-80.
- Ménissier F., 1982. General survey of the effect of double muscling on cattle performance. *Current Topics Vet. Med. Anim. Sci.*, 16, 23-53.
- Milan D., Le Roy P., Woloszyn N., Caritez J.C., Elsen J.M., Sellier P., Gellin J., 1995. The RN locus for meat quality maps to pig chromosome 15. *Genet. Sel. Evol.*, 27, 195-199.
- Milan D., Jeon J.T., Looft C., Amarger V., Robic A., Thelander M., Rogel-Gaillard C., Paul S., Iannucelli N., Rask L., Ronne H., Lundström K., Reinsch N., Gellin J., Kalm E., Le Roy P., Chardon P., Andersson L., 2000. A mutation in PRKAG3 associated with excess content in pig skeletal muscle. *Science*, 288, 12481251.
- Monin G., Sellier P., 1985. Pork of low technological quality with a normal rate of pH fall in the immediate *post-mortem* period: the case of the Hampshire breed. *Meat Sci.*, 13, 49-63.
- Monin G., Larzul C., Le Roy P., Culioli J., Mourot J., Rousset-Akrim S., Talmant A., Touraille C., Sellier P., 1999. Effects of the Halothane genotype and slaughter weight on texture of pork. *J. Anim. Sci.*, 77, 408-415.
- Moody D.E., Pomp D., Newman S., MacNeil M.D., 1996. Characterization of DNA polymorphisms in three populations of Hereford cattle and their association with growth and maternal EPD in line 1 Herefords. *J. Anim. Sci.*, 74, 1784-1793.
- Morris C.A., Pitchford W.S., Cullen N.G., Hickey S.M., Hyndman D.L., Crawford A.M., Bottema C.D.K., 2002. Additive effects of two growth QTL on cattle chromosome 14. *Proc. 7th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.*, CD-ROM, communication n°11-43.
- Naveau J., 1986. Contribution à l'étude du déterminisme génétique de la qualité de la viande porcine. Héritabilité du rendement technologique Napole. *Journées Rech. Porcine en France*, 18, 265-276.
- O'Connor S.F., Tatum J.D., Wulf D.M., Green R.D., Smith G.C., 1997. Genetic effects on beef tenderness in *Bos indicus* composite and *Bos taurus* cattle. *J. Anim. Sci.*, 75, 1822-1830.
- Ollivier L., Sellier P., Monin G., 1975. Déterminisme génétique du syndrome d'hyperthermie maligne chez le porc de Piétrain. *Ann. Génét. Sél. Anim.*, 7, 159-166.
- 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. *J. Anim. Sci.*, 80, 3077-3085.
- Perry D., Shorthose W.R., Ferguson D.M., Thompson J.M., 2001. Methods used in the CRC program for the determination of carcass yield and beef quality. *Austr. J. Exp. Agric.*, 41, 953-957.
- Piles M., Blasco A., Pla M., 2000. The effect of selection for growth rate on carcass composition and meat characteristics of rabbits. *Meat Sci.*, 54, 347-355.
- Pla M., Guerrero L., Guardia D., Oliver M.A., Blasco A., 1998. Carcass characteristics and meat quality of rabbit lines selected for different objectives : I. Between lines comparison. *Livest. Prod. Sci.*, 54, 115-123.
- Pollock D.L., 1997. Maximising yield. *Poultry Sci.*, 76, 1131-1133.
- Rabot C., Rousseau F., Dumont J.P., Réminon H., Gandemer G., 1996. Poulets de chair : effets respectifs de l'âge et du poids d'abattage sur les caractéristiques lipidiques et sensorielles des muscles. *Viandes Prod. Carnés*, 17, 17-22.
- Réminon H., Gardahaut M.F., Marche G., Ricard F.H., 1995. Selection for rapid growth increases the number and the size of muscle fibres without changing their typing in chickens. *J. Muscle Res. Cell Motil.*, 16, 95-102.
- Renand G., 1985. Genetic parameters of French beef breeds used in crossbreeding for young bull production. II. Slaughter performance. *Genet. Sel. Evol.*, 17, 265-282.
- Renand G., Fisher A.V., 1997. Comparison of methods for estimating carcass fat content of young Charolais bulls in performance testing station. *Livest. Prod. Sci.*, 51, 205-213.
- Renand G., Berge P., Picard B., Robelin J., Geay Y., Krauss D., Méniissier F., 1994. Genetic parameters of beef production and meat quality traits of young Charolais bulls progeny of divergently selected sires. *Proc. 5th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.*, 19, 446-449.
- Renand G., Fouilloux M.N., Méniissier F., 1998. Genetic improvement of beef production traits by performance testing beef bulls in France. *Proc. 6th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.*, 23, 77-80.
- Renand G., Picard B., Touraille C., Berge P., Lepetit J., 2001. Relationships between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls. *Meat Sci.*, 59, 49-60.
- Renand G., Havy A., Turin F., 2002. Caractérisation des aptitudes bouchères et qualités de la viande de trois systèmes de production de viande bovine à partir des races rustiques françaises Salers, Aubrac et Gasconne. *INRA Prod. Anim.*, 15, 171-183.
- Reverter A., Johnston D.J., Graser H.U., Wolcott M.L., Upton W.H., 2000. Genetic analysis of live-animal ultrasound and abattoir carcass traits in Australian Angus and Hereford cattle. *J. Anim. Sci.*, 78, 1786-1795.
- Ricard F.H., 1975. Essai de sélection sur la forme de la courbe de croissance chez le poulet. Dispositif expérimental et premiers résultats. *Ann. Génét. Sél. Anim.*, 7, 427-444.
- Ricard F.H., Touraille C., 1988. Selection for leanness and carcass quality. In: *Leanness in domestic birds*. Leclercq B., Whitehead C.C. (Eds), Butterworth, London, UK, 377-386.
- Sanchez M.P., Le Roy P., Griffon H., Caritez J.C., Fernandez X., Legault C., Gandemer G., 2002. Déterminisme génétique de la teneur en lipides intramusculaires dans une population F2 Duroc x Large White. *Journées Rech. Porcine en France*, 34, 39-43.
- Sapp R.L., Bertrand J.K., Pringle T.D., Wilson D.E., 2002. Effects of selection for ultrasound intramuscular fat percentage in Angus bulls on carcass traits of progeny. *J. Anim. Sci.*, 80, 2017-2022.
- Saugère D., Runavot J.P., Sellier P., 1989. Un premier bilan du programme de sélection contre le gène de la sensibilité à l'halothane chez le porc Landrace Français. *Journées Rech. Porcine en France*, 21, 335-344.
- Sauveur B., 1997. Les critères et facteurs de qualité des poulets Label Rouge. *INRA Prod. Anim.*, 10, 219-226.
- Schimpf R.J., Winkelman-Sim D.C., Buchanan F.C., Aalhus J.L., Plante Y., Schmutz S.M., 2000. QTL for marbling maps to cattle chromosome 2. *Proc. 27th Intern. Conf. Anim. Genet.*, July 22-26, 2000, Univ. Minnesota, 48, B103.
- Schwörer D., Hofer A., Lorenz D., Rebsamen A., 2000. Selection progress of intramuscular fat in Swiss pig production. *EAAAP Publ.*, 100, 69-72.
- Seideman S.C., Koohmaraie M., Crouse J.D., 1987. Factors associated with tenderness in young beef. *Meat Sci.*, 20, 281-291.
- Sellier P., 1998. Genetics of meat and carcass traits. In: *The Genetics of the Pig*. Rothschild M.F., Ruvinsky A. (Eds), CAB International, Oxon, U.K., 463-510.
- Sellier P., Le Roy P., Fouilloux M.N., Gruand J., Bonneau M., 2000. Responses to restricted index selection and genetic parameters for fat androstenone level and sexual maturity status of young boars. *Livest. Prod. Sci.*, 63, 265-274.
- Shackelford S.D., Koohmaraie M., Whipple G., Wheeler T.L., Miller M.F., Crouse J.D., Reagan J.O., 1991. Predictors of beef tenderness: development and verification. *J. Food Sci.*, 56, 1130-1140.
- Shackelford S.D., Savell J.W., Crouse J.D., Cross H.R., Schanbacher B.D., Johnson D.D., Anderson M.L., 1992. Palatability of beef from bulls administered exogenous hormones. *Meat Sci.*, 32, 397-405.
- Shackelford S.D., Koohmaraie M., Cundiff L.V., Gregory K.E., Rohrer G.A., Savell J.W., 1994. Heritabilities and phenotypic and genetic correlations for bovine postrigor calpastatin activity, intramuscular fat content, Warner-Bratzler shear force, retail product yield, and growth rate. *J. Anim. Sci.*, 72, 857-863.
- Shackelford S.D., Wheeler T.L., Koohmaraie M., 1995. Relationship between shear force and trained sensory panel tenderness ratings of 10 major muscles from *Bos indicus* and *Bos taurus* cattle. *J. Anim. Sci.*, 73, 3333-3340.
- Smith T.P.L., Casas E., Rexroad III C.E., Kappes S.M., Keele J.W., 2000. Bovine CAPN1 maps to a region of BTA29 containing a quantitative trait locus for meat tenderness. *J. Anim. Sci.*, 78, 2589-2594.
- Stone R.T., Keele J.W., Shackelford S.D., Kappes S.M., Koohmaraie M., 1999. A primary screen of the bovine genome for quantitative trait loci affecting carcass and growth traits. *J. Anim. Sci.*, 77, 1379-1384.

Touraille C., Kopp J., Valin C., Ricard F.H., 1981. Broiler fowl meat quality. I. The effect of age and growth rate on meat physico-chemical and organoleptic traits. Arch. Geflügelk., 45, 69-76.

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

Tribout T., Lagant H., Caritez J.C., Gogué J., Gruand J., Guéblez R., Labroue F., Bidanel J.P., 2001. Estimation, par utilisation de semence congelée, du progrès génétique réalisé en France entre 1977 et 1998 dans la race porcine Large White. Dispositif expérimental et premiers résultats. Journées Rech. Porcine en France, 33, 119-125.

Van Laack R.L.J.M., Stevens S.G., Stalder K.J., 2001. The influence of ultimate pH and intramuscular fat content on pork tenderness and tenderization. J. Anim. Sci., 79, 392-397.

Whipple G., Koohmaraie M., Dikeman R.D., Crouse J.D., Hunt M.C., Klemm R.D., 1990a. Evaluation of the attributes that affect longissimus muscle tenderness in *Bos taurus* and *Bos indicus* cattle. J. Anim. Sci., 68, 2716-2728.

Whipple G., Koohmaraie M., Dikeman R.D., Crouse J.D., 1990b. Predicting beef longissimus tenderness from various biochemical and histological muscle traits. J. Anim. Sci., 68, 4193-4199.

Wulf D.M., Tatum J.D., Green R.D., Morgan J.B., Golden B.L., Smith G.C., 1996. Genetic influence on beef longissimus palatability in Charolais- and Limousin-sired steers and heifers. J. Anim. Sci., 74, 2394-2405.

Abstract

Genetic improvement of meat quality in the different livestock species: present situation and prospects.

Genetic improvement of meat animals has been mainly obtained through the selection of production traits related to fattening efficiency and retail product at slaughter. Up to know, animals have been selected on live growth and also, according to the species, more and more on muscle growth capacity, the main biological component of production.

Only the technological quality of pork meat is presently taken into account in genetic improvement schemes owing to its economic importance, the discovery of major genes on meat defaults (HAL and RN) and the predictive measure of pH, lightness and water loss in slaughterhouses. Genotyping for the HAL and RN default is currently used for selecting breeding stocks. The measures of pH, lightness and water loss are included in synthetic indexes in order to maintain the technological quality level while improving lean growth. Poultry meat is being more and more used in industrial processes. Similarly to pork, the measures of pH, lightness and water loss are genetically linked to cooking loss. Genetic variability and correlations are even higher than in pork. However, these measures are genetically independent of production traits in poultry, while they are slightly unfavourably related in pork.

Presently the selection for sensory quality attributes is not possible due to the lack of predictive measures in slaughterhouses. A genetic variability has, however, been estimated in the different species. Current studies are looking for the estimation of genetic relationships between production and quality traits. In poultry and rabbits, selection for growth has no impact on quality if the animals are slaughtered at the same age. However a reduction of the slaughter age of poultry as a consequence of selection for growth rate has been shown to improve tenderness and to decrease flavour

correlatively to a lower maturity. In pork, genetic lean growth is markedly unfavourably related to the sensory quality. A degradation of the latter may be avoided if the intramuscular lipid content could be selected. In beef, most studies originate from North America or Australia with different types of cattle and in different consuming conditions than those found in France : young fattened steers versus older and leaner young bulls and higher cooking temperatures. These study results are therefore not useful for the French production systems and consuming conditions. French studies show that a selection for muscle growth capacity should be beneficial for tenderness, but detrimental for flavour. Similarly to pork, a selection for intramuscular lipids will counteract that negative effect. In both species, simultaneous improvement of muscle growth and intramuscular lipids is difficult due to the genetic antagonism between both traits and more certainly due to the difficulty to have an accurate, non destructive, predictive measure of lipids in these very lean animals.

Due to the lack of an available predictive measure of sensory quality in slaughterhouses, current studies have been aimed at the research of polymorphic genes involved in meat quality that can be selected through genotyping. QTL detection programmes have been conducted and complemented with positional cloning and candidate gene approaches in order to find the causal mutations. The first genes suspected to influence meat quality have been commercialised by private enterprises. The segregation and the impact of the suspected genes have however to be validated within breed for selection purpose.

RENAND G., LARZUL C., LE BIHAN-DUVAL E., LE ROY P., 2003. L'amélioration génétique de la qualité de la viande dans les différentes espèces : situation actuelle et perspectives à court et moyen terme. INRA Prod. Anim., 16, 159-173.

