

<sup>1</sup> INRA Station de Recherches Porcines,  
35590 Saint-Gilles

<sup>2</sup> ENSAR, rue de St-Brieuc,  
35042 Rennes Cedex

<sup>3</sup> Università degli Studi del Molise,  
Facoltà di Agraria, Dipartimento di  
Scienze Animali, Vegetali e  
dell'Ambiente,  
86100 Campobasso, Italie

e-mail : mourot@st-gilles.rennes.inra.fr

## Facteurs de variation de la lipogenèse dans les adipocytes et les tissus adipeux chez le porc

En quarante ans, l'adiposité des carcasses de porc a été réduite de moitié grâce à la sélection génétique et à la mise au point de programmes d'alimentation. Mais la teneur en lipides du muscle, qui détermine en grande partie le goût de la viande, est désormais jugée insuffisante par les consommateurs. Les travaux de recherche sur la lipogenèse dans cette espèce s'intéressent donc plus particulièrement au tissu adipeux intramusculaire.

### Résumé

**Le porc, longtemps considéré comme un fournisseur de corps gras, a fait l'objet, dans les années cinquante, de nombreuses critiques de la part des consommateurs vis-à-vis de son adiposité. Des programmes de sélection et une meilleure connaissance des besoins alimentaires ont permis de réduire fortement l'adiposité de la carcasse et d'en augmenter la teneur en viande. Dans le même temps, des recherches sur la lipogenèse ont été conduites sur la croissance et le développement des tissus adipeux. Ces travaux, qui ont essentiellement concerné les tissus adipeux externes ou internes, sont relativement anciens et doivent être réactualisés. En effet, les porcs actuels ont une adiposité de la carcasse inférieure à 20 % alors qu'en 1960, l'adiposité était supérieure à 40 %.**

Les études actuelles sont aussi davantage orientées vers la connaissance du tissu adipeux intramusculaire en relation avec les qualités organoleptiques de la viande. Ce tissu est formé d'adipocytes essentiellement groupés le long des faisceaux de fibres. La teneur en lipides de la viande étant jugée trop faible par les consommateurs, il faudrait envisager de doubler la quantité de tissu adipeux intramusculaire. Les travaux présentés dans cet article ont montré que les adipocytes intramusculaires ont une capacité de synthèse lipidique supérieure à celle des adipocytes des tissus adipeux externes. On peut espérer stimuler la lipogenèse intramusculaire par des facteurs d'élevage, mais il est vraisemblable que le facteur limitant restera le nombre d'adipocytes. Il faut donc envisager de stimuler la prolifération adipocytaire, ce qui nécessite de connaître les mécanismes qui contrôlent cette multiplication. Actuellement, les travaux s'orientent vers la recherche de marqueurs de la prolifération des adipocytes intramusculaires chez le porc, mais aussi chez les autres espèces animales pauvres en lipides intramusculaires comme les volailles ou le lapin.

De nombreuses études sur la lipogenèse ont été réalisées par des équipes américaines à la fin des années soixante. Ces études ont essentiellement concerné le développement des tissus adipeux visibles, à savoir sous-cutanés et internes. Depuis cette époque, les porcs ont bien changé. En effet, les programmes de sélection, basés sur la vitesse de croissance et la réduction de l'épaisseur du tissu adipeux sous-cutané dorsal, ont permis de diminuer fortement l'adiposité de la carcasse. Elle est passée de plus de 40 % en 1960 (Henry 1977) à moins de 20 % actuellement. De plus, à même poids vif, 100-105 kg, les animaux sont maintenant abattus plus jeunes qu'il y a 40 ans. Le gain de temps dans la production d'une carcasse peut être estimé à plus de 6 semaines.

L'amélioration des performances de croissance a également été permise par une meilleure connaissance des besoins alimentaires des animaux et l'utilisation de facteurs de croissance et des acides aminés de synthèse. Les porcs actuels n'ont donc plus beaucoup de points communs avec les animaux produits à la fin des années soixante. Ainsi, dans le cadre des travaux sur la caractérisation des tissus et la maîtrise de leur développement en relation avec les facteurs d'élevage

ge, il est nécessaire d'étudier à nouveau la lipogenèse sur les génotypes actuels.

Au cours des dernières années, une autre composante est aussi apparue concernant le souhait des consommateurs. Ces derniers sont maintenant soucieux des qualités organoleptiques et nutritionnelles de la viande. La saveur de la viande étant en relation avec la teneur en lipides (Touraille *et al* 1989, Fernandez *et al* 1999), il est donc nécessaire de s'intéresser au développement du tissu adipeux du muscle et par conséquent à la lipogenèse et aux adipocytes intramusculaires. Cet article abordera successivement la lipogenèse dans les tissus adipeux visibles (sous-cutanés, internes et intermusculaires) puis dans le muscle.

## 1 / La synthèse des lipides chez le porc

### 1.1 / Généralités sur la lipogenèse et limites des études

Chez le porc, comme chez l'Homme, le précurseur de la synthèse des acides gras provient surtout du catabolisme du glucose qui est dégradé en pyruvate par la voie de la glycolyse dans le cytoplasme. Dans la mitochondrie, le pyruvate est transformé en acétyl-CoA mitochondrial par le complexe pyruvate déshydrogénase. Pour traverser la membrane mitochondriale, l'acétyl-CoA se combine à l'oxaloacétate pour former du citrate capable de passer cette membrane. A partir de l'acétyl-CoA, régénéré par l'action de l'ATP citrate-lyase, la biosynthèse *de novo* des acides gras est effectuée en présence de deux systèmes enzymatiques séquentiels du cytosol : l'acétyl-CoA carboxylase et le complexe enzymatique synthétase des acides gras.

L'estimation des activités des enzymes de la lipogenèse réalisée *in vitro* sur homogénat de tissu permet une mesure du potentiel de synthèse et non une mesure réelle. Le plus souvent, les enzymes étudiées sont l'acétyl-CoA carboxylase, enzyme clé de la lipogenèse et/ou la synthétase des acides gras, l'enzyme malique et la glucose-6-P déshydrogénase. Ces deux dernières enzymes ne sont pas directement impliquées dans la lipogenèse, mais elles fournissent le NADPH, cofacteur indispensable et souvent limitant dans la synthèse des acides gras.

On peut également quantifier la synthèse lipidique par la mesure du taux d'incorporation de précurseurs marqués (<sup>14</sup>C-glucose pour le porc) dans les adipocytes. Cette mesure *in vitro* est plus représentative d'une capacité réelle de synthèse, mais il se pose toujours le problème de la régulation car les adipocytes sont isolés de leurs tissus et l'on sait que le captage des précurseurs est en relation avec l'environnement hormonal.

Pour les études de lipogenèse, l'idéal serait de pouvoir disposer d'un précurseur marqué utilisable *in vivo*. Mais, il ne faut pas oublier que, pour une étude de métabolisme chez le

porc, une grande quantité de marqueurs est nécessaire. Ainsi, ce qui peut être envisageable chez le rat ou le porcelet ne peut plus l'être chez le porc en fin de croissance.

Le choix du mode d'expression des activités est également déterminant et présente des avantages et des inconvénients. L'activité rapportée au gramme de tissu permet de comparer des valeurs entre tissus, mais elle présente un biais lors de comparaisons en fonction du poids vif de l'animal. L'expression par la teneur en protéines peut gommer le biais précédent, en revanche ce dernier devient très important lorsqu'on compare des tissus adipeux avec des muscles ou le foie, la teneur en protéines étant plus élevée dans ces tissus. L'expression par nombre de cellules pourrait être la plus adaptée, mais ce nombre est toujours difficile à déterminer. Dans le cas des adipocytes, il est souvent le résultat d'un calcul à partir du diamètre moyen et de la teneur en lipides du tissu (Di Girolamo *et al* 1971).

Si l'on dispose du poids du tissu entier on peut exprimer une activité totale, ce qui semble le meilleur mode d'expression. Mais ce calcul est souvent limité à un organe (principalement le foie), car pour les autres tissus il faut procéder à une dissection de la carcasse ce qui présente un inconvénient majeur pour des animaux destinés à être commercialisés.

Les différences dans le choix des unités peuvent donc expliquer en grande partie les résultats contradictoires que l'on peut trouver dans la bibliographie, pour une même espèce.

### 1.2 / Localisation de la lipogenèse chez le porc

Avant le sevrage, l'activité lipogénique du foie est plus importante que celle des tissus adipeux (Fenton *et al* 1985). Le remplacement du lait maternel, riche en lipides, par un régime glucidique entraîne une stimulation de la synthèse lipidique dans le tissu adipeux et, après le sevrage, le tissu adipeux devient le site majeur de la lipogenèse *de novo* : près de 80 % des lipides y sont synthétisés, à partir du glucose dérivé de l'amidon alimentaire (O'Hea et Leveille 1969a). Le porc se différencie donc des autres espèces, en particulier du poulet chez lequel le foie synthétise plus de 90 % des acides gras (O'Hea et Leveille 1969b). Ceci confirme également les particularités du métabolisme du tissu adipeux de porc (Chilliard et Ollier 1994).

## 2 / Synthèse des lipides dans les tissus adipeux visibles

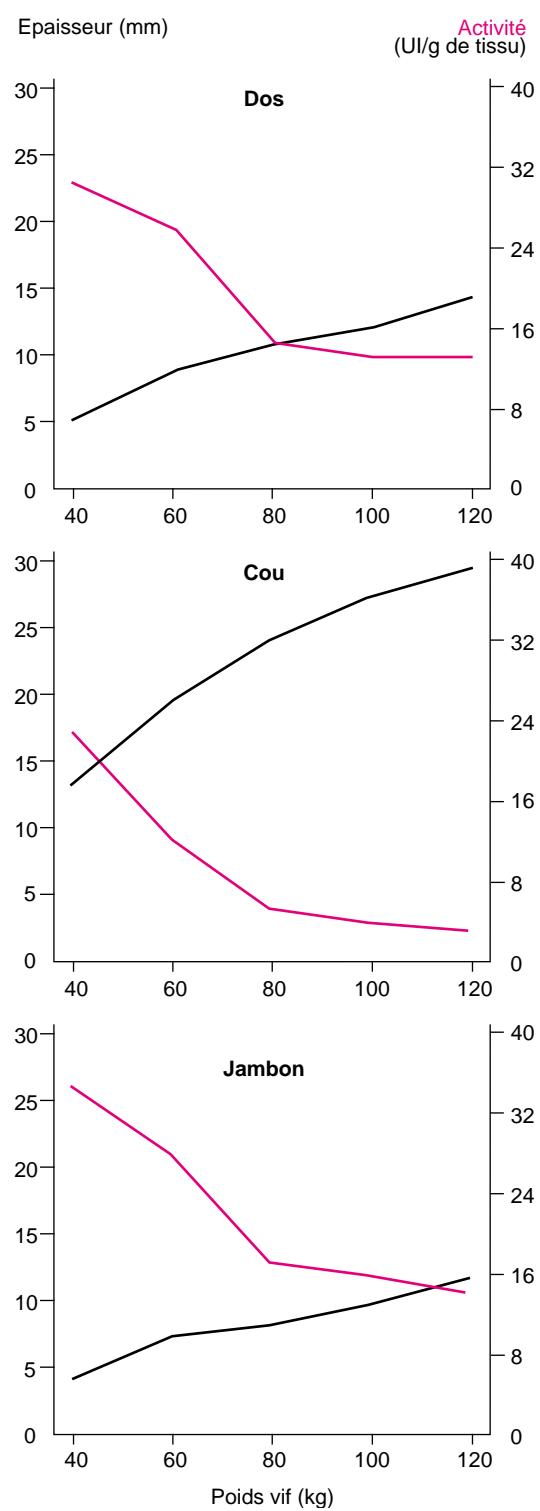
### 2.1 / Effet de la localisation

L'intensité de la lipogenèse varie selon la localisation des tissus adipeux (Anderson *et al* 1972). Elle est plus élevée dans la panne (tissu adipeux interne) que dans les autres tissus adipeux visibles. Par ordre décroissant vien-

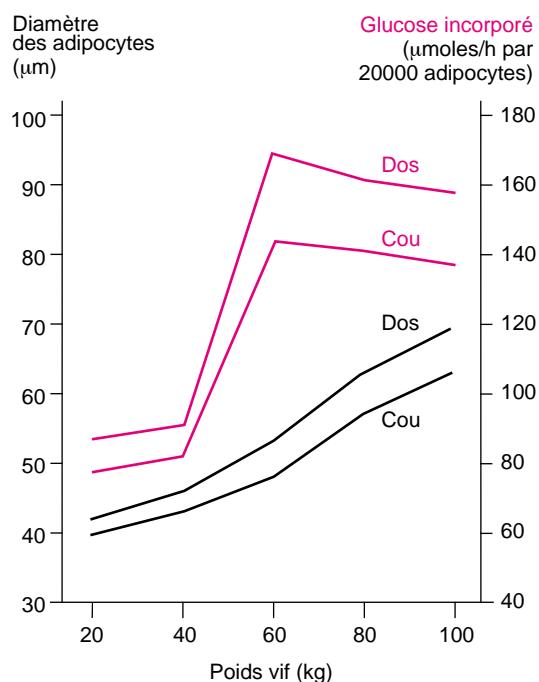
ment ensuite le tissu adipeux sous-cutané du jambon puis, sensiblement au même niveau d'activité, ceux du dos, du ventre et les tissus adipeux intermusculaires (aussi bien épaule que jambon) et enfin les tissus sous-cutanés du cou et de la gorge (Mourot *et al* 1995).

Les tissus sous-cutanés peuvent souvent présenter deux, voire trois couches superposées (cas des races grasses ibériques). La synthèse la plus importante est localisée dans la

**Figure 1.** Comparaison de l'évolution de l'épaisseur des tissus adipeux sous-cutanés et des activités de l'acétyl-CoA carboxylase en fonction du site et du poids vif chez le porc Large White.



**Figure 2.** Comparaison de l'incorporation de glucose et du diamètre des adipocytes dans le tissu adipeux sous-cutané du dos et du cou chez le porc Large White en croissance.



couche la plus interne. Globalement, on peut donc dire que, chez le porc, on observe un gradient dans le potentiel de synthèse en allant de la tête vers la queue et de l'extérieur de l'animal vers l'intérieur de sa cavité abdominale. La taille des adipocytes évolue en sens opposé à celui de la synthèse des lipides.

La comparaison entre l'activité de synthèse lipidique et l'épaisseur des dépôts adipeux a permis de mettre en évidence une relation inverse entre le potentiel de synthèse et l'épaisseur des tissus adipeux sous-cutanés.

Le coefficient de corrélation est de - 0,74 pour celui du cou, de - 0,50 pour celui du dos et de - 0,31 pour celui du jambon. Le tissu adipeux est le plus épais au niveau du cou avec le potentiel d'activité de l'acétyl-CoA carboxylase le plus faible (figure 1). Ces observations ont donc suggéré qu'il pouvait exister des sites préférentiels de stockage des lipides (tissu adipeux sous-cutané du cou) et des sites préférentiels de synthèse (sous-cutané du dos) (Mourot *et al* 1995).

Ces résultats correspondent à des mesures du potentiel de synthèse des lipides sur homogénats tissulaires. Une autre étude a été réalisée *in vitro*, pour mesurer la synthèse effective en comparant les quantités de glucose incorporées dans des adipocytes isolés des tissus adipeux du dos et du cou chez des porcs Large White en croissance (20, 40, 60, 80 et 100 kg de poids vif). Le diamètre des adipocytes augmente avec le poids des animaux et il est plus élevé dans le tissu adipeux sous-cutané du cou par rapport à celui du dos. Pour un nombre équivalent d'adipocytes, l'incorporation du glucose est supérieure dans les adipocytes du dos et ce pour tous les stades de poids (figure 2 ; ns à 20 et 40 kg,  $P < 0,05$  pour les autres stades). Il existe donc

une capacité de synthèse lipidique différente selon l'origine des adipocytes.

Ces résultats récents confortent ceux obtenus en mesurant des activités enzymatiques sur homogénat tissulaire (Mourot *et al* 1995 et 1996). Ils nous amènent à penser qu'il existe effectivement des tissus adipeux ayant plutôt un rôle de stockage des lipides et des tissus adipeux ayant une capacité de synthèse plus élevée que d'autres. Ces différences pourraient être en relation avec l'activité de la lipoprotéine-lipase qui capte les acides gras issus de l'hydrolyse des triglycérides circulants, ce qui n'a pas encore été étudié dans ces tissus adipeux.

Le tissu adipeux de porc ne doit donc plus être considéré comme un tissu renfermant des adipocytes identiques mais comme un ensemble de tissus adipeux ayant chacun leurs caractéristiques propres avec des adipocytes différents entre eux.

## 2.2 / Evolution des activités des enzymes lipogéniques au cours de la croissance

Avant le sevrage, l'équipement enzymatique pour la synthèse des lipides est présent mais il est peu fonctionnel, certainement en raison du manque de substrat glucidique et aussi de la forte teneur en lipides du lait. Le potentiel de synthèse est très faible alors que l'incorporation de glucose par les adipocytes isolés est équivalent chez des animaux sevrés et non sevrés de même âge (J. Mourot, données non publiées). Mais dans ce dernier cas, le milieu *in vitro* fournit le substrat glucidique.

Le potentiel d'activité des enzymes lipogéniques augmente dans tous les tissus adipeux visibles après le sevrage jusqu'à un maximum situé entre 50 et 70 kg de poids vif pour des porcs de type génétique maigre (Anderson et Kauffman 1973, Scott *et al* 1981, Mourot *et al* 1995).

Chez l'animal jeune, la voie des pentoses phosphates (activité de la glucose-6-P déshydrogénase) est le principal fournisseur de NADPH. Elle passe par un maximum d'activité entre 40 et 60 kg de poids vif, puis après 60 kg, l'enzyme malique est le fournisseur le plus important de NADPH (Mourot *et al* 1995).

## 2.3 / Effet de la race

La comparaison entre races grasses et maigres met en évidence un facteur important qui est l'âge de l'animal, surtout chez les animaux en fin de croissance. En effet, des porcs gras chinois de race Meishan atteignent 100 kg à l'âge de 9-10 mois alors que des porcs de race maigre (Large White) ont ce même poids avant 6 mois (Camara *et al* 1994). Il faut donc tenir compte de ce paramètre et minimiser les écarts observés (Bühlinger *et al* 1978).

Les animaux des races grasses possèdent, dès le stade foetal, un plus grand nombre de cellules précurseurs des adipocytes que les animaux de races maigres (J. Mourot, don-

nées non publiées), ce qui peut expliquer en partie le futur développement plus important de la masse adipeuse. Très rapidement des différences dans le potentiel de synthèse lipidique vont apparaître. Le maximum de synthèse se situerait autour de 20 kg de poids vif chez les porcs Meishan contre 40 à 60 kg chez les porcs Large White (Mourot *et al* 1996). A ce stade de 20 kg, le facteur âge physiologique n'intervient pas, les porcs ayant encore la même vitesse de croissance. Il apparaît également que le niveau basal de l'activité de l'enzyme malique est supérieur chez le porc chinois par rapport au porc Large White.

Globalement, les animaux de races grasses semblent être plus précoces en ce qui concerne la mise en place et le développement de leurs tissus adipeux. Puis la capacité de synthèse des lipides semble diminuer, tout en restant supérieure à celle des porcs maigres.

## 2.4 / Effets de facteurs d'élevage

Les facteurs d'élevage ayant une influence sur la synthèse des lipides ont fait l'objet de nombreux travaux.

L'introduction de matières grasses à taux croissant dans des régimes isoénergétiques chez des porcs en croissance-finition entraîne une diminution du potentiel d'activité lipogénique dans les tissus adipeux visibles (Allee *et al* 1971 et 1972). Cependant, chez le porc jeune, ces mêmes régimes n'ont pas d'effet sur la synthèse des lipides (Mersmann *et al* 1976).

Une restriction énergétique sévère entraîne une diminution de la lipogenèse (Lee *et al* 1973).

La nature des acides gras peut aussi influencer la synthèse lipidique. L'augmentation de l'insaturation des acides gras alimentaires peut entraîner une augmentation des activités des enzymes de la lipogenèse, que ce soit chez le porc jeune ou à 100 kg de poids vif (Mourot *et al* 1994, Freire *et al* 1998, Kouba et Mourot 1998) ou bien ne pas avoir d'effet (Allee *et al* 1972). La différence dans la teneur en lipides des régimes utilisés dans ces études (4 % contre 10 %) peut expliquer ces résultats contradictoires. Tous les résultats obtenus chez le porc s'opposent à ceux observés chez la souris (Sabine *et al* 1969) et chez l'oiseau (O'Hea et Leveille 1969b), montrant une inhibition de la synthèse lipidique en relation avec l'insaturation des acides gras du régime. La localisation différente du lieu de synthèse (foie chez ces espèces contre tissus adipeux chez le porc) met en évidence un effet d'espèce et peut expliquer ces différences.

La castration augmente les activités de synthèse lipidique (Mersman 1984), mais cette augmentation n'est plus apparente lorsque le niveau alimentaire est ajusté en fonction du poids métabolique des animaux (Mourot *et al* 1995).

Les facteurs environnementaux, comme la température ambiante, affectent le métabolisme lipidique. La lipogenèse est plus élevée à 12 °C qu'à 28 °C (Lefaucheur *et al* 1991, Kouba *et al* 1999), ainsi le potentiel d'activité lipogénique des tissus adipeux sous-cutanés varierait inver-

sement avec les variations de la température ambiante (Rinaldo et Le Dividich 1991).

D'autres facteurs d'élevage interviennent également, montrant l'importance des conditions d'élevage sur la synthèse des lipides, le développement futur des tissus adipeux et les conséquences sur les qualités organoleptiques et technologiques de la viande (Lebret et Mourot 1998).

### 3 / Synthèse des lipides dans le tissu adipeux intramusculaire

Les travaux sur la lipogenèse intramusculaire sont beaucoup moins nombreux que ceux sur les tissus adipeux visibles. Cela vient du fait que l'adiposité de la carcasse sert de base à la commercialisation alors que la qualité organoleptique de la viande n'a aucune incidence financière : c'est un facteur pris en compte depuis peu de temps. Les recherches antérieures ont donc porté essentiellement sur la maîtrise du développement des tissus adipeux externes. De plus, d'un point de vue méthodologique, il est difficile d'isoler les adipocytes intramusculaires.

Pendant longtemps, il a été admis que les lipides (hormis ceux constitutifs des membranes cellulaires) étaient stockés sous la forme de gouttelettes lipidiques déposées dans le

muscle. C'est effectivement ce qui se passe à la naissance, mais très vite les lipides vont être inclus dans des adipocytes. Dans un premier stade, ces adipocytes sont non matures et ils renferment une multitude de très petites gouttelettes lipidiques (ils sont dits pluriloculaires), puis ils deviennent matures et la goutte devient unique (uniloculaire). En fonction des muscles et des races, la "maturité" est différente (Hauser et al 1997). Les adipocytes intramusculaires des animaux les plus maigres sont matures plus tôt dans la vie de l'animal que ceux des races plus grasses. Les adipocytes vont s'organiser ensuite en un véritable tissu adipeux. On retrouve des adipocytes groupés le long des faisceaux de fibres et quelques adipocytes isolés (10 à 15 %) le long des fibres (Chora et al 1995).

Comme pour les tissus adipeux visibles, le métabolisme du tissu adipeux intramusculaire est influencé par différents facteurs.

#### 3.1 / Effet de la localisation

La comparaison des activités lipogéniques entre un muscle du jambon, le *Semimembranosus* et un autre de l'épaule, le *Supraspinatus*, met en évidence des différences dans les potentiels de synthèse (tableau 1). Il existe donc des variations en fonction de la localisation anatomique des muscles comme pour les tissus adipeux externes (Mourot et Kouba 1999).

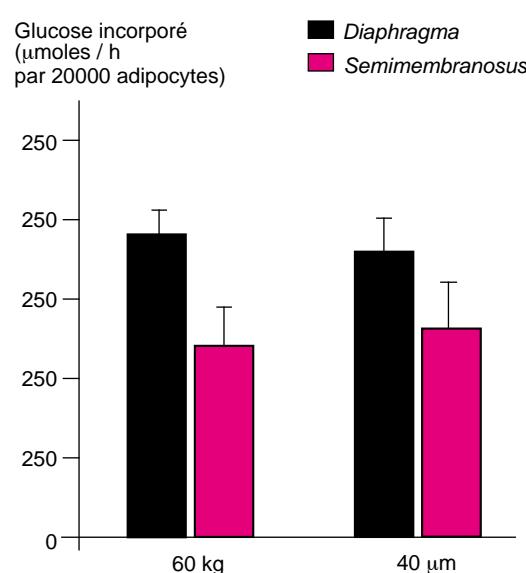
Des études du laboratoire réalisées sur des adipocytes isolés du muscle confirment ces capacités de synthèse différentes. Au même stade de poids, les adipocytes isolés du muscle *Diaphragma* incorporent davantage de glucose que ceux isolés du muscle *Semimembranosus* (figure 3). Les adipocytes du muscle *Diaphragma* présentant un diamètre plus élevé que ceux du muscle *Semimembranosus*, ces différences d'incorporation glucidique pourraient être en relation avec la taille adipocytaire. Or la comparaison en fonction de la taille des adipocytes ne confirme pas cette hypothèse car, à taille équivalente, l'incorporation est là aussi supérieure dans le muscle *Diaphragma* (figure 3). La capacité de synthèse des lipides est donc différente selon les muscles.

Globalement, il existe une relation entre la quantité de lipides contenus au niveau musculaire et la capacité des synthèse des acides gras dans le muscle.

#### 3.2 / Evolution des activités enzymatiques au cours de la croissance

Dans le muscle, contrairement aux tissus adipeux visibles, les activités lipogéniques ne présentent pas de maximum au cours des

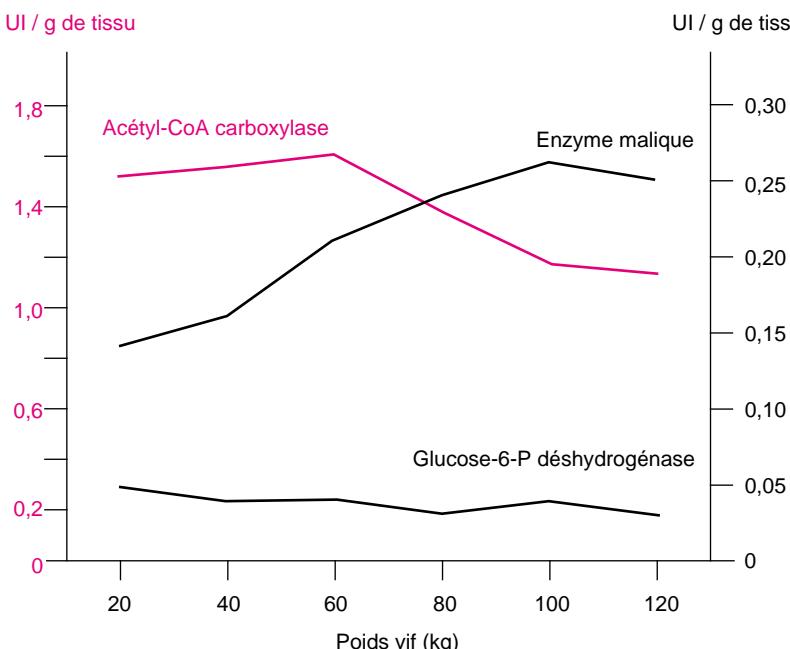
**Figure 3.** Comparaison de l'incorporation de glucose entre deux muscles au stade de 60 kg de poids vif ou à une taille adipocytaire identique (40 µm).



**Tableau 1.** Effet de la localisation du muscle sur le potentiel de synthèse des enzymes lipogéniques (expression en UI par g de tissu) et sur la teneur en lipides (en %) chez le porc Large White de 100 kg (d'après Mourot et Kouba 1999).

	<i>Semimembranosus</i>	<i>Supraspinatus</i>	Effet
Acétyl-CoA carboxylase	1,18 ± 0,15	1,49 ± 0,12	P < 0,05
Enzyme malique	0,24 ± 0,08	0,29 ± 0,05	ns
Glucose-6-P déshydrogénase	0,04 ± 0,01	0,04 ± 0,01	ns
Lipides totaux	2,36 ± 0,13	2,96 ± 0,22	P < 0,05

**Figure 4.** Evolution des activités des enzymes lipogéniques au cours de la croissance dans le muscle Semimembranosus chez le porc Large White.



périodes de croissance couramment étudiées, entre le sevrage et 120 kg de poids vif. Elles augmentent entre les poids vifs de 20 et 60 kg puis varient peu par la suite (figure 4), mais globalement elles restent très faibles par rapport aux activités mesurées dans les tissus adipeux visibles (de 5 à 30 fois moins selon la localisation tissulaire pour l'acétyl-CoA carboxylase).

L'activité de la glucose-6-P déshydrogénase est très faible dans le muscle et ne varie pas au cours de la croissance. La fourniture du NADPH est alors essentiellement assurée par l'enzyme malique qui est localisée dans le tissu adipeux intramusculaire et très peu dans les fibres musculaires : plus de 80 % de l'activité est retrouvée dans les adipocytes (Mourot et Kouba 1999). Cette valeur est vraisemblablement sous-estimée du fait que la totalité des adipocytes ne peut pas être isolée des fibres musculaires.

### 3.3 / Effet de la race

Le potentiel de synthèse lipogénique et l'incorporation de glucose dans les adipocytes isolés sont plus élevés chez les animaux des races grasses comme la race chinoise Meishan comparés aux animaux plus maigres comme les Piétrain ou les Large White. Les différences portent principalement sur les activités de l'enzyme malique qui, à localisation identique, sont trois fois plus élevées chez les porcs gras. Pour l'acétyl-CoA carboxylase et la glucose-6-P déshydrogénase, les écarts sont de 30 à 60 % (Mourot et Kouba 1999). Ces écarts existent dès les stades jeunes (avant un mois d'âge) alors que bien souvent la lipogénèse intramusculaire est encore peu fonctionnelle (J. Mourot, données non publiées).

Le porc de race Duroc est un peu particulier avec un tissu adipeux intramusculaire qui est en partie visible et qui peut être comparé au "persillé" observé chez les bovins. Le développement de ce tissu adipeux serait beaucoup plus tardif que celui des races plus maigres. Après 16 semaines d'âge, il serait caractérisé par une augmentation importante à la fois de la taille et du nombre de cellules, ce phénomène d'hyperplasie semblant se prolonger au-delà de 24 semaines (Lee et Kauffman 1974).

Il semblerait donc que les animaux à forte adiposité possèdent naturellement une capacité de synthèse des lipides intramusculaires plus élevée que les génotypes plus maigres : ce n'est donc pas seulement la différence d'âge observée entre ces animaux, à un stade de poids donné, qui justifie les écarts de teneurs en lipides intramusculaires, mais bien un potentiel lipogénique différent.

### 3.4 / Relation entre la teneur en lipides totaux et l'activité de l'enzyme malique

Des recherches de marqueurs de l'adiposité de la carcasse ont permis de montrer qu'il existait une relation entre le système majeur d'histocompatibilité (système SLA) et l'adiposité globale de la carcasse. Des corrélations ont également été mises en évidence entre la lipogénèse intramusculaire (activité de l'enzyme malique) ou celle des tissus adipeux externes (activités de l'acétyl CoA carboxylase et de l'enzyme malique) et l'adiposité de la carcasse et le système SLA (Renard *et al* 1992). Il existe également une relation entre la teneur en lipides totaux intramusculaires et l'activité de l'enzyme malique du muscle : le coefficient de corrélation varie de 0,6 à 0,8 selon les races de porcs et la localisation des muscles (Mourot et Kouba 1999). Ainsi plus l'activité de l'enzyme malique est importante, plus la teneur en lipides totaux du muscle est élevée. Cette corrélation ne semble pas exister pour les activités des autres enzymes lipogéniques. On pourrait donc envisager de stimuler les promoteurs du gène de l'enzyme malique intramusculaire pour augmenter la teneur en lipides de la viande dans le but d'en améliorer les qualités organoleptiques. Le porc chinois Meishan qui possède une activité basale de l'enzyme malique plus élevée que les génotypes maigres peut être un bon modèle d'étude (Bidanel *et al* 1998).

## Conclusion

Les études récentes de la lipogénèse sur adipocytes isolés ont permis de confirmer en grande partie ce qui avait été observé à partir de mesures de potentiel de synthèse sur homogénats tissulaires. Elles ont également montré que les adipocytes étaient différents entre eux. Ils ont une capacité d'incorporation du glucose, et par conséquent de synthèse des acides gras qui dépend de leur localisation. On ne peut donc plus parler du tissu adipeux mais des tissus adipeux.

Les études sur la lipogenèse et le métabolisme lipidique permettront d'améliorer les qualités organoleptiques de la viande : selon les souhaits des consommateurs, il est nécessaire de doubler la teneur actuelle en lipides intramusculaires. Au moins deux voies sont envisageables comme la stimulation de la synthèse lipidique et/ou l'augmentation du nombre d'adipocytes.

Les adipocytes intramusculaires sont capables de synthétiser des acides gras et, à taille équivalente, leur capacité de synthèse est supérieure à celle des adipocytes des tissus adipeux externes. La teneur en lipides totaux de la viande pourrait donc être augmentée en stimulant la synthèse lipidique, mais les facteurs d'élevage susceptibles d'induire cette augmentation ne sont pas encore connus actuellement.

Le nombre d'adipocytes apparaît également

comme un facteur limitant. Il faut alors envisager une augmentation de leur nombre. Il est donc nécessaire de connaître les mécanismes et les facteurs qui contrôlent la prolifération adipocytaire dans le muscle afin de la stimuler, en veillant toutefois à ne pas augmenter celle des tissus externes. Un accroissement global de l'adiposité irait, en effet, à l'encontre des travaux développés depuis 40 ans sur la sélection des animaux.

En conclusion, la maîtrise de la qualité des tissus, souhaitée par le transformateur et le consommateur, ne peut plus être conduite comme autrefois avec une simple approche des qualités technologiques ou nutritionnelles. Elle doit intégrer dans son ensemble l'effet des facteurs d'élevage sur la mise en place et le développement des tissus adipeux visibles et intramusculaires et les conséquences sur les quantités et qualités des lipides déposés.

## Références

- Allee G.L., Baker D.H., Leveille G.A., 1971. Influence of level of dietary fat on adipose tissue lipogenesis and enzymatic activity in the pig. *J. Anim. Sci.*, 33, 1248-1254.
- Allee G.L., Romsos D.R., Leveille G.A., Baker D.H., 1972. Lipogenesis and enzymatic activity in pig adipose tissue as influenced by source of dietary fat. *J. Anim. Sci.*, 35, 41-47.
- Anderson D.B., Kauffman R.G., 1973. Cellular and enzymatic changes in porcine adipose tissue during growth. *J. Lipid Res.*, 14, 160-168.
- Anderson D.B., Kauffman R.G., Kastensschmidt L.L., 1972. Lipogenic enzyme activities and cellularity of porcine adipose tissue from various anatomical locations. *J. Lipid Res.*, 13, 593-599.
- Bidanel J.P., Milan D., Chevalet C., Woloszyn N., Bourgeois F., Caritez J.C., Gruand J., Le Roy P., Bonneau M., Lefaucheur L., Mourot J., Prunier A., Désautels C., Mormède P., Renard C., Vaiman M., Robic A., Gellin J., Ollivier L., 1998. Détection de locus à effets quantitatifs dans le croisement entre les races porcines Large White et Meishan. Dispositif expérimental et premiers résultats. *Journées Rech. Porcine France*, 30, 117-126.
- Bühlinger C.A., Wangness P.J., Martin R.J., Ziegler J.H., 1978. Body composition, in vitro lipid metabolism and skeletal muscle characteristics in fast-growing, lean and in slow-growing, obese pigs at equal age and weight. *Growth*, 42, 225-236.
- Camara M., Mourot J., Cherot P., Mounier A., 1994. Evolution de la composition lipidique de la bardière en fonction de l'âge. Comparaison entre le porc Large White et le porc Meishan. *Journées Rech. Porcine France*, 26, 163-168.
- Chilliard Y., Ollier A., 1994. Alimentation lipidique et métabolisme du tissu adipeux chez les ruminants. Comparaison avec le porc et les rongeurs. *INRA Prod. Anim.*, 7, 293-308.
- Chora M.J., Mourot J., Couespel B., Ecolan P., 1995. Comparative study of the intramuscular adipocytes between growing Large White and Meishan pigs. In : H.K. Ender (ed), 2nd Dummerstorfer muscle workshop on muscle growth and meat quality. Rostock (D), 17-19 May, 160.
- Di Girolamo M., Mendlinger S., Fertig J.W., 1971. A simple method to determine fat cell size and number in four mammalian species. *Am. J. Physiol.*, 221, 850-858.
- Fenton J.P., Roehrig K.L., Mahan D.C., Corley J.R., 1985. Effect of swine weaning and age on body fat and lipogenic activity in liver and adipose tissue. *J. Anim. Sci.*, 60, 190-199.
- Fernandez X., Monin G., Talmant A., Mourot J., Lebret B., 1999. Influence of intramuscular fat on the quality of pig meat - 1 - Composition of the lipidic fraction and sensory characteristics of muscle longissimus lumborum. *Meat Sci.*, 53, 59-65.
- Freire J.P., Mourot J., Cunha L.F., Almeida J.A.A., Aumaitre A., 1998. Effect of the source of dietary fat on post-weaning lipogenesis in lean and fat genotypes of pigs. *Ann. Nutr. Metab.*, 42, 90-95.
- Hauser N., Mourot J., De Clercq L., Genart C., Remacle C., 1997. The cellularity of developing adipose tissues in Piétrain and Meishan Pigs. *Reprod. Nutr. Dev.*, 37, 617-626.
- Henry Y., 1977. Développement morphologique et métabolique du tissu adipeux chez le porc : influence de la sélection, de l'alimentation et du mode d'élevage. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 17, 923-952.
- Kouba M., Mourot J., 1998. Effect of a high linoleic acid diet on  $\Delta 9$ -desaturase activity, lipogenesis and lipid composition of pig subcutaneous adipose tissue. *Reprod. Nutr. Dev.*, 38, 31-37.
- Kouba M., Hermier D., Le Dividich J., 1999. Influence of a high ambient temperature on stearoyl-CoA-desaturase in the growing pig. *Comp. Biochem. Physiol.*, in press.
- Lebret B., Mourot J., 1998. Caractéristiques et qualité des tissus adipeux chez le porc. Facteurs de variation non génétiques. *INRA Prod. Anim.*, 11, 131-143.
- Lee Y.B., Kauffman R.G., 1974. Cellularity and lipogenic enzyme activities of porcine intramuscular adipose tissue. *J. Anim. Sci.*, 38, 532-537.
- Lee Y.B., Kauffman R.G., Grummer R.H., 1973. Effect of early nutrition on the development of adipose tissue in the pig 1. Age constat basis. *J. Anim. Sci.*, 37, 1312-1318.

- Lefaucheur L., Le Dividich J., Mourot J., Monin G., Ecolan P., Krauss D., 1991. Influence of environmental temperature on growth, muscle and adipose tissue metabolism, and meat quality in swine. *J. Anim. Sci.*, 69, 2844-2854.
- Mersmann H.J., 1984. Effect of sex on lipogenic activity in swine adipose tissue. *J. Anim. Sci.*, 58, 600-604.
- Mersmann H.J., Allen C.D., Steffen D.G., Brown L.G., Danielson D.M., 1976. Effect of age, weaning and diet on swine adipose tissue and liver lipogenesis. *J. Anim. Sci.*, 43, 140-150.
- Mourot J., Kouba M., 1999 Development of intramuscular adipose tissue and effects on meat quality in growing Large White and Meishan pigs. *Reprod Nutr. Dev.*, 39, 125-132
- Mourot J., Peiniau P., Mounier A., 1994. Effets de l'acide linoléique alimentaire sur l'activité des enzymes de la lipogenèse dans les tissus adipeux chez le porc. *Reprod. Nutr. Dev.*, 34, 213-220.
- Mourot J., Kouba M., Peiniau P., 1995. Comparative study of in vitro lipogenesis in various adipose tissues in the growing pig (*Sus domesticus*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 111B, 379-384.
- Mourot J., Kouba M., Bonneau M., 1996. Comparative study of in vitro lipogenesis in various adipose tissues in the growing Meishan pig. Comparison with the Large White pig. *Comp. Biochem. Physiol.*, 115, 383-388.
- O'Hea E.K., Leveille G.A., 1969a. Significance of adipose tissue and liver as sites of fatty acid synthesis in the pig and the efficiency of utilization of various substrates for lipogenesis. *J. Nutr.*, 99, 338-344.
- O'Hea E.K., Leveille G.A., 1969b. Lipid biosynthesis and transport in the domestic chick (*Gallus domesticus*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 30, 149-159.
- Renard C., Mourot J., Götz K., Caritez J.C., Bidanel J.P., Vaiman M., 1992. Analyse des liaisons génétiques entre les marqueurs SLA et les caractères de croissance et d'adiposité chez le porc. *Journées Rech. Porcine France*, 24, 9-17.
- Rinaldo D., Le Dividich J., 1991. Effects of warm exposure on adipose tissue and muscle metabolism in growing pigs. *Comp. Biochem. Physiol.*, 100A, 995-1002.
- Sabine J.R., Mc Grath H., Abraham S., 1969. Dietary fat and the inhibition of hepatic lipogenesis in the mouse. *J. Nutr.*, 98, 312-317.
- Scott R.A., Cornelius S.G., Mersmann H.J., 1981. Effects of age on lipogenesis and lipolysis in lean and obese swine. *J. Anim. Sci.*, 52, 505-511.
- Touraille C., Monin G., Legault C., 1989 Eating quality of meat from european x chinese pigs. *Meat Sci.*, 25, 177-186.

## Abstract

### *Variation of lipogenesis in pig adipocytes and adipose tissues.*

In the past, the pig was considered as a fat supplier. In the 1950s, consumers examined this fatness critically. Genetic selection and rearing conditions have greatly improved body composition towards a higher lean meat content and a lower fat deposition. Lipogenesis has been studied in order to explain the growth and the development of adipose tissues. Most of these studies which were carried out a long time ago and which concerned the external adipose tissues, need to be actualised. Now, pig adiposity is below twenty percent, but in 1960, it was over forty percent.

Recent experiments have investigated the development of intramuscular adipose tissue in relation with organoleptic meat qualities. Adipocytes from intramus-

cular adipose tissue are located along muscle fibres. Lipid synthesis of adipocytes from intramuscular adipose tissue is higher than that of adipocytes from external adipose tissue. The stimulation of lipogenesis can be envisaged in order to increase intramuscular lipid content, but the limiting factor will probably be the number of adipocytes. It will therefore be necessary to stimulate adipocyte proliferation and to gain a better knowledge of the mechanisms that control their proliferation. These investigations will also concern other animals whose meat presents a low lipid content, such as poultry and rabbits.

MOUROT J., KOUBA M., SALVATORI G., 1999. Facteurs de variation de la lipogenèse dans les adipocytes et les tissus adipeux chez le porc. *INRA Prod. Anim.*, 12, 311-318.