

Mise en place des caractéristiques du muscle chez le lapin et incidence sur la qualité de la viande

La filière cunicole française est confrontée depuis plusieurs années à une désaffection croissante des consommateurs à l'égard de la viande de lapin. La relance de la consommation est envisagée à la fois par un effort important de réduction des coûts de production, mais aussi par l'amélioration des qualités de service et des qualités organoleptiques des produits proposés. Les caractéristiques biologiques des muscles au moment de l'abattage conditionnent en partie les caractéristiques qualitatives des viandes. De ce fait, une meilleure connaissance des caractéristiques musculaires, de leur mise en place et de leurs facteurs de variation peut aider à proposer de nouveaux schémas de production visant à l'élaboration de produits susceptibles de mieux satisfaire les consommateurs.

Résumé

La maîtrise de la qualité intrinsèque des muscles constitue aujourd'hui un enjeu pour le maintien de la consommation de viande de lapin en France. L'objet de cet article est de présenter les mécanismes de mise en place, d'évolution, et les facteurs de variation des principales caractéristiques musculaires du lapin.

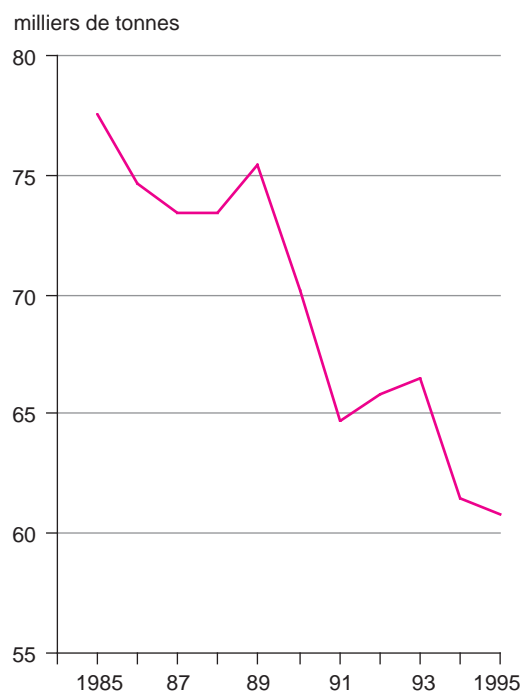
Le lapereau présente un faible degré de maturité musculaire à la naissance. La période postnatale est caractérisée par une augmentation de la taille des fibres, ce qui permet un accroissement de la masse musculaire. Dans le même temps, les caractéristiques qualitatives des fibres musculaires se modifient. Les caractéristiques contractiles présentent ainsi une importante plasticité jusqu'à la fin de la période d'allaitement (1 mois). Les caractéristiques métaboliques se différencient au cours de cette période d'allaitement puis évoluent jusqu'à un état adulte atteint à 2 mois d'âge.

La période postnatale se caractérise également par une augmentation de la teneur en lipides du muscle, liée à la mise en réserve de triglycérides dans les adipocytes qui sont groupés le long des faisceaux de fibres. La mise en place de ces adipocytes intramusculaires a lieu au cours de la période d'allaitement, puis leur nombre et leur taille augmentent avec l'âge de l'animal, au moins jusqu'à 5 mois.

Les caractéristiques musculaires relèvent pour partie d'un déterminisme génétique mais peuvent être également modifiées par des facteurs d'élevage. Cependant, seules des manipulations précoces (*in utero* et allaitement) permettraient de contrôler à la fois les caractéristiques qualitatives des fibres musculaires et celles des lipides intramusculaires.

La viande de lapin possède des avantages nutritionnels indiscutables par rapport aux viandes de bœuf ou de porc. Elle se caractérise en effet par un rapport protéines/énergie élevé, des lipides peu abondants mais riches en acides gras essentiels, et un faible taux de cholestérol. Cependant, placé dans un contexte fortement concurrentiel, le lapin ne représente que le sixième achat carné des ménages français. La consommation de viande de lapin en France ne cesse d'ailleurs de diminuer : 3,6 kg/an/habitant en 1985 et seulement 2,6 kg/an/habitant en 1996 (figure 1). Pour relancer la consommation, des efforts importants ont été réalisés pour diminuer les coûts, en particulier grâce au développement d'une production rationnelle intensive et à la diminution de la production fermière. Pour promouvoir le lapin, les organisations interprofessionnelles cherchent également à diversifier l'offre en développant des productions alternatives (labels ou biologiques) et surtout en multipliant les présentations sous forme de morceaux prêts à rôtir, plus aisés à préparer (découpe de râble, cuisse, brochettes, ...). L'élaboration de ces nouveaux produits conduit à une demande

Figure 1. Quantités de viande de lapin achetées par les ménages français. Ces chiffres ne prennent pas en compte les achats des collectivités (source : Panel SECODIP).



pour des lapins plus lourds ou plus âgés à l'abattage, tandis que parallèlement, l'amélioration permanente des performances de production, consécutive aux progrès génétiques et à l'optimisation de l'alimentation, aboutit à abattre les lapins standards de plus en plus jeunes. La diversification des modes de présentation et des types de produits fait ainsi émerger de nouvelles exigences qualitatives. De ce fait, les efforts de recherches déployés au cours de ces vingt dernières années (Ouhayoun 1989 pour revue) pour assurer la sécurité des consommateurs par rapport à la présence d'agents pathogènes ou substances toxiques, et pour garantir l'homogénéité des carcasses, ne suffisent plus aujourd'hui à la

Tableau 1. Caractéristiques des fibres musculaires chez le lapin. Les signes + schématisent les quantités relatives d'enzymes et de métabolites présents dans les quatre types de fibres. Les différences d'intensité de coloration obtenues par révélation histochimique de l'activité ATPasique myofibrillaire (préincubation acide à pH 4,6, méthode de Matoba et Gollnick) sont cotées de 1 : claire à 4 : très foncée. D'après les résultats de Wakata et al (1990) et Hämäläinen et Pette (1993).

	Type de fibre			
	I	IIA	IIX	IIB
Aire de section	+	++	+++	++++
Vitesse de contraction	lente	rapide	rapide	rapide
Type de myosine	I	IIa	IIx	IIb
Intensité de coloration	4	1	2	3
Activité oxydative aérobie	++++	+++	++	+
Activité glycolytique	+	++	+++	++++
Glycogène	+	++	?	+++
Lipides	+++	++	?	+

maîtrise de la qualité de la viande de lapin. La prise en compte des qualités intrinsèques des muscles et de leurs facteurs de variation semble en revanche devoir être un objectif de recherche prioritaire. L'objet de cet article est tout d'abord de faire le point des travaux récents réalisés sur les caractéristiques musculaires chez le lapin. Nous examinerons ensuite les différentes possibilités de contrôle de ces caractéristiques au stade final d'abattage. Dans une dernière partie, nous évoquerons les liaisons démontrées ou supposées entre les caractéristiques musculaires et la qualité de la viande de lapin.

1 / Composition biochimique et tissulaire du muscle au stade de l'abattage

En France, la recherche d'un rendement à l'abattage élevé, d'un rapport muscle/os satisfaisant et d'une adiposité limitée a conduit à recommander un abattage des lapins à 55 % de leur poids adulte, soit un poids moyen de 2,3 kg pour la race néo-zélandais blanc, atteint à l'âge de 10 à 11 semaines (Ouhayoun 1989). A ce stade, l'ensemble des muscles squelettiques représente près de 70 % du poids de la carcasse. Ces muscles se caractérisent sur le plan biochimique par une forte teneur en eau (70 à 74 %) et en protéines (20 à 23 %, Ouhayoun 1992), dont 60 % sont des protéines myofibrillaires, 29 % sont des protéines sarcoplasmiques et 11 % appartiennent au tissu conjonctif (collagène principalement). Les muscles renferment également des lipides présents à hauteur de 0,8 à 5,0 % du poids frais (Alasnier et al 1996, Gondret et al 1998a).

Sur le plan tissulaire, le muscle strié squelettique est composé principalement de fibres musculaires pouvant se contracter sous l'impulsion d'un motoneurone. La contraction ne devient efficace que grâce au tissu conjonctif qui organise les fibres musculaires en faisceaux et empaquette les éléments vasculo-nerveux. Des amas d'adipocytes, localisés dans la trame conjonctive du muscle, forment le tissu adipeux intramusculaire.

1.1 / Caractéristiques des fibres musculaires

A l'intérieur d'un muscle donné, les fibres diffèrent par leurs caractéristiques morphologiques, physiologiques et biochimiques (tableau 1). Chez le lapin (Hämäläinen et Pette 1993), il existe ainsi deux grandes catégories de fibres musculaires sur le plan de la vitesse de contraction : les unes à contraction lente (fibres de type I) et les autres à contraction rapide (fibres de type IIA, IIX et IIB). L'énergie nécessaire à la contraction des fibres musculaires provient de l'hydrolyse de l'ATP en ADP par l'ATPase myofibrillaire. Les propriétés contractiles des fibres musculaires dépendent du type d'ATPase portée par la

myosine (Guth et Samaha 1972), principale protéine constitutive des myofibrilles. La molécule de myosine est constituée de deux chaînes lourdes polymorphes (200 kDa) porteuses de l'activité ATPasique, auxquelles sont associées quatre chaînes légères (16 à 30 kDa). La vitesse de contraction des fibres musculaires est ainsi directement liée (Reiser *et al* 1985 chez le lapin, Galler *et al* 1994 chez le rat) à leur composition spécifique en isoformes des chaînes lourdes de myosine lente (type I) et rapides (types IIa, IIx ou IIb). Chez le jeune lapereau, les fibres immatures expriment également des isoformes de chaînes lourdes de myosine dites développementales (embryonnaire et périnatale, Janmot et d'Albis 1994), dont la vitesse de contraction est vraisemblablement intermédiaire entre celle du type I et celle des types II. La proportion relative de ces différentes isoformes peut ainsi être utilisée comme marqueur des caractéristiques contractiles des muscles et de leur plasticité.

Pour assurer leur fonctionnement, les fibres musculaires sont dotées d'un équipement enzymatique permettant de régénérer l'ATP hydrolysé lors de la contraction musculaire. La synthèse d'ATP est assurée par le catabolisme de substrats énergétiques tels que le glucose, le glycogène (qui est sa forme de réserve) ou les lipides. Le stock d'ATP peut être reconstitué par voie anaérobie (glycolytique) et/ou aérobie (oxydative). La mesure des activités de certaines enzymes impliquées dans l'une ou l'autre de ces deux voies permet d'apprécier leur importance respective (tableau 1) et de distinguer ainsi les fibres à métabolisme glycolytique, oxydo-glycolytique ou oxydatif. Notons que chez le lapin, la correspondance entre type contractile et type métabolique n'est pas exacte, certaines fibres IIB étant aussi oxydatives que les fibres IIA, tandis que certaines fibres IIA ont des activités oxydatives aussi basses que la majorité des fibres IIB (Reichmann et Pette 1982).

1.2 / Caractéristiques des lipides intramusculaires

Les lipides intramusculaires se subdivisent en lipides de structure (phospholipides, cholestérol), constituants des membranes des fibres musculaires et des organites cellulaires, et en lipides de réserve (essentiellement triglycérides), source d'énergie mobilisable par le muscle. Les phospholipides sont présents dans le muscle du lapin en quantité assez peu variable, leur teneur oscillant entre 0,5 à 1,0 g pour 100 g de muscle frais, comme chez la plupart des espèces élevées pour la production de viande (Gandemer 1990). A l'inverse, la teneur en triglycérides varie largement en fonction du muscle considéré, représentant entre 0,5 et 3,8 g pour 100 g de muscle frais (Alasnier *et al* 1996, Gondret *et al* 1998a). Au sein du muscle, les lipides de réserve (triglycérides) sont contenus soit dans de fines gouttelettes présentes dans le cytoplasme des

fibres musculaires, soit dans les adipocytes intramusculaires. Les triglycérides stockés à l'intérieur du cytoplasme des fibres musculaires ne représentent que 5 à 20 % des triglycérides totaux du muscle chez le lapin à l'âge commercial d'abattage (Gondret *et al* 1998a), le stockage des triglycérides s'effectuant préférentiellement dans les adipocytes intramusculaires. Certains de ces adipocytes peuvent être isolés entre les fibres (10 % de la population), mais la plupart se regroupent en amas disposés le long des faisceaux de fibres musculaires (Gondret *et al* 1998a).

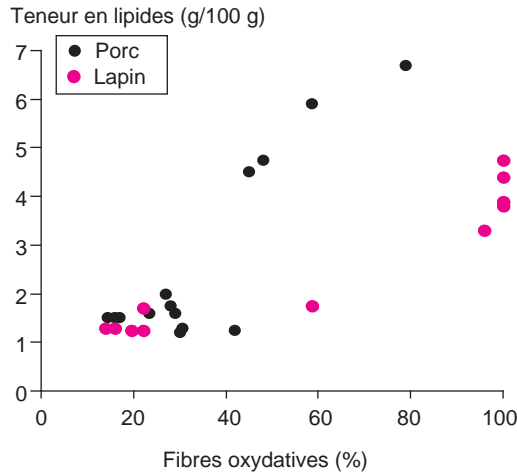
1.3 / Variabilité de la composition des muscles

Dans la plupart des cas, les muscles sont constitués d'un mélange des différents types de fibres dans des proportions qui varient selon leur fonction (posture, propulsion, respiratoire ou autre) et leur localisation anatomique. Les plus oxydatifs sont situés à l'avant de la carcasse, les moins oxydatifs sont ceux de la cuisse et du râble (Delmas et Ouhayoun 1990). Certains muscles comportent principalement un type de fibres. C'est le cas du *psaos major*, muscle du tronc composé quasi-exclusivement de fibres rapides glycolytiques de type IIX (Hämäläinen et Pette 1993), ou du *semi-membranosus proprius*, muscle de la cuisse, composé uniquement de fibres lentes oxydatives de type I (Renou *et al* 1986). Malgré leur faible importance quantitative, ces muscles pourraient être utilisés comme modèles afin de déterminer les relations entre la typologie musculaire et la qualité finale de la viande de lapin.

La quantité et la nature des lipides varient largement avec le muscle considéré, mais l'origine de cette variabilité est encore mal connue. La teneur en lipides est plus élevée dans les fibres à métabolisme oxydatif que dans les fibres à métabolisme glycolytique (tableau 1). Chez le lapin, cette différence résulte à la fois d'une plus forte teneur en phospholipides (les fibres oxydatives sont plus riches en mitochondries et en membranes intracellulaires), mais aussi en triglycérides cytoplasmiques (Wakata *et al* 1990). Cependant, la compilation de résultats portant sur un grand nombre de muscles chez le lapin comme chez le porc, montre que la variabilité intermusculaire de la teneur en lipides n'est pas strictement liée au pourcentage de fibres oxydatives des muscles (figure 2). Elle s'explique en fait principalement par des différences dans l'accumulation des adipocytes intramusculaires (Gondret *et al* 1998a). Les variations de teneur en lipides entre muscles résulteraient pour l'essentiel de différences dans le nombre d'adipocytes groupés, et assez peu de différences dans la taille de ces adipocytes (Gondret *et al* 1998a). De ce fait, pour pouvoir à terme contrôler la teneur en lipides du muscle, il est important de mieux connaître les facteurs *in vivo* qui agissent sur

Les teneurs en lipides des différents muscles ne sont pas strictement liées aux caractéristiques du métabolisme énergétique musculaire.

Figure 2. Relation entre le métabolisme du muscle et sa teneur en lipides totaux. D'après les données obtenues chez le lapin par Fiehn et Peter (1973), Gandemer (1990), Alasnier et al (1996) et Gondret et al (1998a), et chez le porc par Beecher et al (1965), Lefaucheur et al (1991 et 1992), Karlsson et al (1993), Essen-Gustavsson et al (1994) et Fernandez et al (1995).



la prolifération cellulaire et ceux qui déterminent les étapes ultérieures conduisant à l'adipocyte mature.

2 / Etablissement des caractéristiques finales des muscles

Les caractéristiques musculaires changent considérablement avec l'âge des animaux. La définition des périodes clés dans l'établissement des caractéristiques finales des muscles est une connaissance indispensable à toute tentative ultérieure de contrôle de la différenciation musculaire.

Tableau 2. Chronologie de la différenciation des caractéristiques des fibres musculaires chez quatre espèces de mammifères. Les valeurs sont exprimées en jours de vie fœtale (f) ou postnatale (p). Les valeurs moyennes, données à titre indicatif, ont été obtenues à partir des travaux de Gondret et al (1996) pour le lapin néo-zélandais blanc, de Lefaucheur et Vigneron (1986) et Lefaucheur et al (1995) pour le porc, de Finkelstein et al (1992) et Maier et al (1992) pour les ovins, et de Robelin et al (1991) et Picard et al (1994) pour le bovin.

	Lapin	Porc	Ovin	Bovin
Durée de la gestation (j)	31	114	147	270
Différenciation contractile				
Disparition de l'aspect myotubes	14 p	naissance	132 f	230 f
Disparition de la myosine périnatale	35 p	10 p	5 p	260 f
Distinction du type lent vs rapide	10 p	naissance	120 f	150 f
Différenciation métabolique				
Distinction du type glycolytique vs oxydatif	21 p	28 p	140 f	260 f

2.1 / Acquisition de la maturité contractile et métabolique

Des travaux récents ont permis de préciser la chronologie de la différenciation des fibres musculaires chez le lapin. Comme chez les autres mammifères (Lefaucheur 1989, Robelin 1990), le tissu musculaire du lapin se met en place durant la période fœtale et implique l'apparition de deux générations successives de cellules. A la naissance, ces deux populations de cellules sont clairement identifiables (Guth et Samaha 1972, Gondret et al 1996). La proportion d'isoforme périnatale représente alors 73 % à 93 % du total des isoformes exprimées (Gondret et al 1996, McKoy et al 1998), tandis que l'activité oxydative constitue la principale source d'énergie des cellules musculaires (Bacou et Vigneron 1976, Briand et al 1993).

Le nombre de fibres musculaires est généralement fixé à la naissance, bien qu'il puisse encore augmenter faiblement dans certains muscles (*soleus*, *ancone accessorius*) dans les 7 à 17 jours suivant la naissance (Nougues 1972). De ce fait, le développement postnatal des fibres musculaires se caractérise principalement par un accroissement de la taille des fibres musculaires permettant une augmentation du poids du muscle. Il est accompagné par le remplacement progressif des isoformes de myosine développementales par les isoformes adultes. Dans la plupart des muscles, les proportions relatives des différentes isoformes de la myosine varient au cours de la croissance postnatale pour se stabiliser à un niveau adulte vers 35 jours d'âge (fin de l'allaitement, Gondret et al 1996, McKoy et al 1998). Le développement contractile des fibres musculaires chez le lapin apparaît donc retardé par rapport à celui des autres mammifères domestiques (tableau 2). Parallèlement au développement contractile, le métabolisme énergétique des fibres musculaires se modifie. La différenciation métabolique des fibres musculaires oriente les muscles rapides, oxydatifs à la naissance, vers un profil glycolytique, et les muscles lents, oxydatifs à la naissance, vers un profil nettement oxydatif chez l'adulte. L'équilibre métabolique adulte s'installe selon des cinétiques propres à chaque muscle, mais il est généralement atteint au terme des 8 à 10 premières semaines de vie postnatale (Briand et al 1993).

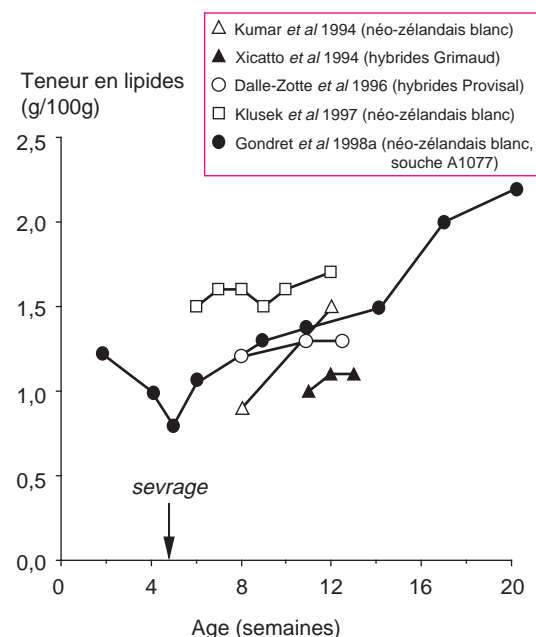
Nous avons peu fait état jusqu'à présent de la variabilité de la chronologie de la différenciation des fibres entre muscles. Ainsi, contrairement aux différents muscles du tronc ou de la partie postérieure de la carcasse qui ont été étudiés à ce jour, le muscle *longissimus lumborum* (principal constituant du râble) n'a pas encore atteint son phénotype contractile adulte à l'âge commercial d'abattage (Gondret et al 1996). La vitesse d'installation de l'équilibre du métabolisme énergétique y est également plus faible que dans les autres muscles de la carcasse (Dalle-Zotte et Ouhayoun 1995). Le retard présenté par le

muscle *longissimus lumborum* dans l'acquisition de son phénotype mature revêt ainsi un intérêt tout particulier si l'on souhaite évaluer les conséquences d'une diminution de l'âge des animaux à l'abattage (consécutive à l'amélioration des performances de croissance) sur les caractéristiques musculaires et la qualité finale de la viande de lapin.

2.2 / Accumulation des lipides intramusculaires

L'accumulation des lipides dans le muscle se fait tardivement au cours de la croissance. En effet, durant la période d'allaitement, les lipides intramusculaires sont stockés en faible quantité à l'intérieur des fibres musculaires, tandis que les adipocytes ne peuvent être clairement identifiés avant 15 à 20 jours d'âge (Gondret *et al* 1998a). Cette accumulation cytoplasmique de lipides résulterait principalement du dépôt des matières grasses du lait, puisque l'activité de synthèse *de novo* des acides gras est faible durant toute cette période (Gondret *et al* 1997a). Au cours de la croissance post-sevrage, la teneur en lipides intramusculaires s'accroît parallèlement à une diminution de la teneur en eau du muscle (Vigneron *et al* 1971). La teneur en lipides intramusculaires augmente tout d'abord faiblement entre 6 et 14 semaines d'âge (Dalle-Zotte *et al* 1996, Klusek *et al* 1997), puis plus fortement après 15 semaines (Gondret *et al* 1998a, figure 3). La variation post-sevrage de la teneur en lipides intramusculaires résulte essentiellement de l'augmentation du dépôt de triglycérides, la teneur en phospholipides membranaires restant à peu près constante

Figure 3. Evolution avec l'âge de la teneur en lipides du muscle *longissimus lumborum* chez le lapin. Les types génétiques correspondant aux données présentées sont indiqués entre parenthèses.



au cours de la croissance (Gondret *et al* 1998a). Ces variations de la quantité de triglycérides intramusculaires sont accompagnées de modifications de leur répartition cellulaire. Avec l'âge, l'animal stocke de moins en moins les triglycérides dans les fibres et de plus en plus dans les adipocytes intramusculaires : l'enrichissement en lipides du muscle s'accompagne ainsi d'un accroissement du nombre apparent et du diamètre moyen des adipocytes groupés le long des faisceaux de fibres musculaires (Gondret *et al* 1998a). Les adipocytes isolés entre les fibres musculaires participeraient peu à l'augmentation de la teneur en lipides du muscle. Une partie des lipides accumulés au cours de la croissance pourrait être d'origine endogène, puisque les variations avec l'âge de la teneur en lipides intramusculaires sont parallèles à celles des activités spécifiques des principales enzymes impliquées dans la synthèse *de novo* des acides gras (Gondret *et al* 1997a).

L'accumulation des lipides au sein du muscle se produit donc bien après le développement des tissus adipeux visibles. Une réduction de l'adiposité des carcasses (pour proposer un produit attractif, préservant la teneur en lipides intramusculaires favorable à une bonne qualité organoleptique de la viande), ne peut donc être envisagée que si l'on peut contrôler indépendamment le dépôt de lipides dans le muscle et dans les tissus adipeux visibles. Le développement de recherches plus fondamentales sur le métabolisme lipidique apparaît ainsi nécessaire à une meilleure compréhension des facteurs qui contrôlent l'accumulation des lipides dans les différents tissus de l'organisme.

2.3 / Périodes clés pour la manipulation des caractéristiques musculaires

Toute tentative d'intervention sur les caractéristiques musculaires doit tenir compte de leur chronologie de développement. Les études portant sur la mise en place des caractéristiques des muscles du lapin ont été réalisées, pour la plupart, avec des animaux de type néo-zélandais blanc sur une période s'étendant de 1972 à 1998. A partir de ces données, il est possible d'identifier les périodes-clés de l'évolution des caractéristiques musculaires pour cette race. L'ensemble des travaux sur la différenciation musculaire semble ainsi indiquer que le phénotype contractile adulte des fibres musculaires est fixé à la fin de la période d'allaitement (à l'exception du muscle *longissimus lumborum*). A l'inverse, l'équilibre des voies énergétiques du muscle et les caractéristiques des lipides intramusculaires s'installent bien plus lentement et évoluent au moins jusqu'à 2 et 5 mois d'âge, respectivement. De ce fait, la période fœtale et la période d'allaitement constituent des périodes privilégiées pour la manipulation, par des facteurs de milieu, des caractéristiques contractiles des fibres muscu-

En période post-natale, la taille des fibres s'accroît et leur différenciation se poursuit : jusqu'au sevrage pour les caractéristiques contractiles et jusqu'à l'âge de 2 mois pour les caractéristiques métaboliques.

laïres, mais aussi vraisemblablement de l'accumulation des lipides dans le muscle via une modification des étapes conduisant à la mise en place des adipocytes intramusculaires (figure 4). Au cours de la période d'engraissement, les facteurs d'élevage auront peu d'effets sur les caractéristiques contractiles des fibres musculaires, mais on peut en revanche s'attendre à ce qu'ils puissent modifier le métabolisme énergétique du muscle et surtout l'accumulation des lipides au sein de ce tissu.

3 / Possibilités de maîtrise des caractéristiques musculaires chez le lapin

Chez le lapin, les caractéristiques musculaires relèvent pour une part d'un déterminisme génétique, mais elles peuvent également être modifiées par des facteurs d'élevage. Ces facteurs exogènes ne pourront avoir une incidence notable que s'ils sont appliqués au cours des périodes clés précédemment décrites. Nous envisagerons donc successivement les effets de la génétique, des facteurs d'élevage durant le jeune âge et enfin des facteurs d'élevage au cours de la période d'engraissement.

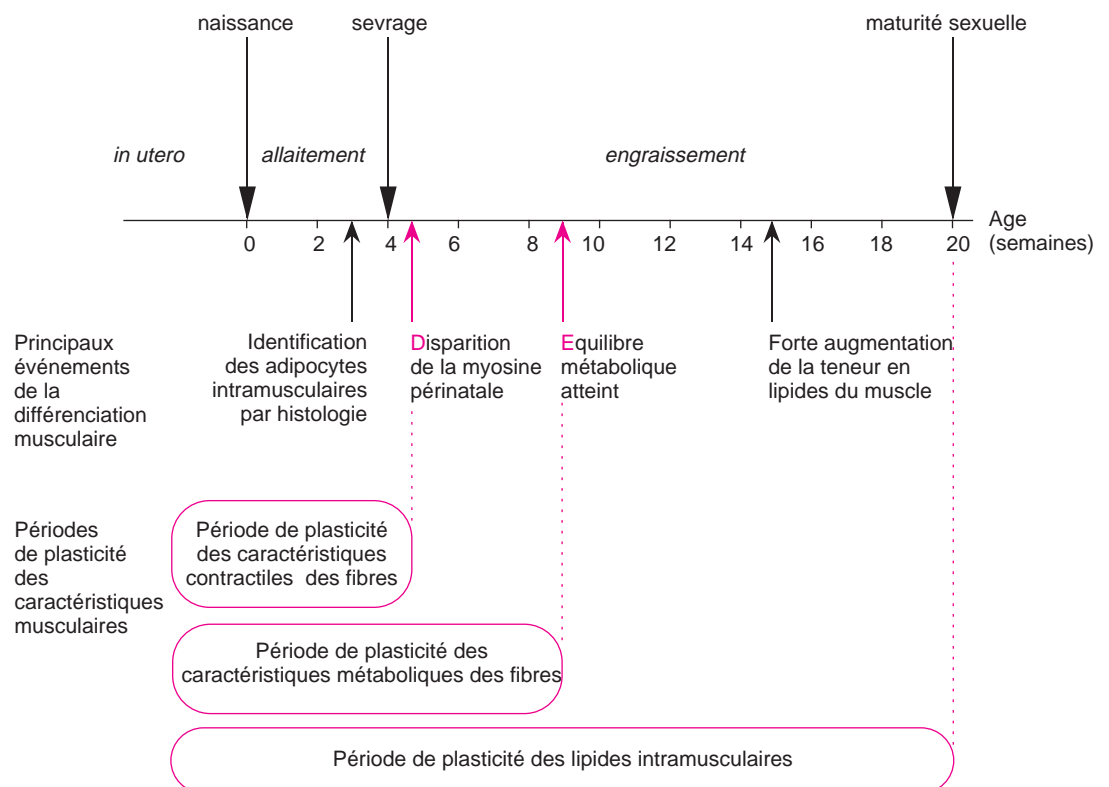
3.1 / Par la génétique

Les travaux réalisés jusqu'à présent dans le domaine de la sélection des lapins spécialisés dans la production de viande ont principalement visé à améliorer la vitesse de croissance. La sélection intra-souche sur ce caractère a ainsi permis d'accroître de 10 % le poids à âge fixe en l'espace de 6 générations (Blasco *et al* 1996), démontrant clairement l'effet potentiel de la génétique dans ce domaine. Cependant, l'existence d'un antagonisme génétique entre vitesse de croissance pondérale et pH ultime de la viande de lapin (Ouhayoun *et al* 1973) fait craindre une détérioration corrélative de la capacité de rétention d'eau de la viande.

Une sélection des lapins spécifiquement sur le développement du muscle *longissimus lumbarum* a également été envisagée afin de satisfaire l'extension du marché de la découpe de râble. Une sélection divergente sur la base de la surface d'une section de ce muscle, déterminée par tomographie aux rayons X, a été ainsi engagée sur plus de 1000 lapins âgés de 11 semaines (Szendrö *et al* 1996). Lors de la première génération, des différences d'environ 5 % ont été obtenues en faveur de la lignée haute.

Dans le même temps, les aspects plus qualitatifs de la production n'ont pas reçu la même attention. Or, les études conduites depuis de nombreuses années à l'INRA ont montré que la physiologie musculaire dépend en partie du

Figure 4. Périodes de plasticité des caractéristiques musculaires chez des lapins mâles de type néo-zélandais blanc. En théorie, ces périodes constituent des moments privilégiés pour la manipulation des caractéristiques musculaires par des facteurs du milieu.



type génétique des lapins. Les recherches se sont appuyées sur des modèles de format adulte très différent (souches naines, géantes) ou sélectionnés plus ou moins intensément (néo-zélandais blanc, lapin commun ou lapin de garenne). Selon les muscles, l'appartenance à une race influence significativement le nombre et/ou la taille des fibres musculaires, le métabolisme énergétique du muscle ainsi que la teneur en lipides du tissu musculaire (revue de Ouhayoun 1989). Il est également probable que les cinétiques d'évolution des caractéristiques musculaires varient en fonction du patrimoine génétique des animaux, l'équilibre métabolique des fibres musculaires étant par exemple plus rapidement atteint chez des lapins Petits Russes que chez des animaux de type néo-zélandais blanc (Ouhayoun et Dalle-Zotte 1993). Cependant, les informations disponibles sont encore très limitées. Intra-type génétique, toute tentative ultérieure de sélection devra s'appuyer sur une détermination préalable des paramètres génétiques des différents caractères. Tout reste à faire dans ce domaine où les connaissances sont quasi-inexistantes chez le lapin.

3.2 / Par l'alimentation

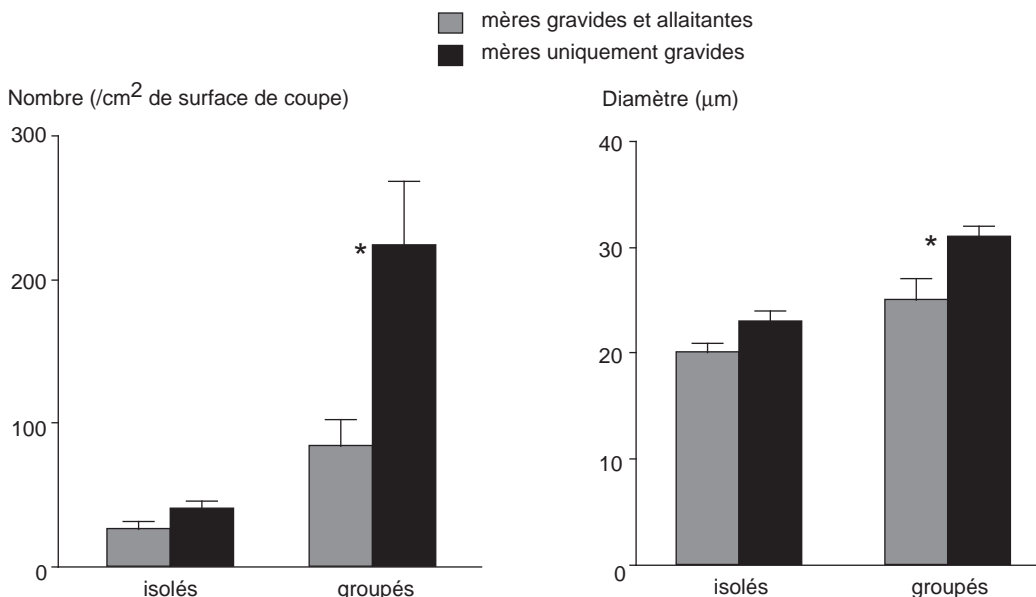
a / Nutrition *in utero*

Durant la période fœtale, le potentiel de croissance et la différenciation musculaire sont influencés par l'espace utérin et par la capacité maternelle à fournir les nutriments. Une déficience en l'une ou l'autre de ces composantes peut avoir des conséquences transitoires ou définitives sur les caractéristiques musculaires des jeunes.

Les conduites d'élevage intensives visant à exploiter au maximum les potentialités de production des lapines peuvent entraîner l'apparition de périodes de déficit nutritionnel. C'est ainsi que les lapines qui mènent de manière simultanée une gestation et une lactation (saillie réalisée 1 jour après la parturition) présentent un bilan énergétique négatif, contrairement aux lapines uniquement gravides (Fortun et Lebas 1994). Il semble exister alors une compétition nutritionnelle entre l'utérus et la glande mammaire, qui se réalise au détriment de la croissance pondérale et tissulaire des fœtus (Fortun *et al* 1993). Le déficit nutritionnel subi *in utero* par les jeunes lapereaux retarde l'établissement des caractéristiques contractiles matures de leurs fibres musculaires, retard observable au moins jusqu'à 4 semaines de vie postnatale (Gondret *et al* 1997b). Ce effet disparaît au cours de la croissance ultérieure, puisqu'au stade usuel d'abattage, aucune différence significative n'est observée quant à la proportion des différents types de fibres. Des résultats très préliminaires suggèrent en revanche qu'à ce même stade, le nombre apparent et la taille moyenne des adipocytes intramusculaires groupés sont inférieurs chez des lapins nés de mères gravides et allaitantes, comparativement aux lapins nés de mères uniquement gravides (figure 5, Gondret 1997). Ces premiers résultats semblent donc indiquer que l'on peut modifier au moins momentanément les caractéristiques des fibres musculaires et durablement celles des adipocytes intramusculaires, en jouant sur les apports énergétiques au jeune *in utero*. Des études plus complètes sur les interactions entre la nutrition du jeune animal (compétition *in utero*, compétition en cours d'allaitement) et son développement musculaire sont nécessaires afin de

Les caractéristiques des muscles, mais aussi la vitesse de différenciation des fibres varient selon les types génétiques, mais les données disponibles sont encore très limitées.

Figure 5. Caractéristiques histomorphométriques (valeurs moyennes, $n = 4$ par lot) des adipocytes du muscle semitendinosus de lapins nés de mères simultanément gravides ou allaitantes ou de mères uniquement gravides, à l'âge commercial d'abattage (70 j). D'après Gondret 1997. * : $P > 0,05$.



faire la part des caractéristiques musculaires qui sont fixées génétiquement de celles modifiables par l'environnement. Ces études permettront également de répondre aux interrogations des professionnels sur les répercussions d'une prolificité élevée sur la croissance et les caractéristiques finales des muscles des lapins.

b / Alimentation durant la période d'engraissement

Dans beaucoup d'espèces, l'alimentation exerce un effet sur les caractéristiques musculaires, le plus souvent via une modification de la vitesse de croissance des animaux. C'est ainsi qu'une restriction nutritionnelle (d'au moins 30 %), appliquée à partir de 11 semaines d'âge, se traduit par une réduction de l'adiposité de la carcasse (Ouhayoun *et al* 1986) et de la teneur en lipides du tissu musculaire chez les lapins restreints abattus au même poids que leurs congénères plus jeunes et qui ont été nourris *ad libitum* pendant toute la période d'engraissement (tableau 3). De ce fait, seule une augmentation simultanée de l'âge et du poids semble permettre un accroissement de la teneur en lipides des muscles, tandis qu'une augmentation de l'âge uniquement, obtenue par le biais d'une restriction alimentaire, induit à l'inverse une diminution de la teneur en lipides. Une modification de l'équilibre alimentaire, dans le but d'améliorer la croissance des lapins, a elle aussi des répercussions importantes sur la composition musculaire. Une augmentation de la teneur en protéines du régime, à valeur énergétique constante, se traduit ainsi par un accroissement de la voie énergétique glycolytique du muscle chez des lapins abattus au même âge (Ouhayoun et Delmas 1983). Elle entraîne également une diminution de la teneur en lipides des carcasses (Kjaer et Jensen 1997) et très vraisemblablement de la teneur en lipides intramusculaires, à l'exemple des résultats observés chez le porc (Essen-Gustavsson *et al* 1994).

Diverses études mettent également en évidence l'importance de la qualité des nutriments mis à la disposition du muscle. Chez le

lapin en croissance, la substitution d'acides gras à chaînes moyennes (apportés par l'huile de coprah) à une partie des acides gras à chaînes longues du régime (traditionnellement apportés par l'huile de tournesol, l'huile de maïs ou l'huile de palme) réduit la teneur en lipides du muscle *longissimus lumborum* d'environ 20 % au stade d'abattage de 11 semaines (Gondret *et al* 1998b). Cette substitution se traduit également par une modification de la composition en acides gras des lipides du muscle dans un sens défavorable à la qualité finale de la viande (goût de savon attribuable à l'acide laurique libre C12:0, Ouhayoun 1989). D'autres facteurs alimentaires (teneur en lest de l'aliment, teneur en acides aminés) ont été utilisés comme moyens de contrôle du rendement d'abattage et de la composition corporelle des lapins (revue de Ouhayoun 1989) mais leur incidence sur les caractéristiques musculaires demeure encore mal connue.

4 / Caractéristiques musculaires et qualité de la viande de lapin

Les protéines musculaires et les lipides intramusculaires déterminent la valeur nutritionnelle du produit, mais cet aspect de la qualité de la viande ne sera pas développé dans cette revue. Les caractéristiques des différentes composantes musculaires interviennent également dans les modalités des modifications qui affectent le muscle après la mort de l'animal, se répercutant ainsi sur les qualités organoleptiques, technologiques et hygiéniques du produit. Soulignons cependant que les conditions de collecte, de sacrifice, de resuyage, de découpe et de conservation de la viande pourront modifier par la suite certaines des qualités préexistantes.

4.1 / Protéines musculaires et qualités finales de la viande

a / Evolution du pH musculaire

Après l'abattage, le muscle, privé d'oxygène et de nutriments, tente de maintenir son intégrité en dissipant ses propres réserves énergétiques (phase de *rigor mortis*). Une des conséquences de ce phénomène est la diminution du pH, qui passe d'une valeur de 7,0-7,2 à une valeur appelée pH ultime variant de 5,6 à 6,4 selon les muscles (Delmas et Ouhayoun 1990).

Chez le lapin, la vitesse d'acidification serait voisine de 3.10^{-3} unité pH/min, dans les muscles oxydatifs comme dans les muscles glycolytiques étudiés (Renou *et al* 1986). Cependant, les travaux comportant une mesure de ce paramètre sont peu nombreux et l'absence de défauts qualitatifs marqués associés à une anomalie de la vitesse de chute du pH (viande pale-soft-exudative (PSE) du porc

Une restriction alimentaire à partir de 3 mois d'âge ralentit la croissance et diminue l'adiposité de la carcasse et la teneur en lipides intramusculaires.

Tableau 3. Effet du mode d'alimentation sur la teneur en lipides des muscles *longissimus lumborum* et *biceps femoris*, considérés comme les muscles les plus représentatifs de l'ensemble de la carcasse, chez des lapins néo-zélandais blancs (souche A1077) (F. Gondret, non publié).

Mode d'alimentation	Groupe 1 n = 15 à volonté	Groupe 2 n = 15 restriction de 30 % à partir de 11 sem.	Signification
Poids vif à l'abattage (g)	2905	2933	ns
Age (semaines)	15	18	***
GMQ 11 semaines-abattage (g/j)	18	8	***
Teneur en lipides (g/100g)			
<i>Longissimus lumborum</i>	1,2	0,9	**
<i>Biceps femoris</i>	1,6	1,1	***

ns □ P < 0,05 □ * □ P < 0,01 □ ** □ P < 0,001

ou de la dinde) explique probablement le peu d'attention porté à ce critère pour l'appréciation de la qualité finale de la viande de lapin.

L'amplitude de la diminution du pH, évaluée par la mesure du pH ultime du muscle (pH atteint après 24 heures de maturation), dépend essentiellement de la quantité de glycogène présente au moment de l'abattage. De ce fait, chez le lapin, il existe une relation négative entre l'intensité du métabolisme glycolytique des muscles et la valeur du pH ultime de la viande (figure 6). Le pH diminuerait également d'autant plus que le pourcentage de fibres rapides est élevé (Lambertini *et al* 1996). L'amplitude de chute du pH affecte de manière significative les qualités de la viande. Les travaux réalisés chez d'autres espèces (revue de Monin 1991) indiquent ainsi que les viandes à pH ultime bas se caractérisent par un moindre pouvoir de rétention d'eau, pouvant occasionner des pertes importantes lors de la conservation (exsudation) et lors de la cuisson, avec comme corollaire, un défaut de tendreté. Chez le lapin, un pH ultime élevé a des effets positifs sur la capacité de rétention d'eau (Dal Bosco *et al* 1997), mais il pourrait également favoriser le développement des microorganismes, compromettant ainsi la conservation des produits découpés préemballés. Les défauts qualitatifs majeurs associés à des valeurs ultimes du pH anormalement faibles (viandes acides chez le

porc) ou élevées (viande dark-firm-dry (DFD) chez le porc, le mouton ou le bovin) n'ont cependant jamais été observés à ce jour chez le lapin.

b / Mécanismes de la maturation

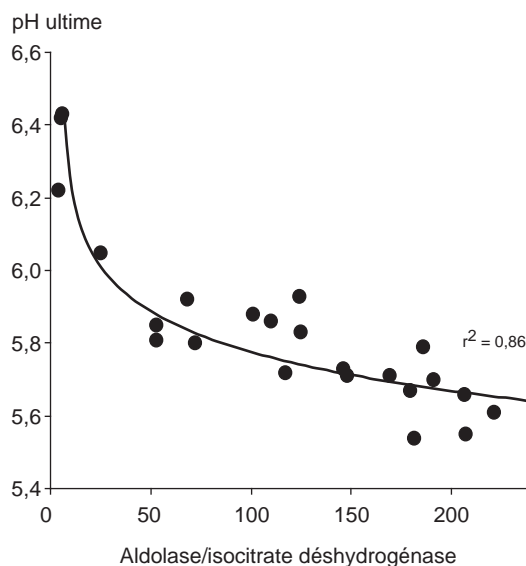
La maturation du muscle en viande se caractérise par d'importantes modifications de la structure et de la nature des composants musculaires. Les propriétés thermiques et mécaniques du collagène, principal constituant du tissu conjonctif, ne sont pas affectées par ce processus et définissent de ce fait une dureté de base de la viande. Chez le lapin, animal abattu relativement jeune, la dureté collagénique semble être une composante mineure de la dureté globale de la viande, car la teneur en collagène des muscles est faible et celui-ci présente une grande solubilité thermique (Gilka et Hornich 1975). En revanche, les modifications qui affectent les protéines myofibrillaires sont à l'origine de la diminution de la dureté de la viande ou de l'augmentation de sa tendreté. L'évolution de la structure myofibrillaire des muscles du lapin est consécutive à une attaque protéolytique par les calpaines, protéinases calcium-dépendantes fonctionnant à pH neutre, et par les cathepsines, protéinases lysosomales acides (Ouali *et al* 1987). Des études réalisées chez cette espèce montrent que les myofibrilles de type rapide sont plus sensibles à la protéolyse *post mortem* que les myofibrilles de type lent, du moins lorsque cette protéolyse est réalisée *in vitro* par l'attaque de calpaines (Ouali *et al* 1988). De ce fait, la vitesse de maturation de la viande serait d'autant plus élevée que le muscle serait riche en fibres rapides. Néanmoins, comme cela a été montré chez le bovin (Zamora *et al* 1996), il est probable que le pourcentage de variabilité de la tendreté expliqué par le typage des fibres musculaires soit faible, car d'autres facteurs peuvent intervenir (teneur en inhibiteurs de protéinases, amplitude de chute du pH, concentration des ions). Soulignons enfin que l'attendrissement de la viande de lapin au cours de la phase de maturation reste limité. L'intensité de la maturation est ainsi deux fois plus faible chez le lapin que chez le bœuf, tandis que la vitesse de maturation, qui ne diffère pas de celle du bœuf, est respectivement deux fois et vingt fois plus lente que chez le porc et le poulet (Dransfield *et al* 1981). Malgré ces paramètres de maturation peu favorables, la tendreté n'apparaît pas être un facteur limitant de l'acceptabilité de la viande de lapin.

4.2 / Lipides intramusculaires et qualités finales de la viande

a / Influence sur la jutosité et sur la tendreté

La jutosité de la viande constitue le critère le plus discriminant entre les différents géno-

Figure 6. Relation entre l'intensité du métabolisme glycolytique du muscle (apprécié par le rapport entre l'activité de l'aldolase, enzyme de la voie glycolytique, et celle de l'isocitrate déshydrogénase, enzyme de la voie oxydative aérobie) et la valeur du pH ultime de la viande chez le lapin âgé de 11 semaines. Chaque point représente un muscle différent. D'après les données obtenues par Delmas et Ouhayoun (1990) et Dalle-Zotte et Ouhayoun (1995) chez des lapins de type néo-zélandais blanc (souche A1077) et par Dalle-Zotte et al (1996) chez des lapins de type hybride Provisal.



types de lapins (Touraille 1977). Elle dépend de la quantité d'eau subsistant dans la viande après la cuisson et de la stimulation de la salivation déclenchée par la présence de lipides. Les différences de jutosité entre muscles ou entre animaux sont encore mal expliquées. Avec des systèmes modèles constitués de viande hachée à teneur croissante en lipides ou par comparaison de génotypes plus ou moins riches en gras intramusculaire, des liaisons positives entre jutosité et teneur en lipides intramusculaires ont été mises en évidence chez le porc et le bœuf (Bout et Girard 1988). A l'inverse, d'autres études concluent à une très faible relation entre ces deux paramètres (Monin 1991 pour revue). Chez le lapin, la nature et l'importance des relations entre lipides intramusculaires et jutosité de la viande restent à déterminer.

Sur le plan sensoriel, des liaisons faibles mais positives ont été observées entre la teneur en lipides d'un muscle donné et la note de tendreté de la viande attribuée par un jury de dégustateurs, chez le lapin (Gondret *et al* 1998c), comme chez le porc (Malmfors et Nilsson 1978) et le bovin (May *et al* 1992). Cette relation pourrait trouver son origine dans la sensation de moelleux apportée par les lipides intramusculaires à la viande.

b / Implication dans la formation de la flaveur

Les lipides intramusculaires participent de façon importante à l'élaboration de la flaveur des viandes (Gandemer 1990 pour revue). En effet, dès les premiers instants qui suivent l'abattage et pendant toute la phase de maturation à l'état réfrigéré, les lipides sont le siège de réactions d'hydrolyse qui conduisent à la formation d'acides gras libres. Chez le lapin, les quantités d'acides gras libérés provenant des phospholipides et des triglycérides sont sensiblement équivalentes. Elles sont en revanche deux à trois fois plus importantes dans les muscles oxydatifs que dans les muscles glycolytiques (Alasnier 1996). Ces acides gras libres s'accumulent dans les cellules puis s'oxydent, formant des composés responsables de la flaveur spécifique de la viande. La flaveur de la viande (ensemble des perceptions olfactives et gustatives perçues lors de la dégustation) est de ce fait plus intense lorsque la teneur en lipides intramusculaires est élevée, chez l'agneau, le bœuf et le porc (Monin 1991 pour revue). L'existence d'une telle relation reste à démontrer chez le lapin.

Au sein de la fraction lipidique, un rôle important a été accordé aux phospholipides intramusculaires dans l'aptitude des viandes à la conservation. Les phospholipides sont en effet les substrats privilégiés des réactions de peroxydation qui se produisent lors de la conservation (Meynier et Gandemer 1994) et qui conduisent à la formation de composés de flaveur désagréable (rance). Or, les phospholipides des muscles du lapin sont particulièrement riches en linoléate et dérivés de la

série n-3, acides gras qui abondent dans les galactolipides de la luzerne, et dont la sensibilité à l'oxydation est élevée (Bernardini *et al* 1996). Malgré cela, le niveau de peroxydation des lipides atteint en 9 mois de stockage de viande de lapin à l'état congelé n'est pas suffisant pour engendrer des phénomènes de rancissement décelables par la dégustation (Cabanes *et al* 1995).

Ainsi, la composition du muscle en différents types de fibres conditionne en partie la transformation du muscle en viande, notamment les modalités de l'acidification *post mortem* du muscle et les modifications des propriétés mécaniques de ce tissu, et influence la qualité du produit final (perte en eau, couleur, tendreté, conservation). La quantité, la nature et la composition en acides gras des différents types de lipides intramusculaires participeraient plutôt à la détermination de la jutosité et de la flaveur de la viande. Cependant, de nombreux aspects restent à confirmer et à quantifier, particulièrement chez le lapin. Il s'agit notamment de hiérarchiser l'importance des différentes caractéristiques musculaires dans le déterminisme de la qualité finale de la viande. Dans ce domaine, les travaux de Juin *et al* (1998) constituent un premier pas dans la définition des conditions de mesure permettant d'évaluer la qualité organoleptique de la viande de lapin.

Conclusion

L'avenir de la filière cunicole française est aujourd'hui lié non seulement à de nouveaux progrès dans la rationalisation de la production, mais aussi à la reconquête du consommateur. Garantir l'homogénéité du produit standard et proposer des produits de qualité supérieure constituent ainsi des enjeux de tout premier plan. La qualité de la viande de lapin dépend des caractéristiques des fibres musculaires et des lipides stockés dans le muscle au moment de l'abattage, ainsi que de la façon dont ces différentes composantes pourront être modifiées par les procédés d'abattage, de découpe et de conservation. Les travaux rapportés dans cet article montrent que les caractéristiques biologiques du muscle à l'abattage sont déterminées par les processus de différenciation qui se produisent chez le fœtus et le jeune et par la conduite d'élevage des animaux durant leur vie postnatale. La plasticité apparente des caractéristiques contractiles des fibres musculaires jusqu'à la fin de la période d'allaitement ouvre de nombreuses perspectives de recherches et d'actions sur le rôle de la nutrition du jeune animal dans l'établissement des caractéristiques finales des fibres musculaires (modifications du statut nutritionnel de la mère en gestation, ou de la taille de portée lors de l'allaitement par pratique du retrait et de l'adoption...). La plasticité apparente des caractéristiques des lipides intramusculaires au moins jusqu'à 5 mois d'âge permet d'envisager leur contrôle soit par des manipulations très précoces (modifiant la prolifération et la différenciation des préadipocytes), soit par des fac-

Aucun défaut qualitatif majeur associé à une anomalie de la biologie musculaire n'a été rapporté chez le lapin.

teurs agissant durant la période d'engraissement.

Les programmes engagés au cours de ces dernières années ont ainsi permis de faire avancer les connaissances sur le développement musculaire du lapin ; cependant celles-ci restent largement insuffisantes au regard de celles établies chez le bovin, le porc ou les volailles. En outre, les résultats rapportés dans cet article ont pour la plupart été établis pour un type génétique bien identifié, la race néo-zélandaise blanche. Or, dans un contexte de production d'animaux plus lourds à desti-

nation de la découpe, la filière cunicole se tourne à présent vers l'utilisation d'autres génotypes, présentant une vitesse de croissance et un format adulte différents. De ce fait, les cinétiques de développement des caractéristiques musculaires devront être revues en fonction du génotype considéré.

La maîtrise des caractéristiques biologiques des muscles au stade de l'abattage dépend ainsi d'une meilleure compréhension des influences respectives du génotype et de la nutrition sur la différenciation et la croissance musculaire du lapin.

Références

- Alasnier C., 1996. Evolution *post-mortem* des lipides musculaires et activités lipolytiques chez le lapin. Thèse de l'Université de Bordeaux I, 165 p.
- Alasnier C., Rémignon H., Gandemer G., 1996. Lipid characteristics associated with oxidative and glycolytic fibres in rabbit muscles. *Meat Sci.*, 43, 213-224.
- Bacou F., Vigneron P., 1976. Evolution périnatale des voies métaboliques glycolytique et oxydative de divers types de muscles squelettiques du lapin et du poulet. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 16, 675-686.
- Beecher G.R., Cassens R.G., Hoekstra W.G., Briskey E.J., 1965. Red and white fiber lipid content and associated *post-mortem* properties of seven porcine muscles. *J. Food Sci.*, 30, 969-976.
- Bernardini M., Dal Bosco A., Castellini C., Miggiano G., 1996. Dietary vitamin E supplementation in rabbit : antioxidant capacity and meat quality. Proc. 6th World Rabbit Congress, Toulouse, France, vol 3, 137-140.
- Blasco A., Piles M., Rodriguez E., Pla M., 1996. Effet d'une sélection portant sur la vitesse de croissance sur la courbe de croissance pondérale du lapin. Proc. 6th World Rabbit Congress, Toulouse, France, vol 2, 245-248.
- Bout J., Girard J.P., 1988. Lipides et qualités du tissu musculaire, facteurs de variation. *Journées Rech. Porcine en France*, 20, 271-278.
- Briand M., Boissonnet G., Laplace-Marieze V., Briand Y., 1993. Metabolic and contractile differentiation of rabbit muscles during growth. *Int. J. Biochem.*, 25, 1881-1887.
- Cabanes A., Ouhayoun J., Gilbert S., 1995. Conservation de la viande de lapin sous forme congelée : influence de la durée de conservation sur les propriétés physico-chimiques et sensorielles. *Viandes Produits Carnés*, 16, 131-134.
- Dal Bosco A., Castellini C., Bernardini M., 1997. Effect of transportation and stunning method on some characteristics of rabbit carcasses and meat. *World Rabbit Sci.*, 5, 115-119.
- Dalle Zotte A., Ouhayoun J., 1995. Post-weaning evolution of muscle energy metabolism and related physico-chemical traits in the rabbit. *Meat Sci.*, 39, 395-401.
- Dalle Zotte A., Ouhayoun J., Parigi-Bini R., Xiccato G., 1996. Effect of age, diet and sex on muscle energy metabolism and on related physicochemical traits in the rabbit. *Meat Sci.*, 43, 15-24.
- Delmas D., Ouhayoun J., 1990. Technologie de l'abattage du lapin. 1. Etude descriptive de la musculature. *Viande Produits Carnés*, 11, 11-14.
- Dransfield E., Jones R.C.D., MacFie H.J.H., 1981. Tenderising in *M. Longissimus dorsi* in beef, veal, rabbit, lamb and pork. *Meat Sci.*, 5, 139-147.
- Essen-Gustavsson B., Karlsson A., Lundström K., Enfält A.C., 1994. Intramuscular fat and muscle fibre lipid contents in halothane-gene-free pigs fed high or low protein diets and its relation to meat quality. *Meat Sci.*, 38, 269-277.
- Fernandez X., Mourot J., Mounier A., Ecolan P., 1995. Effect of muscle type and food deprivation for 24 hours on the composition of the lipid fraction in muscles of Large White pigs. *Meat Sci.*, 41, 335-343.
- Fiehn W., Peter J.B., 1973. Lipid composition of muscles of nearly homogeneous fiber type. *Exp. Neurol.*, 39, 372-380.
- Finkelstein D.I., Andrianakis P., Luff A.R., Walker D.W., 1992. Developmental changes in hindlimb muscles and diaphragm of sheep. *Am. J. Physiol.*, 263, R900-R908.
- Fortun L., Lebas F., 1994. Estimation of the energy balance in concurrently pregnant and lactating rabbit does during their second pregnancy. *Reprod. Nutr. Dev.*, 34, 632.
- Fortun L., Prunier A., Lebas F., 1993. Effects of lactation on fetal survival and development in rabbit does mated shortly after parturition. *J. Anim. Sci.*, 71, 1882-1886.
- Galler S., Schmitt T., Pette D., 1994. Stretch activation, unloaded shortening velocity, and myosin heavy chain isoforms of rat skeletal muscle fibres. *J. Physiol. (Lond.)*, 478, 513-521.
- Gandemer G., 1990. Les phospholipides du muscle : composition et altération au cours des traitements technologiques. *Rev. Fr. Corps Gras*, 37, 75-81.
- Gilka J., Hornich M., 1975. The colour of some rabbit muscles and the content of connective tissue. *Zivoc. Vyroba (Prague)*, 20, 763-772.

- Gondret F., 1997. Caractéristiques des fibres musculaires et des lipides intramusculaires chez le lapin : effets de l'âge et de l'alimentation. Thèse de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon, 168 p.
- Gondret F., Lefaucheur L., d'Albis A., Bonneau M., 1996. Myosin isoform transition in four rabbit muscles during postnatal growth. *J. Muscle Res. Cell Motil.*, 17, 1-11.
- Gondret F., Mourot J., Bonneau M., 1997a. Developmental changes in lipogenesis in muscle compared to liver and extramuscular adipose tissues in the Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Comp. Bioch. Biophys.*, 117B, 259-265.
- Gondret F., Fortun-Lamothe L., Bonneau M., 1997b. Effects of simultaneous gestation and lactation in rabbit does on muscular characteristics of the young. *Reprod. Nutr. Dev.*, 37, 163-172.
- Gondret F., Mourot J., Bonneau M., 1998a. Comparison of intramuscular adipose tissue cellularity in muscles differing in their lipid content and fiber type composition during rabbit growth. *Livest. Prod. Sci.*, 54, 1-10.
- Gondret F., Mourot J., Lebas F., Bonneau M., 1998b. Effects of dietary fatty acids on lipogenesis and lipid traits in muscle, adipose tissue and liver of growing rabbit. *Anim. Sci.*, 66, 483-489.
- Gondret F., Juin H., Mourot J., Bonneau M., 1998c. Effect of age at slaughter on chemical traits and sensory quality of *Longissimus lumborum* muscle in the rabbit. *Meat Sci.*, 48, 181-187.
- Guth L., Samaha F.J., 1972. Erroneous interpretations which may result from application of the « myofibrillar ATPase » histochemical procedure to developing muscle. *Exp. Neurol.*, 34, 465-475.
- Hämäläinen N., Pette D., 1993. The histochemical profiles of fast fiber types IIB, IID and IIA in skeletal muscles of mouse, rat and rabbit. *J. Histochem. Cytochem.*, 41, 733-743.
- Janmot C., d'Albis A., 1994. Electrophoretic separation of developmental and adult rabbit skeletal muscle myosin heavy chain isoforms : example of application to muscle denervation study. *FEBS Lett.*, 353, 13-15.
- Juin H., Lebas F., Malineau G., Gondret F., 1998. Aptitude d'un jury de dégustation à classer différents types de viande de lapin selon des critères sensoriels : aspects méthodologiques et application à l'étude des effets de l'âge et du type génétique. *Journées Rech. Cunicole Fr.*, 123-126.
- Karlsson A., Enfält A.C., Essen-Gustavsson B., Lundström K., Rydhmer L., Stern S., 1993. Muscle histochemical and biochemical properties in relation to meat quality during selection for increased lean tissue growth rate in pigs. *J. Anim. Sci.*, 71, 930-938.
- Kjaer J.B., Jensen J.A., 1997. Perirenal fat, carcass conformation, gain and feed efficiency of growing rabbits as affected by dietary protein and energy content. *World Rabbit Sci.*, 5, 93-97.
- Klusek J., Rafay J., Swiderska-Kolacz G., Kolataj A., 1997. The levels of some lipids in the organs of rabbits during different ontogenesis periods. *Arch. Tierz. Dummerstorf*, 40, 477-482.
- Kumar S., Raina P.L., Nair R.B., Amla B.L., 1994. Lipid profiles and fatty acid composition of broiler rabbit meat. *J. Food Sci. Technol.*, 31, 255-258.
- Lambertini L., Lalatta Costerbosa G., Petrosina G., Zaghini G., Vignola G., Benassi M.C., Gatta P.P., 1996. Caractéristiques histochimiques du muscle et pH de la viande de lapins hybrides sacrifiés à différents âges. *World Rabbit Sci.*, 4, 171-179.
- Lefaucheur L., 1989. Les différents types de fibres musculaires chez le porc. Conséquences sur la production de viande. *INRA Prod. Anim.*, 2, 205-213.
- Lefaucheur L., Vigneron P., 1986. Post-natal changes in some histochemical and enzymatic characteristics of three pig muscles. *Meat Sci.*, 16, 199-216.
- 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.
- Lefaucheur L., Missohou A., Ecolan P., Monin G., Bonneau M., 1992. Performance, plasma hormones, histochemical and biochemical muscle traits, and meat quality of pigs administered exogenous somatotropin between 30 or 60 kilograms and 100 kilograms body weight. *J. Anim. Sci.*, 70, 3401-3411.
- Lefaucheur L., Edom F., Ecolan P., Butler-Browne G.S., 1995. Pattern of muscle fiber type formation in the pig. *Dev. Dynamics.*, 203, 27-41.
- Maier A., McEwan J.C., Dodds K.G., Fischman D.A., Fitzimons R.B., Harris A.J., 1992. Myosin heavy chain composition of single fibres and their origins and distribution in developing fascicles of sheep *tibialis cranialis* muscles. *J. Muscle Res. Cell Motil.*, 13, 551-572.
- Malmfors B., Nilsson R., 1978. Meat quality traits of boars in comparison with castrates and gilts. *Swed. J. Agric. Res.*, 8, 209-217.
- May S.G., Dolezal H.G., Gill D.R., Ray F.K., Buchanan D.S., 1992. Effects of days fed, carcass grade traits, and subcutaneous fat removal on *postmortem* muscle characteristics and beef palatability. *J. Anim. Sci.*, 70, 444-453.
- McKoy G., Léger M.E., Bacou F., Goldspink G., 1998. Differential expression of myosin heavy chain mRNA and protein isoforms in four functionally diverse rabbit skeletal muscles during pre- and postnatal development. *Dev. Dyn.*, 211, 193-203.
- Meynier A., Gandemer G., 1994. La flaveur des viandes cuites : relations avec l'oxydation des phospholipides. *Viandes Produits Carnés*, 15, 179-182.
- Monin G., 1991. Facteurs biologiques des qualités de la viande bovine. *INRA Prod. Anim.*, 4, 151-160.
- Nouguès J., 1972. Etude de l'évolution du nombre des fibres musculaires au cours de la croissance post-natale du muscle chez le lapin. *C.R. Soc. Biol. Montpellier*, 166, 165-171.
- Ouali A., Garrel N., Obled A., Deval C., Valin C., 1987. Comparative action of cathepsins D, B, H, L and of a new lysosomal proteinase on rabbit myofibrils. *Meat Sci.*, 19, 83-100.
- Ouali A., Dufour E., Obled A., Deval C., Valin C., 1988. Action des protéinases musculaires sur les myosines rapide et lente. Relation avec la protéolyse *post mortem* dans des muscles de type contractile variable. *Reprod. Nutr. Dev.*, 28, 839-844.
- Ouhayoun J., 1989. La composition corporelle du lapin. Facteurs de variation. *INRA Prod. Anim.*, 2, 215-226.

- Ouhayoun J., 1992. Quels sont les facteurs qui influencent la qualité de la viande de lapin ? *Cuniculture*, 19, 137-175.
- Ouhayoun J., Dalle-Zotte A., 1993. Muscular energy metabolism and related traits in rabbit. A review. *World Rabbit Sci.*, 1, 97-108.
- Ouhayoun J., Delmas D., 1983. Valorisation comparée d'aliments à niveaux protéiques différents par des lapins sélectionnés sur la vitesse de croissance et par des lapins provenant d'élevage traditionnels. II./ Etude de la composition azotée et du métabolisme énergétique des muscles *Longissimus dorsi* et *Biceps femoris*. *Ann. Zootech.*, 32, 277-286.
- Ouhayoun J., Rouvier R., Valin C., Lacourt A., 1973. Variations génétiques de l'évolution *post mortem* du pH du tissu musculaire du lapin. Journées Rech. Avicole Cunicole, Paris, comm. IV.2.
- Ouhayoun J., Poujardieu B., Delmas D., 1986. Etude de la croissance et de la composition corporelle des lapins au-delà de l'âge de 11 semaines. 2/ Composition corporelle. Journées Rech. Cunicole Fr., Paris, comm. 24.
- Picard B., Robelin J., Pons F., Geay Y., 1994. Comparison of the foetal development of fibre types in four bovine muscles. *J. Muscle Res. Cell Motil.*, 15, 473-486.
- Reichmann H., Pette D., 1982. A comparative microphotometric study of succinate dehydrogenase activity levels in type I, IIA and IIB fibres of mammalian and human muscles. *Histochem.*, 74, 27-41.
- Reiser P.J., Moss R.L., Giulian G.G., Greaser M.L., 1985. Shortening velocity in single fibers from adult rabbit *soleus* muscles is correlated with myosin heavy chain composition. *J. Biol. Chem.*, 260, 9077-9080.
- Renou J.P., Canioni P., Gatellier P., Valin C., Cozzone P.J., 1986. Phosphorus 31 nuclear magnetic resonance study of *post mortem* catabolism and intracellular pH in intact excised rabbit muscle. *Biochimie*, 68, 543-554.
- Robelin J., 1990. Différenciation, croissance et développement cellulaire du tissu musculaire. *INRA Prod. Anim.*, 3, 253-263.
- Robelin J., Lacourt A., Béchet D., Ferrara M., Briand Y., Geay Y., 1991. Muscle differentiation in the bovine fetus : a histological and histochemical approach. *Growth Dev. Aging*, 55, 151-160.
- Szendrő Z., Romvári R., Horn P., Radnai I., Bíró-Németh E., Milisits G., 1996. Sélection divergente pour les qualités bouchères chez le lapin. Utilisation de la tomographie aux rayons X assistée par ordinateur. Proc. 6th World Rabbit Congress, Toulouse, France, vol 2, 371-375.
- Touraille C., 1977. Dégustons la viande de lapin. *Cuniculture*, 4, 83-85.
- Vignerot P., Baron R., Dauzier L., 1971. Evolution postnatale de la quantité d'eau et de lipides du corps et du grand psoas chez le lapin. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, 11, 669-679.
- Wakata N., Kawamura Y., Kobayashi M., Araki Y., Kinoshita M., 1990. Histochemical and biochemical studies on the red and white muscle in rabbit. *Comp. Biochem. Physiol.*, 97B, 543-545.
- Xiccato G., Parigi-Bini R., Dalle-Zotte A., Carazzolo A., 1994. Effect of age, sex and transportation on the composition and sensory properties of rabbit meat. Proc. 40th ICoMST, La Hague, Pays-Bas.
- Zamora F., Debiton E., Lepetit J., Lebert A., Dransfield E., Ouali A., 1996. Predicting variability of ageing and toughness in beef M. *Longissimus lumborum* et *thoracis*. *Meat Sci.*, 43, 321-333.

Abstract

Ontogenesis of muscular characteristics in the rabbit. Effects on meat quality.

Muscle characteristics are involved in many aspects of meat quality. The aim of this paper is to present the differentiation, growth and variations of the main muscular characteristics in the rabbit.

Rabbit muscles are very immature at birth. Post-natal life is characterized by an increase in the fiber size, leading to an increase in the muscle weight. Dramatic changes affect the contractile fiber types during all the first postnatal month. Differentiation of the metabolic fiber types takes place during this period and continues until 2 months of age.

During the post-weaning period, intramuscular lipids increase with age. This increase is mainly associated with changes in triglyceride content stored in adipocytes clustered along the myofibers. The ontogeny of intramuscular adipocytes takes place during the perinatal period. Thereafter, both adipocyte number and adipocyte size increase until 5 months of age.

Genetic and rearing factors can influence the muscle characteristics. However, only manipulations in utero or during the lactation period seem to be able to influence muscle fiber development and intramuscular fat development together.

Gondret F., Bonneau M., 1998. Mise en place des caractéristiques du muscle chez le lapin et incidence sur la qualité de la viande. *INRA Prod. Anim.*, 11, 335-347.