

Les différents types de fibres musculaires chez le porc.

Conséquences sur la production de viande

Chez le porc, augmenter la quantité de muscle à partir de la naissance revient à augmenter la taille des fibres musculaires, ce qui modifie leurs caractéristiques et peut se traduire par une détérioration de la qualité. Une meilleure connaissance de la biochimie du muscle aide à mieux comprendre cet antagonisme apparent quantité-qualité et pourra ainsi contribuer à le résoudre.

L'un des objectifs de la production porcine est d'obtenir au moindre coût un animal riche en muscle fournissant une viande de bonne qualité. Au cours des trois dernières décennies, la maîtrise progressive des conditions d'élevage, associée à une sélection des animaux basée sur l'augmentation de la vitesse de croissance et la réduction de l'adiposité n'ont jusqu'à présent que partiellement permis d'atteindre l'objectif fixé. En effet, si les progrès relatifs au coût de production et à la quantité de muscle sont indéniables, il n'en est pas toujours de même pour la qualité de la viande. Des progrès importants restent à accomplir. Le tissu musculaire est constitué de plusieurs types de fibres dont les caractéristiques conditionnent les qualités technologiques et organoleptiques de la viande. Après une présentation générale du tissu musculaire, l'objectif de cet article est de décrire le phénomène de différenciation musculaire chez le porc puis de faire le point des

connaissances sur les relations entre les caractéristiques des différents types de fibres musculaires, les performances de croissance et la qualité de la viande.

1 / Présentation générale du muscle

Le muscle squelettique est quantitativement le tissu le plus important de l'organisme. Chez un porc de 100 kg de poids vif (PV), il représente 30 % (race Meishan) à 65 % (race Piétrain) du poids de la carcasse et environ 40 à 45 % des protéines totales de l'individu. Il renferme en moyenne 73 % d'eau, 20 % de protéines et 1 à 6 % de lipides. L'organisation générale du muscle squelettique est présentée dans la figure 1. Divers quant à leur forme, taille et fonction, les muscles se caractérisent également par une forte hétérogénéité tissulaire. En effet, outre les fibres musculaires (75 à 90 % du volume musculaire), ils renferment des tissus conjonctif, adipeux, vasculaire et nerveux. Les fibres musculaires différenciées sont des cellules allongées contenant plusieurs centaines de noyaux disposés à la périphérie de la cellule. Les noyaux présents dans les fibres ne se divisent pas, ils proviennent exclusivement de l'incorporation de noyaux extérieurs issus de la division de cellules satellites situées dans la lame basale (Moss et Leblond 1970). L'ensemble des myonuclei (cellules satellites + fibres musculaires) représente environ 50 % du nombre total de noyaux du muscle (Schmalbruch et Hellhammer 1977). Parmi les 20 % de protéines que renferme le muscle, 60 % sont représentées par les protéines myofibrillaires, la myosine étant la plus abondante (tableau 1).

Résumé

Le muscle squelettique est essentiellement composé de fibres musculaires généralement classées en fonction de leur vitesse de contraction et/ou de leur métabolisme énergétique. Les fibres musculaires se différencient essentiellement pendant les périodes embryonnaire, foetale et post-natale précoce. Un pourcentage élevé de fibres à contractions lentes et de fibres de faible diamètre semble favorable pour les qualités technologiques et organoleptiques de la viande. Au plan des performances de croissance, le nombre total de fibres musculaires, critère définitivement fixé avant la naissance, et la quantité d'ADN sont les principaux facteurs déterminant le potentiel de croissance musculaire. La croissance en diamètre n'est importante à considérer qu'après avoir tenu compte du nombre total de fibres. En conclusion, la recherche d'un grand nombre de fibres musculaires et du maximum de fibres à contractions lentes semble pouvoir répondre aux impératifs d'une production en quantité d'une viande de qualité.

Tableau 1. Composition protéique du muscle squelettique. (en % des protéines totales).

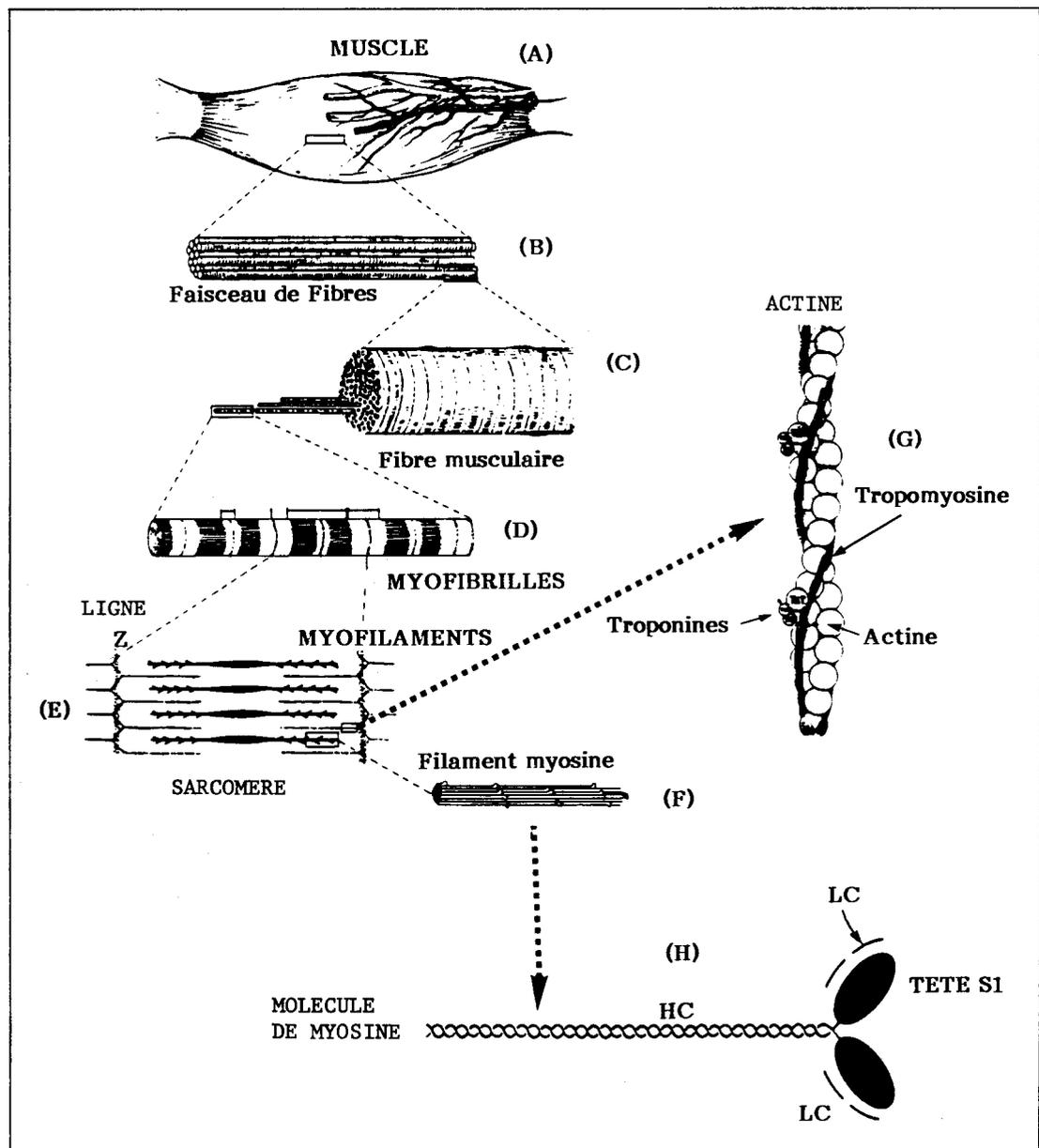
Conjonctif et organelles	10,5	Protéines myofibrillaires	60,5	Protéines cytoplasmiques	29,0
Collagène	5,0	Myosine	36,3	Enzymes glycolytiques	21,1
Elastine	0,3	Actine	12,1	Créatine kinase	2,6
Mitochondries	2,6	Troponines	2,7	Autres	5,3
Autres	2,6	Tropomyosine	1,8		
		Autres	7,6		

1.1 / La contraction musculaire

C'est au niveau de la fibre que s'opère la transformation de l'énergie chimique en énergie mécanique lors de la contraction. Dans la plupart des muscles squelettiques de mammifère adulte, chaque fibre musculaire reçoit une

seule terminaison nerveuse au niveau de la plaque motrice (Changeux et Mikostiba 1977). Chaque neurone moteur peut se ramifier et innervé plusieurs fibres, cet ensemble neuromusculaire constitue l'unité motrice. L'excitation de la fibre, initiée au niveau de la plaque motrice, se propage sur toute la surface de la

Figure 1. Organisation du muscle squelettique. Le muscle squelettique (A) est essentiellement composé de fibres musculaires (B). Chaque fibre (C) renferme de nombreuses myofibrilles (D) composées d'un ensemble de myofilaments (E) de myosine (F) et d'actine (G). Le motif de base situé entre 2 lignes Z constitue un sarcomère. La molécule de myosine (H) est constituée de deux chaînes lourdes (HC) et deux paires de chaînes légères (LC). L'hydrolyse de l'ATP a lieu sur les têtes S1 des chaînes lourdes.



cellule et le long des tubules transverses sous forme d'un potentiel d'action. Cette excitation est transmise au réticulum sarcoplasmique (RS) selon un mécanisme encore obscur. Le RS répond en relarguant des ions Ca^{++} dans le sarcoplasme où la concentration en Ca^{++} passe de $10^{-7}M$ à $10^{-5}M$. Les ions se lient à la troponine C, stimulent l'ATPase myofibrillaire et déclenchent la contraction. C'est au niveau des têtes S1 de la myosine (figure 1) que s'opèrent l'interaction avec l'actine et l'hydrolyse de l'ATP. La relaxation survient dès que la concentration sarcoplasmique des ions Ca^{++} retrouve le niveau de repos ($10^{-7}M$). Dans ce processus, les ions Ca^{++} sont repompés par le RS et les mitochondries selon un mécanisme de transport actif consommateur d'ATP.

1.2 / Les divers types de fibres

Dès 1873, Ranvier suggéra l'existence de différents types de fibres musculaires pour expliquer les variations dans la couleur des muscles. Aujourd'hui ces fibres sont généralement classées selon deux critères : la vitesse de contraction et le type de métabolisme énergétique régénérateur d'ATP.

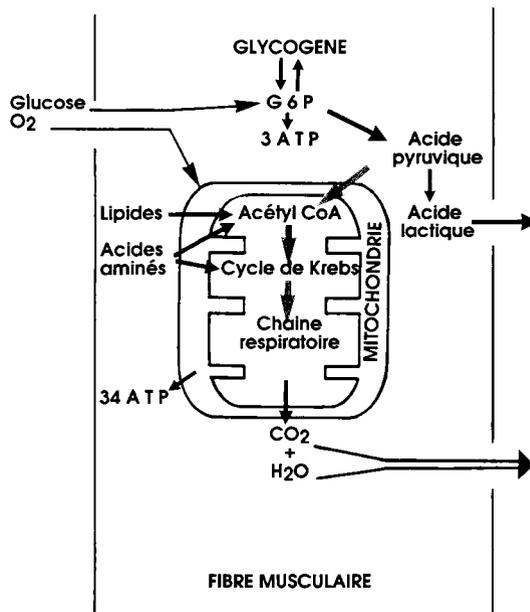
a / Le type contractile

Déterminée in vitro à un pH neutre, l'activité ATPasique des têtes S1 de la myosine est proportionnelle à la vitesse de contraction mesurée in vivo (Barany 1967). La différence de sensibilité au pH de l'activité ATPasique myofibrillaire a été mise à profit pour la révélation histoenzymatique du type contractile (Guth *et al* 1969). On distingue des fibres à vitesse de contraction lente (type β ou I) et rapide (type α ou II) qui ont des activités ATPasiques myofibrillaires respectivement inhibées à des pH alcalins et acides (Photo 1a). Des nuances de sensibilité à des pH bien déterminés permettent de subdiviser les fibres de type II en types IIA, IIB et même IIC (Brooke et Kaiser 1970) (tableau 2). Ces propriétés correspondent à des compositions précises en isoformes des chaînes lourdes de la myosine (Reiser *et al* 1985).

b / Le type métabolique

La contraction musculaire est consommatrice d'énergie sous forme d'ATP dont le stock est régénéré par voie anaérobie (glycolytique) et/ou aérobie (oxydative) (figure 2). L'importance respective de ces deux voies permet de classer les fibres en type oxydatif (O), oxydo-glycolytique (OG) et glycolytique (G). La révélation de l'activité succino-déshydrogénase (SDH), un enzyme mitochondrial de la voie oxydative, est souvent utilisée pour distinguer les fibres oxydatives (O ou R : « red ») des fibres glycolytiques (G ou W : « white ») par histoenzymologie (Photo 1b).

Figure 2. Le métabolisme énergétique du muscle squelettique. L'ATP est régénéré selon deux voies métaboliques principales : une voie anaérobie rapide dans le sarcoplasme (voie glycolytique) et une voie aérobie plus lente au niveau des mitochondries (voie oxydative). La voie glycolytique dégrade le glycogène en acide lactique en produisant 3 molécules d'ATP par unité glucose. La voie oxydative peut dégrader divers substrats énergétiques (glycogène, glucose, acides gras et acides aminés) en CO_2 et H_2O , elle produit 34 ATP par unité glucose dégradée.



c / Les principales nomenclatures

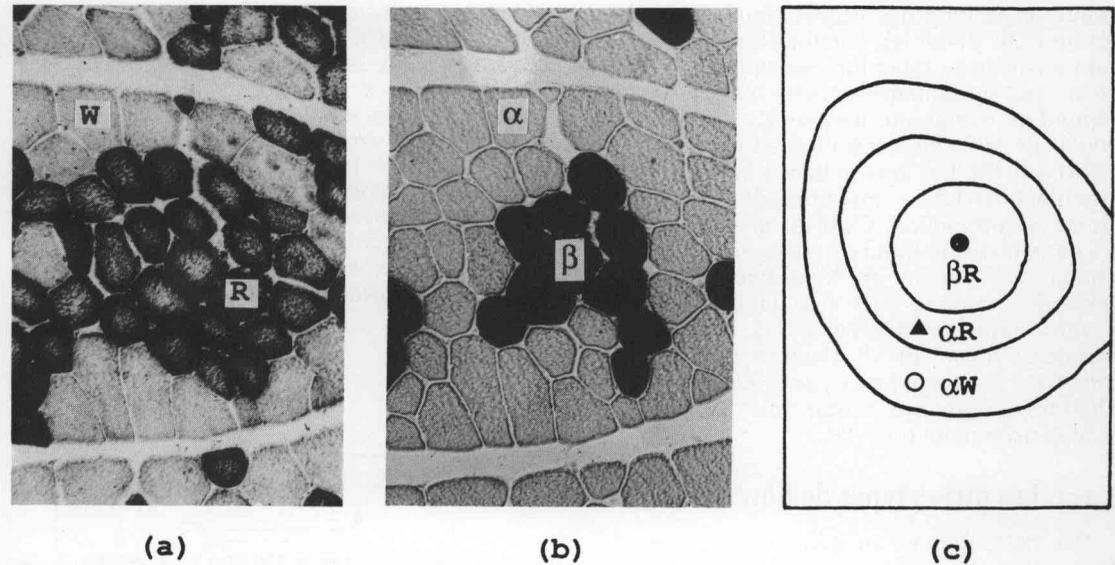
La plupart des classifications décrivent trois principaux types de fibres (tableau 2). Certaines tiennent uniquement compte de la sensibilité de l'ATPase myofibrillaire au pH de préincubation (Brooke *et al* 1970 : I, IIA, IIB), d'autres combinent ce critère à un ou plusieurs critères métaboliques déterminés sur des coupes sériées (Ashmore *et al* 1971 : βR , αR , αW ; Peter *et al* 1972 : SO, FOG, FG). Chez le porc, on peut admettre la correspondance entre les classes des différentes classifications. Chez cette espèce, les fibres musculaires sont typiquement disposées en îlots de fibres βR (lentes oxydatives) entourées par une première couronne de fibres αR (rapides oxydo-glycolytiques) et une seconde, plus externe, de fibres αW (rapides glycolytiques) (Photo 1). La distinction de plusieurs types de fibres par histoenzymologie correspond à des différences morphologiques, biochimiques et physiologiques.

Les fibres musculaires sont classées selon leurs vitesses de contraction : fibres lentes et fibres rapides ; et selon leurs types métaboliques qui conduisent à distinguer les fibres rouges (oxydatives) et les fibres blanches (glycolytiques).

Tableau 2. Principales nomenclatures proposées pour décrire les différents types de fibres.

Référence	Types de fibres		
Ashmore <i>et al</i> 1971	βR	αR	αW
Peter <i>et al</i> 1972	SO	FOG	FG
Brooke <i>et al</i> 1970	I	IIC	IIB

Photo 1. Révélation des différents types de fibres sur des coupes sériées de muscle psoas major chez un porc de race Large White de 100 kg de poids vif.



(a) : activité de la myosine ATPase après une préincubation à pH 4,2. Les fibres lentes (β) sont colorées en noir alors que les fibres rapides (α) ne le sont pas. (b) : activité de la succinate déshydrogénase (SDH). Les fibres riches en SDH sont de type rouge (R) et les autres de type blanches (W). (c) : reconstitution a + b. Notez la disposition en îlots des trois principaux types de fibres.

1.3 / Propriétés des différents types de fibres

Malgré des différences de diamètre, toutes les fibres d'une même unité motrice ont des propriétés contractiles et métaboliques de même nature (Pette 1985). Les principales caractéristiques fonctionnelles et métaboliques de chaque type de fibre figurent au tableau 3.

2 / La différenciation des fibres musculaires

2.1 / Différenciation prénatale

Les principales étapes de la myogenèse sont décrites dans la figure 3. Chez le porc, la mise en place des fibres musculaires se déroule en deux phases (Ashmore *et al* 1973). La génération primaire se met en place jusqu'au 55^e jour de gestation (Thurley 1972). La génération secondaire n'apparaît qu'à partir du 50^e jour et est définitivement fixée à partir du 95^e jour de gestation (Wigmore et Stickland 1983). Alors

que la totalité des fibres de la génération primaire donneront des fibres lentes, celles de la génération secondaire se convertiront en fibres lentes ou rapides. Le rapport type rapide/type lent de la partie profonde du muscle semitendinosus prend respectivement pour valeur 22,4 ; 10,2 et 5,7 à 90 ; 105 et 115 jours de gestation (Beermann *et al* 1978). Chez le rat, cette différenciation s'accompagne, d'une évolution de la nature des sous-unités protéiques de la myosine avec l'apparition de formes embryonnaires puis néonatales (Whalen 1985). Le métabolisme oxydatif est prépondérant pendant la période foetale (Dalrymple *et al* 1973).

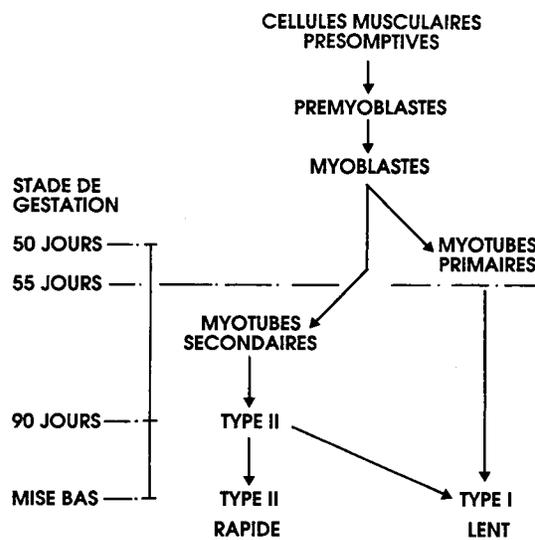
2.2 / Différenciation postnatale

Chez le porc, le nombre total de fibres musculaires est définitivement fixé avant la naissance (Thurley 1972, Ashmore *et al* 1973, Stickland et Goldspink 1973, Swatland 1973). En conséquence, l'évolution postnatale des pourcentages des divers types de fibres résulte d'une conversion d'un type vers l'autre. Pour la même raison, la croissance postnatale du muscle se fait par augmentation de la longueur et du diamètre des fibres déjà existantes.

Tableau 3. Caractéristiques des différents types de fibres musculaires.

Caractéristiques	Types de fibres		
	β R	α R	α W
Vitesse de contraction	+	+++	+++
Voie oxydative	+++	++	+
Voie glycolytique	+	++	+++
Vascularisation	+++	++	+
Teneur en myoglobine	+++	+++	+
Teneur en glycogène	+	+++	+++
Teneur en lipides	+++	++	+
Diamètre	+	+	+++

Figure 3. Les principales étapes de la myogénèse. Les cellules musculaires présomptives migrent à partir des somites et donnent naissance aux prémyoblastes, puis aux myoblastes. Ceux-ci se multiplient intensément et fusionnent pour donner naissance aux myotubes primaires, cellules allongées et multinucléées présentant des noyaux centraux. Chaque myotube primaire s'isole de ses voisins en emportant avec lui un certain nombre de myoblastes à partir desquels se développe la deuxième génération de myotubes ou myotubes secondaires. L'étape suivante se caractérise par la croissance et la différenciation des myotubes en fibres musculaires avec migration des noyaux situés au centre des myotubes primaires vers la périphérie. Par la suite, tous les myotubes primaires donneront des fibres de type I alors que les myotubes secondaires donneront des fibres de type I ou II.



a / Le type contractile

Le nombre de fibres lentes augmente au détriment de celui des fibres rapides pendant les huit premières semaines post-natales, soit jusqu'à 20 kg de poids vif (figure 4). Les proportions varient peu par la suite (Davies 1972, Lefaucheur *et al* 1986). L'augmentation du pourcentage de fibres lentes pendant la période postnatale proche se fait parallèlement à l'élimination de la polyinnervation présente à la naissance (Redfern 1970).

b / Le type métabolique

À la naissance, toutes les fibres sont encore de type oxydatif, βR ou αR . Les fibres à métabolisme glycolytique (αW) peuvent être caractérisées à partir de 3 semaines (5,5 kg de PV) dans le muscle longissimus (type blanc) et 5 semaines (11 kg de PV) dans le muscle trapezius (type rouge). Au delà, le pourcentage de fibres glycolytiques augmente de manière rapide jusqu'à 3 à 4 mois d'âge (40 à 60 kg de PV), plus lentement par la suite (figure 4).

L'amplitude du phénomène est d'autant plus forte que le muscle est de type blanc chez l'adulte (Lefaucheur *et al* 1986). L'évolution du métabolisme vers un type plus anaérobie au cours de la croissance s'accompagne d'une réduction de la densité capillaire (Tamaki 1985) et, d'un enrichissement du muscle en myoglobine (Lawrie 1950).

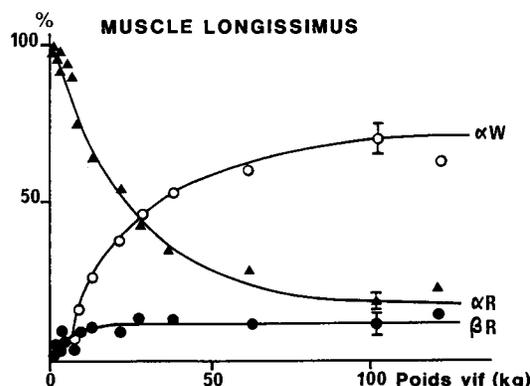
c / La taille des fibres

La croissance en longueur des fibres musculaires suit la croissance osseuse et s'arrête avant la croissance en épaisseur (Nougues 1973 chez le lapin). Elle se fait par addition de sarcomères en série, principalement aux extrémités de la fibre (Williams et Goldspink 1978). La croissance en diamètre se réalise à partir de la division longitudinale des myofibrilles et de l'addition de nouveaux myofilaments (Wolpert 1981). Chez le porc, le diamètre des fibres augmente rapidement jusque 4 mois d'âge (60 kg de PV) puis plus lentement (Staun 1963). Les fibres blanches ont, dès leur apparition, un diamètre supérieur à celui des fibres rouges. Cela s'explique par le fait que ce sont les plus grosses fibres αR qui passent dans la catégorie des αW par un phénomène de dilution mitochondriale, le nombre de mitochondries augmentant moins vite que le volume de ces fibres. Cette conversion est un processus réversible. Par exemple, il est clairement démontré qu'un exercice de type endurance ou une stimulation électrique de longue durée entraîne une augmentation du nombre de mitochondries à l'intérieur des fibres musculaires, ce phénomène conduit à la conversion d'un certain nombre de fibres αW en fibres αR . Chez le porc, la part de l'hyperplasie (nombre de noyaux) dans la croissance des fibres est prépondérante jusqu'à la puberté (environ 6 mois), l'hypertrophie (poids de muscle par noyau) devenant ensuite le principal facteur assurant la croissance musculaire (Durand *et al* 1967). Les capacités mitotiques des cellules satellites semblent donc être déterminantes dans le phénomène de croissance musculaire jusqu'à ce stade.

Le nombre total de fibres est fixé avant la naissance mais les proportions des différentes catégories évoluent par la suite : conversion des fibres rapides en fibres lentes jusqu'à 8 semaines et des fibres rouges en fibres blanches jusqu'à 4 mois.

a / Le type contractile

Figure 4. Evolution postnatale des proportions des différents types de fibres dans le muscle longissimus de porc de race Large White (Lefaucheur *et al* 1986).



Les périodes embryonnaire, foetale et postnatale précoce sont donc des périodes clés pour l'ensemble des phénomènes ultérieurs de la croissance musculaire. Elles constituent des stades privilégiés pour la manipulation de la différenciation musculaire par des facteurs de milieu ou des traitements hormonaux.

3 / Biochimie musculaire et qualité des viandes

L'évolution biochimique du muscle après l'abattage conduit progressivement à sa transformation en viande. Elle met en jeu essentiellement des réactions hydrolytiques qui, dans un premier temps, dissipent les réserves énergétiques (ATP, phospho-créatine, glycogène) par voie anaérobie au cours de l'installation de la rigor mortis. Dans un deuxième temps, elles affectent l'organisation des protéines musculaires de structure au cours de la phase de maturation. La cinétique et l'intensité de ces réactions agissent en dernier ressort sur les qualités technologiques, organoleptiques et hygiéniques des viandes (Valin 1988).

3.1 / Evolution du pH après la mort

L'évolution du pH après la mort est en général le premier facteur explicatif des variations des qualités technologiques et contribue largement à l'élaboration des qualités organoleptiques (Monin 1983). Il est donc important de connaître les relations entre la cinétique d'évolution du pH et les caractéristiques biochimiques musculaires. Nous nous limiterons aux porcs non sensibles à l'halothane. En effet, les animaux sensibles présentent une anomalie génétique entraînant un défaut membranaire généralisé, vraisemblablement à l'origine de la fréquence du phénomène PSE chez eux (« Pale, Soft and Exudative ») (Sellier 1988).

a / Vitesse de chute du pH

L'ensemble des données disponibles montrent que l'on a intérêt à rechercher une faible vitesse de chute du pH. Un pH 45 minutes inférieur à 6,0 conduit au phénomène exsudatif (PSE). Malgré un faible pouvoir tampon dans les fibres lentes (Talmant *et al* 1986, Renou *et al* 1986), le pH baisse moins rapidement que dans les fibres rapides, en raison d'une faible activité ATPasique myofibrillaire. Au sein des fibres rapides, la différence de vitesse de chute du pH entre les fibres oxydo-glycolytiques et glycolytiques n'est pas clairement établie. La qualité technologique de la viande tend à décroître quand les pourcentages de fibres blanches et de fibres géantes (fibres à très fort diamètre) augmentent (Klosowska *et al* 1975). Hormis le problème des fibres géantes, les relations entre qualité des viandes et diamètre des fibres sont confuses. Certains auteurs ne mettent en évidence aucune relation (Sosnicki 1986), alors que d'autres signalent une liaison positive entre la vitesse de chute de pH et le diamètre des fibres rouges et aucune relation avec celui des fibres blanches (Koch 1970, Klosowska *et al* 1975).

b / Amplitude de chute

Les valeurs technologiquement acceptables de pH 24 heures pour le muscle longissimus s'étagent entre 5,5 et 6,2. Un pH inférieur à 5,5 altère le pouvoir de rétention en eau de la viande alors qu'un pH supérieur à 6,2 entraîne une mauvaise aptitude à la conservation. Pour un muscle donné, le pH ultime est d'autant plus faible que les quantités de lactate produit, ou encore de glycogène dégradé sont élevées. L'amplitude est principalement déterminée par le taux de glycogène initial et le pouvoir tampon du muscle (Monin 1988), deux facteurs qui agissent en sens opposé sur le pH ultime. La plus faible teneur en glycogène des fibres lentes avant l'abattage (tableau 3) explique le pH ultime élevé dans les muscles riches en fibre lentes, malgré leur faible pouvoir tampon. A l'opposé, le pH ultime est généralement plus bas dans les muscles rapides du fait d'une plus forte réserve en glycogène avant l'abattage.

3.2 / Teneur en lipides intramusculaires

La teneur en lipides intramusculaires conditionne la flaveur et la jutosité des viandes (Kauffman *et al* 1964). Son effet améliorateur se manifeste jusqu'à une valeur de 2,5 % dans le muscle longissimus de porc (Sellier 1988). Les valeurs observées pour ce muscle dans la pratique sont généralement plus faibles. Les lipides intramusculaires regroupent les lipides présents à l'intérieur des fibres et ceux contenus dans des cellules adipeuses adjacentes aux fibres. Tous les résultats bibliographiques montrent que les fibres rouges, notamment les fibres lentes, sont plus riches en lipides. Une étude réalisée chez l'agneau (Valin *et al* 1982) montre d'une façon directe que l'intensité de la flaveur est liée positivement au caractère rouge de la viande, et plus particulièrement au pourcentage de fibres lentes. Cependant, une étude réalisée chez le porc (Leseigneur *et al* 1989) n'a mis en évidence aucune relation entre le type métabolique de cinq muscles et leur teneur en lipides totaux. La validité de ce résultat à l'intérieur de chacun des muscles reste à démontrer. En revanche, ces auteurs montrent que le taux de phospholipides est lié au type métabolique avec des teneurs croissantes dans les muscles de type métabolique glycolytique, intermédiaire et oxydatif, ce qui revêt un intérêt particulier pour la qualité organoleptique. En effet, Mottram et Edwards (1983) ont souligné le rôle prépondérant des phospholipides dans le développement de la flaveur caractéristique de la viande cuite.

3.3 / Teneur et stabilité des pigments

La myoglobine, principal pigment responsable de la couleur de la viande, est principalement localisée dans les fibres rouges. Augmenter la quantité de muscle en grossissant les fibres qui le composent revient à rechercher un fort pourcentage de fibres blanches et favorise la production d'une viande peu colorée. Par ailleurs, la stabilité de la couleur varie selon le type contractile : les résultats de Rennerre (1986) obtenus sur muscles de bovins suggèrent qu'un

Une proportion élevée de fibres lentes conduit à une chute du pH post-mortem plus lente et de moindre amplitude, ce qui correspond à de meilleures qualités technologiques de la viande.

pourcentage élevé de fibres βR altère la stabilité de la couleur. Cela ne semble cependant pas être un inconvénient majeur chez le porc compte tenu du faible pourcentage en fibres βR de la plupart des morceaux nobles (longe et jambon).

3.4 / Collagène et qualité des myofibrilles

La tendreté est liée, d'une part à la quantité et la qualité du collagène, et d'autre part à l'état de dénaturation des myofibrilles à l'issue de la phase de maturation. Compte tenu de l'âge relativement jeune auquel sont abattus les porcs, les problèmes de tendreté liés au collagène sont limités. En revanche, la qualité des myofibrilles peut être un facteur important mais peu d'études y ont été consacrées. Par ailleurs, plusieurs études rapportent une liaison négative entre le diamètre des fibres et la tendreté (Carpenter *et al* 1966 chez le porc, Hammond et Appleton 1932 chez l'ovin, cités par Joubert 1956). Les relations entre la taille des fibres, le collagène et l'état des myofibrilles ont été peu étudiées.

4 / Biochimie musculaire et performances de croissance

4.1 / Nombre et diamètre des fibres

Le poids d'un muscle dépend du nombre, de la longueur et de l'aire de section transversale de ses fibres. La variabilité inter-espèce du nombre total de fibres est infiniment plus forte que celle du diamètre (Plaghki 1985). Chez le porc, le nombre total de fibres est le principal facteur conditionnant le potentiel de croissance musculaire postnatale (Luff et Goldspink 1967, Staun 1972, Stickland et Goldspink 1978). Les porcelets de faible poids à la naissance (culots de portée) ont des muscles plus petits (Widdowson 1974) avec moins de fibres musculaires que les animaux normaux (Hegarty et Allen 1978, Powell et Aberle 1981). En revanche, la liaison entre le diamètre moyen des fibres du muscle longissimus et l'aire de section du muscle ou la quantité totale de muscle de la carcasse est nulle (Livingston *et al* 1966, Miller 1970, Bader 1982, Klosowska *et al* 1985) ou négative (Staun 1972, Hegarty et Allen 1978, Powell et Aberle 1981). Le diamètre des fibres pris isolément est donc un mauvais indicateur de la quantité de muscle. En général, les porcs à croissance rapide ont un nombre total de fibres plus élevé et des diamètres de fibres plus faibles (Miller *et al* 1975). Cependant, à même nombre total de fibres, la quantité de muscle peut être liée positivement au diamètre des fibres. Par ailleurs, la liaison étroite entre le poids de muscle et la quantité totale d'ADN (Harbison *et al* 1976) souligne l'importance de la capacité mitotique des cellules satellites pour la croissance musculaire. Les concentrations en ADN, ARN et le rapport (protéines/ADN) ne semblent en revanche liés ni à la masse musculaire, ni à la vitesse de croissance (Powell et Aberle 1975).

4.2 / Caractéristiques histoenzymologiques

Quelques études rapportent une liaison positive entre le pourcentage de fibres blanches et la vitesse de croissance (Klosowska *et al* 1985) ou la section transversale du muscle longissimus (Miller 1970) chez le porc. A l'opposé, d'autres signalent une liaison positive ($P < 0,05$) entre la vitesse de croissance et le pourcentage de fibres lentes (Sosnicki 1986). Ce dernier résultat tendrait à montrer qu'une forte proportion de fibres βR n'est pas incompatible avec une vitesse de croissance élevée. Dans le même sens, Stickland et Handel (1986) montrent que le pourcentage de fibres lentes est plus élevé chez les porcs de race Large White que chez des porcs miniatures.

Certains auteurs attribuent une part du progrès dans le développement musculaire à une augmentation, sous l'effet de la sélection sur les performances de croissance, de la proportion de fibres musculaires rapides, notamment blanches, au détriment des fibres rouges (Ashmore 1974). Cette hypothèse est confortée par les études comparant les races améliorées aux races sauvages (Rahelic et Puac 1980, 1981). Cependant, une expérience de sélection réalisée chez la souris sur huit générations ne confirme pas l'hypothèse (Nostvold *et al* 1979).

L'ensemble des résultats bibliographiques ne permet donc pas d'établir de liaison claire entre les pourcentages des différents types de fibres et les performances de croissance. Cela peut résulter du fait que les auteurs n'ont pas tenu compte du nombre total de fibres, facteur le plus important pour expliquer la quantité de muscle.

Conclusion

Le muscle est un tissu composite dont les caractéristiques évoluent au cours de la croissance. Sa différenciation, sous le contrôle de facteurs nerveux et endocriniens interdépendants, conduit à l'obtention de muscles qui, à leur maturité, présentent des propriétés contractiles et métaboliques variées. Chez le porc, l'essentiel de la différenciation s'effectue pendant les périodes embryonnaire, foetale et postnatale proche. Le nombre total de fibres musculaires, critère définitivement fixé avant la naissance, est le principal facteur conditionnant le potentiel de croissance musculaire postnatale. Il ressort que la recherche d'un grand nombre de fibres musculaires et du maximum de fibres lentes semble pouvoir répondre, au moins en partie, aux impératifs d'une production en quantité d'une viande de qualité. Les répercussions d'une augmentation du pourcentage de fibres lentes sur la proportion de viandes DFD (« Dry, Firm and Dark ») et les performances de croissance sont cependant assez mal connues. L'ensemble des résultats démontre que des recherches sur la mise en place et la régulation du nombre total de fibres pendant les périodes embryonnaire et foetale sont importantes à considérer. L'étude des facteurs de variation de la différenciation musculaire sera abordée dans un prochain article.

Le potentiel de croissance musculaire du porc dépend essentiellement du nombre total de fibres. Les liaisons entre performances de croissance et importance relative de chaque type de fibres ne sont pas encore clairement établies.

Références bibliographiques

- ASHMORE C.R., 1974. Phenotypic expression of muscle fiber types and some implications to meat quality. *J. Anim. Sci.*, 38:1158-1164.
- ASHMORE C.R., ADDIS P.B., DOERR L., 1973. Development of muscle in the fetal pig. *J. Anim. Sci.*, 36: 1088-1093.
- BADER R., 1982. Enzymhistochemische und histometrische Untersuchungen der Skelettmuskulatur von ausgemästeten, gesunden Schweinen der Deutschen Landrace. *Zbl. Vet. A*, 29:443-457.
- BARANY M., 1967. ATPase activity of myosin correlated with speed of muscle shortening. *J. Gen. Physiol.*, 50:197-218.
- BEERMANN D.H., CASSENS R.G., HAUSMAN G.J., 1978. A second look at fiber type differentiation in porcine skeletal muscle. *J. Anim. Sci.*, 46:125-132.
- BROOKE M.H., KAISER K.K., 1970. Muscle fiber types : how many and what kind ? *Arch. Neurol.*, 23:369-379.
- CARPENTER Z.L., KAUFFMAN R.G., BRAY R.W., BRISKEY E.J., WECKEL K.G., 1966. Factors influencing quality of pork. A. Histological observations. *J. Food. Sci.*, 28:467-471.
- CHANGEUX J.P., MIKOSHIBA K., 1977. Genetic and epigenetic factors regulating synapse formation in vertebrate cerebellum and neuromuscular junction. *Prog. Brain Res.*, 48:43-66.
- DALRYMPLE R.H., CASSENS R.G., KASTENSCHMIDT L.L., 1973. Glycolytic enzyme activity in developing red and white muscle. *J. Cell. Physiol.*, 83:351-258.
- DAVIES A.S., 1972. Postnatal changes in the histochemical fibre types of porcine skeletal muscle. *J. Anat.*, 113:213-240.
- DURAND G., FAUCONNEAU G., PENOT E., 1967. Evolution de la teneur en acides nucléiques et en protéines du muscle chez le porc au cours de la croissance postnatale. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 264:1640-1643.
- GUTH L., SAMAHA F.J., 1969. Qualitative differences between actomyosin ATPase of slow and fast mammalian muscle. *Exp. Neurol.*, 25:138-152.
- HARBISON S.A., GOLL D.E., PARRISH F.C., WANG V., KLINE E.A., 1976. Muscle growth in two genetically different lines of swine growth, 40:253-283.
- HEGARTY P.V.J., ALLEN C.E., 1978. Effect of prenatal runting on the postnatal development of skeletal muscles in swine and rats. *J. Anim. Sci.*, 46:1634-1640.
- JOUBERT D.M., 1956. An analysis of factors influencing postnatal growth and development of the muscle fibre. *J. Agric. Sci.*, 47:59-102.
- KAUFFMAN R.G., CARPENTER Z.L., BRAY R.W., HOEKSTRA W.G., 1964. Biochemical properties of pork and their relationship to quality. II. Intramuscular fat. *J. Food. Sci.*, 29:70-74.
- KLOSOWSKA D., KLOSOWSKI B., KORTZ J., 1975. Proceedings of the European Meeting of Meat Research Workers, 21:73-75.
- KLOSOWSKA D., KLOSOWSKI B., FIEDLER I., WEGNER J., 1985. Changes in fibre type distribution and muscle thickness in porcine *M. longissimus dorsi* during growth and relationships between histological characters and carcass parameters. *Arch. Tierzucht*, 28:171-180.
- KOCH D.E., 1970. The relationship and physiological factors to postmortem changes in porcine muscle. *Dissert. Abstr. Int. B.*, 30:5089-5090.
- LEFAUCHEUR L., VIGNERON P., 1986. Postnatal changes in some histochemical and enzymatic characteristics of three pig muscles. *Meat Sci.*, 16:199-216.
- LESEIGNEUR A., DAVID E., GANDEMER G., 1989. Variabilité de la fraction lipidique du muscle en fonction du type métabolique chez le porc. *J. Rech. Porcine en France*, 21:393-398.
- LIVINGSTON D.M.S., BLAIR R., ENGLISH P.R., 1966. The usefulness of muscle fibre diameter in studies of the lean meat and content of pigs. *Anim. Prod.*, 8:267-274.
- LUFF A. R., GOLDSPIK G., 1967. Large and small muscles. *Life Sci.*, 6:1821-1826.
- MILLER L.R., 1970. Influences of porcine muscle fibre attributes. *Dissert. Abst. Int. B.*, 30:4859.
- MILLER L.R., GARWOOD V.A., JUDGE M.D., 1975. Factors affecting porcine muscle fiber type, diameter and number. *J. Anim. Sci.*, 41:66-77.
- MONIN G., 1983. Influence des conditions de production et d'abattage sur les qualités technologiques et organoleptiques des viandes de porc. *J. Rech. Porcine en France*, 15:151-176.
- MONIN G., 1988. Evolution post-mortem du tissu musculaire et conséquences sur les qualités de la viande de porc. *J. Rech. Porcine en France*, 20:201-214.
- MOSS F.P., LEBLOND C.P., 1970. Nature of dividing nuclei in skeletal muscle of growing rats. *J. Cell. Biol.*, 44:459-466.
- MOTTRAM D.S., EDWARDS R.A., 1983. The role of triglycerides and phospholipids in the aroma cooked beef. *J. Sci. Food Agric.*, 34:517-522.
- NOSTVOLD O., SCHIE K.A., FROYSTEIN T., 1979. Muscle fiber characteristics in lines of pigs selected for rate of gain and backfat thickness. *Acta Agric. Scand.*, 21:136-142.
- NOUGUES J., 1973. Etude histologique de la croissance postnatale des muscles soleus et accessorius latissimi dorsi chez le lapin commun. *Ann. Biol. Anim. Biochem. Biophys.*, 13:37-50.
- PETTE D., 1985. Metabolic heterogeneity of muscle fibres. *Exp. Biol.*, 115:179-189.
- PLAGHKI L., 1985. Régénération et myogenèse du muscle strié. *J. Physiol. Paris*, 80: 51-110.
- POWELL S.E., ABERLE E.D., 1975. Cellular growth of skeletal muscle in swine differing in muscularity. *J. Anima. Sci.*, 40 :476-485.
- POWELL S.E., ABERLE E.D., 1981. Skeletal muscle and adipose tissue cellularity in runt and normal birth weight swine. *J. Anim. Sci.*, 52:748-756.
- RAHELIC S., PUAC S., 1981. Fibre types in longissimus dorsi from wild and highly selected pig breeds. *Meat Sci.*, 5:439-450.
- RANVIER M.L., 1873. Propriétés et structures différentes des muscles rouges et des muscles blancs chez les lapins et les raies. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 77:1030-1035.
- REDFERN P.A., 1970. Neuromuscular transmission in new born rats. *J. Physiol. London*, 209:701-709.
- REISER P.J., MOSS R.L., GIULIAN G.G., GREASER M.L., 1985. Shortening velocity and myosin heavy chains of developing rabbit muscle fibers. *J. Biol. Chem.*, 260:14403-14405.
- RENERRE M., 1986. Influence de facteurs biologiques et technologiques sur la couleur de la viande bovine. *Bull. Tech. CRZV Theix*, 65:41-45.
- RENOU J.P., CANIONI P., GATELIER P., VALIN C., COZZONE J.P., 1986. Phosphorus 31 nuclear magnetic resonance study of post-mortem catabolism and intracellular pH in intact excised rabbit muscle. *Biochimie*, 68:543-554.
- SCHMALBRUCH H., HELLHAMMER U., 1977. The number of nuclei in adult rat muscles with special reference to satellite cells. *Anat. Rec.*, 189:169-176.
- SELLIER P., 1988. Aspects génétiques des qualités technologiques et organoleptiques de la viande chez le porc. *J. Rech. Porcine en France*, 20:227-242.
- SOSNICKI A., 1986. Association of micrometric traits on meat quality, fattening and slaughter traits in the pig. *J. Anim. Sci.*, 64:1412-1418.
- STAUN H., 1963. Various factors affecting number and size of muscle fibers in the pig. *Acta Agric. Scand.*, 13:292-322.
- STAUN H., 1972. The nutritional and genetic influence on number and size of muscle fibers and their response to carcass quality in pigs. *Wld. Rev. Anim. Prod.*, 8:18-26.
- STICKLAND N.C., GOLDSPIK G., 1973. A possible indicator for the fibre content and growth characteristics of porcine muscle. *Anim. Prod.*, 16:135-146.
- STICKLAND N.C., GOLDSPIK G., 1978. Number of fibers in the skeletal muscle in miniature pigs. *J. Agric. Sci.*, 91:255-256.
- STICKLAND N.C., HANDEL S.E., 1986. The numbers and types of muscle fibre in large and small breeds of pigs. *J. Anat.*, 147:181-189.
- SWATLAND H., 1973. Muscle growth in the foetal and neonatal pig. *J. Anim. Sci.*, 37:536-545.

- TALMANT A., MONIN G., BRIAND M., DADET M., BRIAND Y., 1986. Activities of metabolic and contractile enzymes in 18 bovine muscles. *Meat Sci.*, 18:23-40.
- TAMAKI N., 1985. Effect of growth on muscle capillarity and fiber type composition in rat diaphragm. *Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol.*, 54:24-29.
- THURLEY D.C., 1972. Increase in diameter of muscle fibers in the fetal pig. *Brit. Vet. J.*, 128:355-358.
- VALIN C., 1978. Muscle differentiation. Technological consequences for the meat industry. *Reprod. Nutr. Develop.*, 28:845-856.
- VALIN C., TOURAILLE C., VIGNERON P., ASHMORE C.R., 1982. Prediction of lamb meat quality traits based on muscle biopsy fibre typing. *Meat Sci.*, 6:257-263.
- WHALEN R.G., 1985. Myosin isoenzymes as molecular markers for muscle physiology. *J. Exp. Biol.*, 115:43-53.
- WIDDOWSON E. M., 1974. Changes in pigs due to under-nutrition before birth and for one, two and three years afterwards, and the effects of rehabilitation. *Adv. Exp. Med. Biol.*, 49: 165-181.
- WIGMORE P.M.C., STICKLAND N.C., 1983. Muscle development in large and small pig fetuses. *J. Anat.*, 137:235-245.
- WILLIAMS P.E., GOLDSPIK G., 1978. Changes in sarcomere length and physiological properties in immobilized muscle. *J. Anat.*, 127:459-468.
- WOLPERT L., 1981. Cellular basis of skeletal growth during development. *Brit. Med. Bull.*, 37:215-219.

L. LEFAUCHEUR. The different kind of muscle fibre types in the pig. Consequences on meat production.

Skeletal muscle is mainly composed of muscle fibres generally classified according to their speed of contraction and/or their energetic metabolism. Muscle fibres mainly differentiate during embryonic, foetal and precocious postnatal life. A high percentage of slow twitch fibres and fibres of small cross sectional area appear to be good for the technological and organoleptic characteristics of the meat. Concerning growth performance, the total number of muscle fibres, a characteristic definitely fixed before birth, and the amount of DNA are the main factors determining the muscular growth potential. The cross sectional growth of the fibres may be related to muscle mass, when the total number of muscle fibres is taken into account. In conclusion, selecting for a high number of fibres and a high percentage of slow twitch fibres may be a way to improve meat production in terms of quantity and quality.

LEFAUCHEUR L., 1989. Les différents types de fibres musculaires chez le porc. Conséquences sur la production de viande. *INRA Prod. Anim.*, 2 (3), 205 - 213.