

L'AMELIORATION GENETIQUE DE LA QUALITE DE LA VIANDE DANS LES DIFFERENTES ESPECES : SITUATION ACTUELLE ET PERSPECTIVES A COURT ET MOYEN TERME

GILLES RENAND¹, CATHERINE LARZUL², ELISABETH LE BIHAN-DUVAL³
et PASCALE LE ROY¹

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

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

³ INRA, Station de Recherches Avicoles, Nouzilly

L'amélioration de la qualité de la viande dans les différentes espèces doit se raisonner en intégrant la phase de production et la phase de transformation. La production de viande exploite la capacité des animaux d'élevage à transformer des aliments d'origine végétale en tissu musculaire. La transformation du tissu musculaire en viande consommable concerne aussi bien la viande consommée directement en frais, après cuisson bien entendu, que celle qui a subi divers traitements technologiques pour la transformer et/ou la conserver. Il va de soi que la qualité du produit consommé résulte alors de l'action combinée de nombreux facteurs qui, pour la majorité d'entre eux, sont en fait contrôlés par l'homme. Si le mode de cuisson est déterminant sur la qualité sensorielle de la viande, tous les traitements appliqués depuis l'abattage le sont également : abattage, ressuage, refroidissement, maturation, transformation, conservation. De même, avant l'abattage, l'action de l'homme, en l'occurrence l'éleveur engraisseur, s'avère prépondérante de part ses décisions quant au choix du système de production (régime alimentaire, rythme de croissance) et du stade d'abattage (poids, âge ou état d'engraissement fixé).

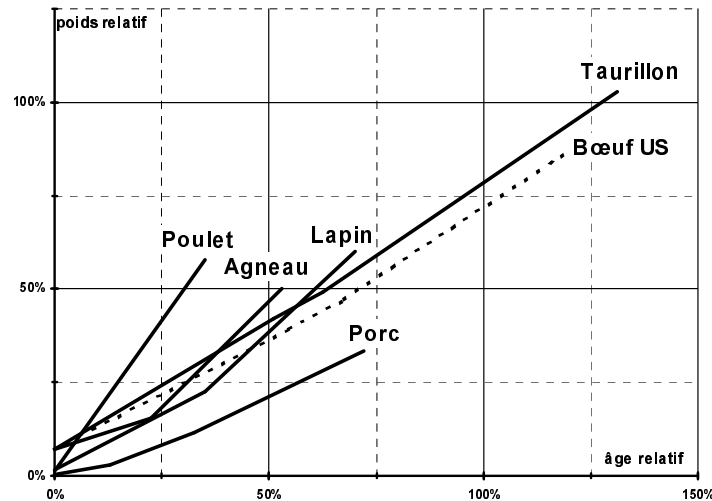
Si les actions de l'homme sont primordiales, l'animal a tout de même sa part de responsabilité sur la qualité de la viande produite. L'ensemble de son génôme contrôle en effet la mise en place des tissus et leur métabolisme jusqu'à l'abattage. Mais ce génôme s'exprime en interaction avec le milieu environnant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

Pour ce qui concerne la qualité de la viande, nos connaissances sur la variabilité individuelle et son déterminisme génétique sont encore limitées. La principale raison réside dans le manque de lisibilité de la demande des consommateurs. Ainsi en l'absence de réelle plus value économique quantifiable pour les viandes de qualité supérieure (toutes choses étant égales par ailleurs, bien entendu) il n'existe pas de mesure de cette qualité qui serait contrôlée en abattoir. Ensuite la difficulté d'obtenir des enregistrements, même indirects, de cette qualité dans les programmes expérimentaux limite les possibilités d'entreprendre des études génétiques de dimension suffisante. Les seules qualités de la viande particulièrement bien étudiées concernent des défauts majeurs de la viande de porc qui ont un impact économique important et quantifiable au niveau de la transformation. En conséquence, le déterminisme génétique de ces qualités technologiques a été mis en évidence et la gestion des défauts est désormais possible dans nos races et lignées.

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

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

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



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

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

1. Viande exsudative : le gène majeur halothane (HAL)

Dès le début des années 70, l'incidence d'un défaut majeur de la viande de porc (viande PSE pour « Pale, Soft, Exudative ») a fait l'objet de nombreuses études qui ont mis en évidence son origine génétique (locus HAL) et son lien avec la prédisposition au syndrome de stress du porc, appelé aussi syndrome d'hyperthermie maligne (Christian, 1972 ; Judge, 1972 ; Ollivier et al., 1975). Le locus HAL comporte deux allèles : N (normal) et n (sensible). Le défaut PSE est causé par une chute excessivement rapide du pH post mortem ($\text{pH} < 6$) et induit, entre autres conséquences, une moindre tendreté de la viande fraîche et de mauvais rendements de fabrication du jambon cuit ou cru, alors que l'allèle n a des effets favorables sur la composition de la carcasse. La mise au point d'un test de détection des sujets sensibles à l'halothane (test halothane, Eikelenboom & Minkema, 1974), puis l'utilisation des marqueurs sanguins Phi et Pgd, génétiquement liés à HAL (Saugère et al., 1989) et enfin la découverte de la mutation responsable sur le gène du récepteur de la ryanodine (Fujii et al., 1991), rapidement suivie de la mise au point d'un test moléculaire ad hoc, ont permis l'éradication quasi complète de l'allèle n dans les grandes populations porcines exploitées comme lignées maternelles, alors que cet allèle est pratiquement fixé dans la race Piétrain, fréquemment utilisée pour fabriquer des verrats de croisement terminal (Sellier, 1998). Une question longuement débattue a concerné la valeur exacte des sujets hétérozygotes Nn en termes de qualités technologiques et sensorielles de la viande (Larzul et al., 1997a ; Monin et al., 1999). Une tendance se dessine actuellement dans plusieurs organisations de sélection porcine françaises en faveur de l'emploi de verrats terminaux non porteurs de l'allèle n (cf. les projets de création de lignées Piétrain NN).

2. Indice de qualité de la viande (IQV)

Dans les populations porcines, des progrès génétiques importants ont été réalisés sur les caractères de croissance mais aussi sur la composition corporelle, grâce à la mise en place de programmes de sélection

combinant l'évaluation individuelle des verrats sur l'épaisseur du gras dorsal (mesurée *in vivo*) et l'évaluation du pourcentage de muscles de collatéraux abattus et découpés. Depuis plus de vingt ans, cette sélection a été complétée par l'utilisation d'une variable composite nommée IQV (Indice Qualité de la Viande). Cet indice combine trois mesures réalisables en site industriel sur la coupe du jambon : le pH ultime, la clarté (réflectance) et la capacité de rétention d'eau (temps d'imbibition d'un papier buvard) dans le but de prédire le rendement technologique de la fabrication du jambon de Paris (Jacquet et al., 1984 ; Guéblez et al., 1990) : un meilleur rendement va de pair avec un pH et un temps d'imbibition plus élevés et une couleur moins claire. Grâce à la base de données ainsi constituée, les paramètres génétiques de ces mesures ont été estimés et des indices de sélection synthétiques ont été proposés. Il existe de nombreuses études (cf. revue de Sellier, 1998) qui montrent que l'héritabilité (h^2) de ces mesures de la qualité technologique et celle de l'IQV ne sont pas négligeables (h^2 entre 0,15 et 0,25 en général), bien que plus faibles que celles des caractères de croissance (h^2 de 0,30 environ) ou de composition corporelle (h^2 entre 0,40 et 0,55). Les estimées des corrélations génétiques du pH ultime avec le rendement à la cuisson sont suffisamment élevées ($r_g = 0,70$ en moyenne) pour espérer améliorer ce dernier en sélectionnant pour le pH ultime ou l'IQV. Il s'avère par ailleurs que si les qualités technologiques de la viande de porc sont génétiquement indépendantes de la vitesse de croissance, elles sont par contre défavorablement corrélées avec la composition corporelle. Tribout et al. (1996) ont ainsi trouvé que dans les races Large White et Landrace la corrélation génétique entre pH ultime et épaisseur de lard est positive (respectivement 0,10 et 0,53) et que celle existant entre pH ultime et pourcentage de muscle est négative (respectivement -0,21 et -0,56). Pour tenir compte de cet antagonisme génétique entre caractères de production et caractères de qualité technologique et répondre à l'objectif de sélection qui est d'améliorer les premiers tout en maintenant les seconds à un niveau acceptable, la sélection porte actuellement sur un indice synthétique avec une pondération non négligeable sur IQV. Des études réalisées dans les années 90 montrent qu'il existe une évolution génétique très légèrement défavorable de l'IQV dans les races Large White et Landrace (Ducos et al., 1995). Afin de quantifier les réponses génétiques effectivement obtenues suite à la sélection pratiquée pendant 20 ans en race Large White, une expérience a été mise en place pour comparer des porcs charcutiers issus de verrats d'insémination nés en 1977 et en 1998 (Tribout et al., 2001). Plusieurs caractères concernant les qualités de la viande (et du gras) sont bien évidemment mesurés à cette occasion, mais les résultats ne sont pas encore disponibles.

3. Viande acide : le gène majeur RN

Entre-temps, un nouveau défaut est apparu suite à l'utilisation de la race américaine Hampshire pour constituer de nouvelles lignées synthétiques de verrats pour le croisement terminal : la viande acide, qui se traduit par un faible rendement technologique. Afin d'évaluer ce défaut dans les populations concernées, Naveau (1986) a mis au point un test de fabrication de type jambon cuit sur un échantillon de muscle demi-membraneux, conduisant à la mesure du « rendement technologique Napole » (RTN). Cette mesure, lourde mais efficace, a permis de mettre en évidence l'origine génétique de ce défaut : un seul gène dont l'allèle dominant provoque une réduction significative du rendement Napole (Le Roy et al., 1990) et était originellement en ségrégation dans la race Hampshire. L'étude des phénomènes biologiques impliqués a montré que ce défaut était lié à une amplitude trop importante de la chute du pH post mortem, elle-même conséquence d'un stock de glycogène particulièrement élevé (+70%) dans les fibres musculaires blanches et rapides (Estrade et al., 1993). Cette faible valeur du pH ultime s'accompagne d'autres effets sur la qualité de la viande : la viande est plus pâle, a une moindre capacité de rétention en eau et est moins tendre, alors que sa flaveur est accrue (Le Roy et al., 1996). Grâce à l'utilisation de la carte génétique porcine et à une démarche de recherche de QTL, le gène RN a pu être localisé dans un premier temps sur le chromosome 15 (Milan et al., 1995). La mutation causale a ensuite été identifiée dans le gène PRKAG3 codant pour une molécule intervenant dans la régulation d'une protéine kinase (AMPK), elle-même impliquée dans la biosynthèse du glycogène (Milan et al., 2000). Il est donc désormais possible, à l'aide d'un test moléculaire, de sélectionner directement sur le génotype au locus PRKAG3 pour éliminer le défaut « viande acide » dans les populations concernées.

L'amplitude de la chute du pH musculaire, donc la qualité technologique de la viande, dépend du potentiel glycolytique (PG) du muscle (Monin et Sellier, 1985), c'est-à-dire de l'importance des réserves intracellulaires en composés musculaires susceptibles de se transformer en acide lactique au cours de la glycolyse post mortem. La valeur du PG peut être estimée *in vivo* sur un échantillon de muscle long dorsal prélevé par biopsie. Il s'avère que, même en l'absence de l'allèle défavorable RN⁻ au locus RN, il existe une variabilité génétique non négligeable ($h^2 = 0,25$) de ce potentiel glycolytique (Le Roy et al., 1998) et qu'il présente une corrélation génétique négative avec le rendement technologique ($r_g = -0,42$; Larzul et al., 1999). La possibilité de sélectionner les verrats candidats à la reproduction directement pour un faible PG mesuré *in vivo* pourrait théoriquement permettre d'accroître l'efficacité des programmes d'amélioration génétique de la qualité technologique de la viande (Larzul et al., 1998). Toutefois, une expérience de sélection sur 6 générations n'a pas permis de mettre en évidence de réponse corrélative significative sur le rendement technologique de la fabrication du jambon cuit (Larzul et al., 1999).

4. Qualités sensorielles et teneur en lipides intramusculaires

La prise en compte des qualités sensorielles de la viande de porc est une préoccupation relativement récente. En effet les progrès génétiques réalisés pour réduire l'adiposité des carcasses et les corrélations génétiques défavorables entre le rapport muscle/gras de la carcasse et les qualités sensorielles de la viande fraîche ($r_g = -0.25$ avec la tendreté et la jutosité et $r_g = -0.35$ avec la flaveur, en moyenne) font craindre une détérioration de ces qualités (Sellier, 1998). Bien que les liaisons phénotypiques soient assez peu marquées, une plus forte teneur en lipides intramusculaires est favorablement corrélée avec les résultats des tests de dégustation de la viande fraîche (Fernandez et al., 1999 ; Van Laack et al., 2001), même si le comportement d'achat du consommateur ne traduit pas cette préférence (Fernandez et al., 1996). La teneur en lipides intramusculaires influe également sur la qualité du jambon sec. Comment améliorer simultanément la teneur en lipides intramusculaires et le rapport muscle/gras des carcasses lorsque la relation génétique entre les deux caractères est défavorable : $r_g = -0.35$ environ (Sellier, 1998) ? Une première solution est de tirer parti de la particularité de la race américaine Duroc qui se caractérise par une teneur en lipides intramusculaires nettement supérieure à celle des races Large White et Landrace, alors que la composition de la carcasse est pratiquement identique chez le Duroc, le Large White et le Landrace. La race Duroc a ainsi été introduite en France pour la constitution de nouveaux types génétiques de verrats de croisement terminal.

L'antagonisme génétique entre teneur en muscle de la carcasse et teneur en lipides intramusculaires est réel mais n'est cependant pas si marqué qu'il annihile tout espoir de conduire une sélection efficace sur un index synthétique combinant les deux informations. La limite réside plus dans la difficulté d'introduire la teneur en lipides intramusculaires dans les programmes de sélection du fait du coût de leur dosage. Des recherches sont donc menées pour trouver des mesures physiques réalisables *in vivo* (Baas et Newcom, 2002) ou en routine dans les abattoirs et suffisamment précises pour discriminer la teneur en lipides entre animaux dont la teneur moyenne est très faible (1.5 à 2 %). Une mesure systématique de la teneur en lipides intramusculaires par spectrophotométrie est toutefois réalisée dans les stations de testage en Suisse et a été incluse avec un certain succès parmi les critères de sélection (Schwörer et al., 2000). La mise en évidence de gènes responsables de l'aptitude à stocker des lipides dans les adipocytes intramusculaires permettrait un travail de sélection efficace à condition qu'un polymorphisme existe dans les populations porcines exploitées et qu'il soit facilement détectable. Par une analyse de ségrégation appliquée au taux de lipides intramusculaires de porcs provenant de croisements F2 entre la race chinoise Meishan et des lignées européennes, Janss et al. (1997) ont montré qu'un gène majeur devait être en ségrégation chez ces animaux croisés : l'allèle récessif assurerait aux homozygotes porteurs une teneur de 3,9% contre 1,8% pour les hétérozygotes et les homozygotes non porteurs. Des résultats similaires ont été obtenus par Sanchez et al. (2002) avec des animaux résultant du croisement F2 entre le Duroc et le Large White. Cette approche ne permet pas toutefois de localiser ce gène sur le génome. L'approche QTL a par ailleurs mis en évidence plusieurs zones du génome (sur les chromosomes 1, 2, 4, 6 et X) susceptibles de contenir un gène à effet majeur sur la teneur en lipides intramusculaires (cf. revue de Bidanel et Rothschild, 2002). Récemment, Bidanel et al. (2002) ont détecté un QTL de ce type sur le chromosome 7, dans la même zone qu'un QTL affectant l'adiposité des carcasses. Il s'avère que l'allèle originaire de la race Meishan est associé à une teneur en lipides intramusculaires plus élevée, tout en étant aussi associé à une moindre épaisseur de gras dorsal. L'exploitation d'un tel QTL permettrait de « rompre », au moins partiellement, la liaison génétique positive entre lipides intramusculaires et teneur en gras des carcasses. Cette dernière étude a également mis en évidence dans la même zone du chromosome 7 un QTL affectant l'activité de l'enzyme malique, enzyme impliquée dans la lipogenèse mais dont le gène codant se trouve en fait sur le chromosome 1. Grâce à une carte génétique toujours plus fine et à la cartographie comparée, les travaux s'orientent vers la recherche du ou des gènes responsables d'effets majeurs et en particulier vers l'identification des gènes régulant l'activité de l'enzyme malique. Toutefois, dans cette région du chromosome 7 se trouvent également le complexe majeur d'histocompatibilité du porc (système SLA) et donc de très nombreux gènes candidats.

5. Autres caractères de qualité

La variabilité génétique d'autres caractères ayant trait à la qualité du produit porc ont fait l'objet de travaux de recherche dans les deux dernières décennies, mais sans qu'ils aient débouché pour le moment sur une véritable prise en considération de ces caractères dans les programmes d'amélioration génétique. Des travaux sont entrepris pour déterminer la variabilité de la composante myofibrillaire des caractéristiques musculaires et leurs relations avec les qualités de la viande. Les muscles sont en effet constitués d'une proportion variable de fibres très nettement différenciées quant à leur propriété contractile et leur métabolisme énergétique. De ce fait les caractéristiques biochimiques (stocks de composés énergétiques et équipement enzymatique) du muscle et les qualités de la viande qui leurs sont associées varient notablement en fonction de la proportion de ces fibres (Karlsson et al., 1999). A l'heure actuelle il n'existe encore que très peu de résultats sur le déterminisme génétique de ces caractéristiques musculaires, si ce n'est l'étude de Larzul et al. (1997). Ces travaux ne permettent pas pour l'instant de conclure sur l'utilité d'inclure des mesures sur les fibres musculaires dans les

programmes de sélection en vue d'améliorer la qualité de la viande de porc. Mentionnons également les travaux visant à l'estimation des paramètres génétiques des caractéristiques de composition chimique du gras de porc, qui sont impliquées dans le risque d'apparition de « gras mou » (Maignel et al., 1998) et la série d'études sur le déterminisme génétique de l'odeur sexuelle de la viande de porc mâle entier (« *boar taint* »), abordé sous l'angle de la teneur en androsténone du tissu gras (Fouilloux et al., 1997 ; Sellier et al., 2000). Plus récemment, il a été montré qu'une variabilité génétique existe pour la prédisposition à un phénomène connu sous le nom de « viande déstructurée », qui touche principalement la musculature profonde du jambon et se traduit notamment par une augmentation des pertes au tranchage du jambon cuit (Franck et al., 2000 ; Le Roy et al., 2001 ; Bouffaud et al., 2002).

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

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

1. Qualités sensorielles

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

2. Qualités technologiques

L'utilisation d'une proportion accrue de la viande de volaille dans les industries de découpe et de transformation conduit à étudier les possibilités d'améliorer les qualités technologiques par la voie génétique. L'aptitude la plus importante concerne le rendement lors de la transformation. La tenue et les qualités organoleptiques du produit transformé sont également à prendre en compte dans ce nouveau contexte. Le rendement technologique dépend étroitement de la capacité de rétention en eau des protéines musculaires, que ce soit au niveau de la viande fraîche vendue en barquette ou au moment de la cuisson du produit élaboré. Dans une étude menée en site industriel, Fernandez et al. (2002) ont montré le rôle prépondérant joué par l'évolution du pH post-mortem lors de la fabrication de « Blanc de Dinde » ou de « Jambon de Dinde ». Une chute trop rapide du pH conduit à des rendements à la transformation significativement plus faibles et à des pertes d'exsudat plus élevées, comme cela existe chez le porc avec les viandes PSE (pale, soft and exudative) (Sellier, 1998).

Les comparaisons de souches permettent une première approche du déterminisme génétique des qualités de la viande et des caractéristiques musculaires associées. Berri et al. (2001) rapportent chez le poulet les résultats d'une expérience de sélection divergente sur la croissance, le rendement en filet et le gras abdominal et ceux d'une comparaison d'une souche commerciale sélectionnée depuis plus de 25 ans avec une souche témoin. Les résultats de ces deux comparaisons concordent aussi bien pour les mesures de la qualité technologique que pour celles des caractéristiques musculaires. Les oiseaux avec la plus forte croissance musculaire ont une viande significativement plus claire. Alors qu'il est généralement observé une relation positive entre clarté et perte d'exsudat d'une part et une relation négative entre clarté et pH d'autre part, aucune différence de perte d'exsudat

n'est observée et la viande de ces oiseaux a un pH ultime significativement plus élevé. La différence de clarté est en partie explicable par la moindre teneur en pigments de leur muscle, qui est d'ailleurs moins rouge. Par ailleurs, du fait d'un pH plus élevé, la viande des oiseaux avec la plus forte croissance musculaire n'apparaît nullement du type PSE, comme pouvait le laisser craindre sa couleur plus pâle. Au niveau histologique Rémignon et al. (1995) et Berri (cité par Le Bihan, 2001) ont montré que la sélection pour augmenter la croissance musculaire était essentiellement due à un accroissement de la taille des fibres musculaires sans modification de leur typologie moyenne. Dans la première expérience citée, un nombre plus élevé de fibres a également été observé dans la lignée à forte croissance.

3. Paramètres génétiques

Des premières estimations des paramètres génétiques des qualités technologiques et des caractéristiques musculaires ont été obtenues par Le Bihan-Duval (2001) à partir de plus de 1000 poulets de l'expérience de sélection rapportée par Berri et al. (2001) ci-dessus. Les qualités technologiques de la viande concernaient le pH, à 15 minutes post mortem et à 24 heures, la couleur (clarté, intensités dans le rouge et dans le jaune) et la perte d'exsudat. Tous ces caractères présentent des coefficients d'héritabilité élevés, entre 0.35 et 0.57, du même ordre de grandeur que ceux des caractères de production. Des actions de sélection efficaces peuvent donc être envisagées si ces caractères sont utilisés comme critères de sélection. De très fortes corrélations génétiques ont été estimées avec le pH ultime d'une part qui s'oppose aux mesures de clarté et de perte d'exsudat d'autre part ($rg=-0,91$ et $rg=-0,83$ respectivement). Ces valeurs confirment l'impact de l'amplitude de la chute du pH post mortem sur la couleur et la capacité de rétention en eau et sont encore plus marquées que les corrélations génétiques estimées chez le porc : $rg=-0,53$ et $rg=-0,71$ en moyenne (Sellier, 1998). Une sélection sur le pH ultime représente donc un moyen sûr pour éviter l'apparition de viandes pâles et exsudatives et améliorer la capacité de rétention en eau. Le rendement lors de la cuisson de la viande de volaille étant de plus en plus important pour la filière, il est prévu de compléter la présente étude par l'estimation des relations génétiques de ce rendement technologique avec les caractères étudiés jusqu'à présent.

Les corrélations génétiques estimées sont particulièrement instructives quant aux possibilités de modifier conjointement les caractères de production et les qualités technologiques de la viande. En effet si les trois caractéristiques technologiques précédentes apparaissent pratiquement indépendantes de la croissance et du rendement en filet, elles sont génétiquement liées au potentiel génétique d'engraissement. Les oiseaux avec le plus fort potentiel d'engraissement ont un pH ultime plus bas, une viande plus claire et une plus forte perte d'exsudat : $rg=-0,54$ $rg=0,50$ et $rg=0,29$ respectivement. Ces estimations sont actuellement les seules disponibles et ne suggèrent donc pas d'antagonisme génétique entre caractères de production et qualité de la viande chez le poulet. Elles diffèrent notablement de ce qui se passe chez le porc où elles sont de $rg=0,15$ $rg=-0,21$ et $rg=-0,10$ en moyenne respectivement (Sellier, 1998). Ces valeurs très spécifiques peuvent expliquer que les lignées sélectionnées pour la croissance musculaires ne donnent pas de viande de type PSE, puisque qu'une sélection conduisant à une réduction du gras abdominal doit induire un accroissement du pH ultime du fait de la forte corrélation négative entre ces deux caractères. Ces paramètres génétiques ont toutefois été obtenus dans des conditions expérimentales favorables qui ont limité l'incidence des problèmes de qualité consécutifs à des stress avant abattage. Or en conditions industrielles d'abattage l'incidence des défauts de qualité n'est pas négligeable. L'estimation des paramètres génétiques des qualités technologiques de la viande de volaille apparaît donc nécessaire dans ces conditions industrielles. Une première étude a ainsi été menée en production de viande de dinde (Le Bihan-Duval et al., 2002). La variabilité génétique apparente de tous les caractères est plus faible qu'en conditions expérimentales, surtout pour les mesures de qualité technologique (pH et couleur) avec des h^2 inférieures à 0,20. Une corrélation génétique très fortement négative ($rg = -0,80$) est obtenue entre pH à 20 minutes post mortem et clarté de la viande, résultat classique décrit dans le cas du syndrome PSE. Dans cette étude également, l'augmentation du niveau génétique pour les performances de croissance et de développement musculaire n'apparaît pas associée à une dégradation de la qualité. Il est nécessaire de poursuivre ces travaux en intégrant la susceptibilité au stress qui peut interagir significativement sur l'aptitude à produire une viande de qualité.

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

La sélection des aptitudes bouchères du lapin porte actuellement principalement sur la vitesse de croissance post sevrage, c'est à dire sur une phase de croissance relativement précoce. L'héritabilité de ce caractère, environ 0.3 (revue de Khalil et al., 1986) et les différentiels de sélection applicables sont suffisamment élevés, pour obtenir des progrès génétiques significatifs dans diverses expériences de sélection (Estany et al., 1992 ; Piles et al., 2000 ; Gondret et al., 2002). La sélection a également été efficace chez les sélectionneurs. En effet, l'âge d'abattage pratiqué en France est passé de 12 semaines avant 1989 à 10 semaines actuellement, pour un poids d'abattage qui est resté d'environ 2,4 kg.

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

Chez le lapin il n'existe que de très rares estimations des paramètres génétiques des qualités de la viande et des caractéristiques musculaires associées dans les populations exploitées pour la production. Par contre il existe un certain nombre d'expériences de sélection dans lesquelles ont été mesurées les réponses corrélées sur les caractéristiques musculaires ou les qualités de la viande. Pla et al. (1998) et Piles et al. (2000) ont montré que lorsque la comparaison se fait à poids constant, la sélection sur la vitesse de croissance induit une réduction de la teneur en lipides intramusculaires et une augmentation du pH, corrélativement avec la réduction d'âge. Ces résultats mettent également en évidence une tendance pour des pertes d'eau à la cuisson accrues, malgré un pH plus élevé, et pour une viande plus dure, malgré l'âge plus jeune. Par ailleurs, Gondret et al. (2002) ont montré que la teneur en lipides intramusculaires ne change pas, bien que la proportion de gras péri rénal augmente lorsque la comparaison se fait à âge constant. Leurs résultats montrent que l'amélioration de la croissance musculaire est liée à une augmentation de la taille des fibres (hypertrophie) sans augmentation de leur nombre et sans modification de la proportion des différents types de fibres musculaires. Enfin aucune différence n'a été observée sur le pH final, la couleur, la capacité de rétention en eau et sur la force de cisaillement de la viande crue. Ces derniers résultats obtenus à âge constant permettent d'analyser les modifications des composantes biologiques de la croissance musculaire et devraient être complétés par des études à poids constant pour quantifier l'impact réel sur les qualités de la viande en situation de production, c'est à dire lorsqu'il faut réduire l'âge d'abattage à la suite d'une amélioration génétique de la croissance. Pour l'instant il n'existe pas de programme de détection de QTL sur les qualités de la viande, l'essentiel des efforts étant portés sur la mise au point de la mesure des caractéristiques musculaires et des qualités de la viande pour en étudier la variabilité individuelle et pour déterminer de nouveaux critères de sélection.

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

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

Les races à viande spécialisées, exploitées en race pure en France, sont essentiellement sélectionnées, à travers le contrôle de performances en ferme, sur la production de veaux sevrés, c'est à dire sur des aptitudes qui s'expriment chez l'animal jeune (croissance, morphologie) et sur des aptitudes maternelles (reproduction, allaitement). Ces aptitudes sont peu ou pas corrélées avec les aptitudes bouchères pendant l'engraissement ou à l'abattage. Seuls les taureaux d'insémination artificielle font l'objet d'une sélection sur ces aptitudes bouchères d'abord en station de contrôle individuel (croissance, efficacité alimentaire et conformation bouchère en vif), puis en station de contrôle sur descendance (croissance, rendement à l'abattage et conformation bouchère des carcasses). En utilisant des données commerciales recueillies en abattoirs, il a été montré que cette sélection était efficace pour améliorer le poids de carcasse (Fouilloux et al., 2002). En testant 60 taureaux Charolais extrêmes (30 supérieurs et 30 inférieurs) sélectionnés parmi 510 contrôlés en stations de contrôle individuel, Renand et al. (1998) ont montré qu'une sélection sur un indice combinant la croissance et l'efficacité alimentaire permettait d'améliorer la croissance musculaire sans modifier celle des dépôts adipeux. La sélection pour améliorer le rapport muscle/gras pourrait s'intensifier, si la méthode d'estimation *in vivo* de la composition corporelle basée sur la vitesse des ultrasons était effectivement mise en place (Renand et Fisher, 1997).

1. Réponses potentielles sur les qualités de la viande d'une sélection sur la croissance musculaire

Actuellement aucune évaluation et donc aucune sélection n'est réalisée sur les qualités de la viande. Faute de mesures de ces qualités il n'est pas possible de prévoir leur évolution suite à la sélection pratiquée dans les stations de contrôle individuel pour améliorer la croissance musculaire. Pour fournir des éléments de réponse,

l'expérience citée ci-dessus a été mise en place de façon à estimer les paramètres génétiques des aptitudes bouchères conjointement avec ceux de quelques caractéristiques musculaires susceptibles d'être en relation avec les qualités de la viande (Renand et al., 1994 ; Gamand, 1998). Les relations génétiques sont peu marquées avec la croissance en vif, mais nettement plus avec la composition du croît. A la vue des corrélations génétiques, une sélection pour accroître la masse musculaire au dépens des dépôts adipeux devrait se traduire par une réduction des lipides intramusculaires, des pigments et du diamètre des fibres musculaires et par une augmentation du pH et de la solubilité du collagène. Les relations avec le type de fibre sont nettement moins marquées. Quelles conséquences peuvent avoir ces modifications attendues des caractéristiques musculaires sur les qualités de la viande, sachant que seules les qualités organoleptiques sont concernées ?

Dans cette expérience les relations phénotypiques entre texture, flaveur et jutosité d'une part et les caractéristiques musculaires du muscle long dorsal d'autre part ont été évaluées (Renand et al., 2001). Ces relations sont relativement modestes puisque les coefficients de corrélation ne dépassent pas $r=0,40$, ce qui est généralement le cas dans ce type d'étude. Sur ces jeunes bovins de boucherie, des taurillons de 17 mois en moyenne et relativement maigres, la flaveur dépend en premier lieu de la teneur en lipides intramusculaires ($r=0,35$). La tendreté dépend essentiellement de deux composantes : la taille des fibres et le collagène. Des fibres de petite taille, une moindre teneur en collagène et un collagène plus soluble sont favorables à la tendreté. Une relation négative a également été mise en évidence avec le pH. Une tendance existe pour que les animaux dont le métabolisme du muscle long dorsal est plus oxydatif aient une viande qui mature moins vite et qui est donc plus dure. Enfin il n'existe aucune relation entre tendreté et lipides intramusculaires. Par ailleurs, aucune relation n'a été mise en évidence entre jutosité et caractéristiques musculaires. Ces relations ont été confirmées, quoique un peu moins marquées, dans une étude réalisée sur des jeunes bovins de races Aubrac, Gasconne et Salers (Renand et al., 2002). Ainsi, mise à part la réponse corrélée sur le pH, les relations génétiques entre composition de la carcasse et caractéristiques musculaires d'une part et les relations phénotypiques entre ces dernières et les qualités organoleptiques d'autre part, indiquent qu'une sélection pour accroître le rapport muscle/gras doit avoir un effet favorable sur la tendreté mais défavorable sur la flaveur, de même que sur la couleur.

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

2. Sélectionner pour améliorer la tendreté ?

La tendreté est très certainement le critère de qualité le plus important à améliorer chez les bovins. Elle diffère notablement entre muscles. Or il est difficilement envisageable d'évaluer d'autres muscles que le long dorsal qui est le muscle de référence, bien que les relations entre muscles sont loin d'être parfaites : corrélations phénotypiques de $r_p=0,00$ à $r_p=0,56$ pour la force de cisaillement du long dorsal avec celle de neuf autres muscles (Shackelford et al., 1995) ; corrélation génétique de $r_g=0,34$ entre les forces de cisaillement mesurées sur le long dorsal et le semi tendineux de plus de 3700 jeunes bovins (Johnston et al., 2001). La principale source de variation de la tendreté entre muscle est liée à la teneur et à la solubilité du collagène. Pour un même muscle, mais entre animaux, Dikeman et al., 1986 ; Seideman et al., 1987 ; Whipple et al., 1990a ; Harris et al., 1992 ; Shackelford et al., 1992 ne mettent en évidence aucun effet du collagène sur la tendreté. Le fait de travailler avec des animaux castrés et avec des températures de cuisson élevées réduit très certainement l'impact du collagène sur la tendreté. Dans les études génétiques de ces pays cette composante n'est donc jamais prise en considération. Pour une production de taurillons la composante collagénique serait certainement à prendre en compte du fait de son impact sur la tendreté comme cela a été montré dans l'étude rapportée plus haut et de l'existence d'une variabilité génétique non négligeable de sa teneur et de sa solubilité (Renand et al., 1994 ; Gamand, 1998).

La tendreté de la viande mesurée soit directement par un jury de dégustation, soit indirectement par la force de cisaillement présente une variabilité génétique suffisamment élevée pour être sélectionnée : $h^2= 0,20-0,25$ en moyenne (revues de Bertrand et al., 2001 et de Burrow et al., 2001). Toutefois seule la mesure de la force de cisaillement pourrait éventuellement être réalisée lors d'un testage sur descendance, mais à un coût élevé. En France, au début des années 80, une mesure de la force de cisaillement sur viande fraîche était réalisée dans des programmes de testage. Bien qu'une variabilité génétique non négligeable ait été mise en évidence : $h^2=0,30$ (Renand, 1985) cette mesure a été abandonnée car trop coûteuse et non valorisée par la filière. Aux Etats Unis, seule la race Brahman se donne les moyens pour tester quelques taureaux sur la force de cisaillement

puisque les animaux de type *Bos indicus* ont une viande particulièrement dure comparativement aux animaux de type *Bos taurus* (Koch et al., 1982 ; Crouse et al., 1989). Ces études ont mis en évidence que l'origine de cette dureté était due à une plus forte activité de la calpastatine, un inhibiteur du système protéolytique des calpaïnes (Whipple et al., 1990b ; Shackelford et al., 1991). A la suite de ces études, une mesure de l'activité de la calpastatine a été mise au point et des paramètres génétiques estimés. Trois études présentent des héritabilités élevées : $h^2=0,53$ en moyenne et des corrélations génétiques élevées avec la force de cisaillement : $r_g=0,76$ en moyenne (Shackelford et al., 1994 ; Wulf et al., 1996 ; Kim et al., 1998), alors qu'une quatrième étude a conclu qu'une telle mesure ne serait pas utile (O'Connor et al., 1997). Quoiqu'il en soit, une telle mesure n'a pas passé le stade expérimentale et n'a pas été intégrée dans les programmes d'évaluation des reproducteurs.

En Amérique du Nord, la grille de paiement des carcasses intègre une note de persillée (marbling) : les catégories de prix les plus élevées (*choice* et *prime*) correspondent aux teneurs en lipides intramusculaires les plus élevées : 5-8% et 8-11% respectivement. Cette valorisation du gras intramusculaire a comme finalité déclarée l'amélioration de la tendreté. En fait il apparaît que, si elles sont effectivement positives, les relations phénotypiques sont peu élevées entre la teneur en lipides intramusculaires ou de la note de persillé d'une part et la tendreté et la force de cisaillement de la viande d'autre part (corrélations moyennes respectives de $r=0,17$ et $r=-0,19$ citées par Renand et al., 2001). En Australie, une étude à grande échelle sur les préférences des consommateurs, a montré que le degré de satisfaction du consommateur augmente avec le persillé et que la note de tendreté bénéficie de l'appréciation favorable de la flaveur et de la jutosité lorsque le persillé est plus élevé (Egan et al., 2001). Alors que les corrélations phénotypiques sont faibles, les corrélations génétiques sont assez élevées entre la note de persillé d'une part et la note de tendreté ou la force de cisaillement d'autre part : $r_g=0,40$ et $r_g=-0,55$ en moyenne (Bertrand et al., 2001). A l'heure actuelle l'amélioration de la tendreté dans ces pays se base quasi exclusivement, faute de critère de sélection plus direct, sur une sélection indirecte visant à accroître la note de persillé. Le gras intramusculaire constitue en fait une garantie contre les excès de cuisson qui induisent une forte contraction des fibres musculaires et une perte d'eau élevée, d'où une moindre tendreté. Dans ces conditions plus il y a de lipides intramusculaires moins dure et moins sèche sera perçue la viande. Les tests de dégustation dans les études nord américaines ou australiennes se font avec des viande cuites à 70°C à cœur à la différence de l'étude citée plus haut où cette température était de 55°C. Des recherches sont néanmoins menées pour trouver d'autres caractères plus directement impliqués dans les phénomènes de maturation et donc dans la tendreté de la viande.

3. Sélectionner pour accroître les lipides intramusculaires ?

Les bouvillons ou bœufs des études nord américaines ou australiennes sont nettement plus gras que nos taurillons. La relation entre flaveur et lipides intramusculaires est plus faible en moyenne que dans l'étude citée plus haut $r=0,16$ (valeur citée par Renand et al., 2001). Cette différence peut s'expliquer par le fait que la relation entre flaveur et teneur en lipides intramusculaires est curvilinéaire. Elle n'est significativement positive que pour de faibles teneurs en lipides (Denoyelle, 1995). En Amérique du Nord et en Australie, sélectionner sur la note de persillé est largement pratiquée non seulement pour améliorer la tendreté mais aussi pour garantir une flaveur marqué.

Les carcasses étant systématiquement notées sur le persillé, les taureaux nord américains et australiens disposent d'une évaluation sur ce caractère simultanément à l'évaluation sur la carcasse. Les estimations de l'héritabilité sont plutôt élevées : $h^2=0,46$ en moyenne (Bertrand et al., 2001). L'amélioration conjointe de la composition des carcasses et du persillé est possible si la sélection porte sur un index combiné qui tient compte de la corrélation génétique entre ces deux caractères. Les estimées de cette dernière couvre un large spectre de valeurs avec une moyenne relativement faible en définitive : $r=-0,28$ (Bertrand et al., 2001). Ces auteurs rapportent par exemple qu'en race Angus des progrès génétiques positifs sont observés sur la croissance et le persillé sans modification de l'épaisseur de gras sous cutané, ni du rendement en viande maigre. Une telle note n'existe pas en France. Il faudrait donc mettre en place un dosage des lipides intramusculaires pour sélectionner les taureaux lors de leur testage sur descendance. Une alternative au dosage chimique pourrait être l'utilisation de la spectrophotométrie dans l'infra rouge comme c'est le cas en Australie (Perry et al., 2001). Afin de s'affranchir de l'étape de sélection sur descendance et accroître le nombre de taureaux évalués une méthode d'estimation du persillé *in vivo* à partir d'une échographie du muscle long dorsal a été mise au point (Herring et al., 1998 ; Hassen et al., 1999, 2001). Reverter et al. (2000) ont montré que cette mesure réalisée sur des mâles de 16 mois présentait une corrélation génétique assez élevée avec la teneur en lipides intramusculaires de bœufs apparentés abattus à 16 ou 23 mois : $r_g=0,54$. Sapp et al. (2002) ont montré qu'une sélection phénotypique divergente sur cette mesure réalisée chez de jeunes taureaux de un an de race Angus (3,8% vs 1,7%) avait permis d'obtenir une réponse corrélée significative sur la note de persillé des descendants sans que le poids et l'épaisseur de gras sous cutané de ceux-ci ne diffèrent. Toutefois ces méthodes de sélection du gras intramusculaire sont appliquées sur des populations qui ont déjà des niveaux non négligeables de persillé. Comparativement, les animaux des races à viande spécialisées en France sont plus maigres. A titre de

comparaison, les taurillons des études rapportées plus haut (Renand et al., 2001 ; 2002) n'ont qu'entre 1,6% et 1,8% de lipides intramusculaires en fin d'engraissement entre 16 et 23 mois. La teneur de candidats à la sélection à 13-15 mois est certainement encore plus faible et sa mesure *in vivo* sera d'autant moins précise pour discriminer les animaux. Cette précision serait pourtant d'autant plus nécessaire qu'une sélection pour accroître les dépôts adipeux intramusculaires simultanément à la croissance musculaire devrait tenir compte d'une relation génétique assez élevée entre les premiers et l'adiposité de la carcasse ($rg=0,66$) telle que celle trouvée en race Charolaise (Renand et al., 1994).

4. Recherche de marqueurs moléculaires

En l'absence de critères de sélection effectivement utilisables dans les programmes d'amélioration génétiques, on peut espérer pratiquer quelque sélection sur les qualités de la viande si des marqueurs moléculaires sont mis en évidence dans les races à viande. L'exemple le mieux connu concerne l'hypertrophie musculaire (mh) chez les bovins qui a un effet marqué sur les qualités des carcasses et de la viande : rendement musculaire accru, réduction des dépôts adipeux et du squelette, viande plus claire, avec du collagène plus soluble et un plus grand nombre de fibres musculaires (Ménissier, 1982). Des mutations au sein du gène de la myostatine sur le chromosome 2 sont à l'origine de ces phénomènes (Grobet et al., 1998). La sélection directe sur ce gène est désormais possible et son exploitation ou élimination dépendent de la politique des organismes raciaux.

Le développement de la carte génétique des bovins avec l'identification de plus de 2000 marqueurs a permis la mise en place de plusieurs programmes de détection de QTL. Or à ce jour seules deux équipes de l'USDA publient des résultats sur d'éventuels QTL (Keele et al., 1999 ; Stone et al., 1999 ; Casas et al., 2000 ; MacNeil et al., 2002). Des QTL potentiels sur les performances de croissance, d'abattage, de persillé et éventuellement de force de cisaillement ont ainsi détectés un peu partout sur le génôme, sans que des zones ne ressortent avec évidence si ce n'est le chromosome 5 qui apparaît impliqué dans plusieurs QTL ségréguant dans plusieurs familles de référence de ces programmes. Stone et al. (1999) notent qu'un de ces QTL est localisé sensiblement dans la même région du chromosome 5 que le gène de l'IGF1 (Kappes et al., 1997) alors que Moody et al. (1996) ont trouvé une association entre IGF1 et croissance dans une population Hereford. Les résultats des deux autres grandes expériences menées par le CSIRO en Australie et l'A&M University au Texas n'ont pas été publiés si ce n'est une communication de la première équipe sur 5 possibles QTL affectant le poids à la naissance (Davis et al., 1998). Les QTL détectés dans ces programmes ne sont pas directement utilisables car à chaque fois détectés dans des familles F2 issues de pères eux même croisés entre races différentes.

Le stade suivant est la recherche de marqueurs suffisamment proches du gène causal ou si possible celui-ci dans les races pures afin de les utiliser directement en utilisant le déséquilibre de liaison. C'est ce qui a été mis en place en Australie avec la seconde phase du programme « Cooperative Research Centre for Cattle and Beef Industry » (Arthur, communication personnelle) et aux Etats Unis avec le programme « Carcass Merit Project » (Bertrand et al., 2001). Dans les deux cas il s'agit d'étudier plus finement le polymorphisme intra race de régions du génôme dans lesquelles des QTL ont été détectés. Dans le projet américain 11 QTL sont ainsi étudiés (6 pour la force de cisaillement, 3 pour le persillé, 1 pour la taille du muscle long dorsal et 1 pour la tendreté) à partir de 50 descendants de 10 taureaux. Près de 8000 descendants de pères de différentes races et engraisés dans différentes conditions ont été contrôlés dans le projet Australien. C'est ainsi que par une étude d'association, l'équipe australienne a montré que le gène de la thyroglobuline était très certainement le gène responsable du QTL sur le persillé détecté sur le chromosome 14. Ce résultat n'a pas été publié dans une revue scientifique mais breveté sous le nom de « GeneSTAR Marbling ». Cette équipe annonce la mise sur le marché prochaine d'un marqueur de la tendreté. Dans tous les cas, cette approche de génotypage sélectif permet de cerner plus précisément le gène responsable d'un QTL et sera à terme plus efficace que la démarche gène candidat. C'est ainsi que l'équipe de l'USDA de Clay Center suggère que le gène d'une protéase (CAPN1) puisse être le gène candidat pour expliquer le QTL sur la tendreté qu'ils ont détecté sur le chromosome 29 (Smith et al., 2000). Par contre, à titre d'exemple, la démarche gène candidat n'a pas permis de mettre en relation un polymorphisme au sein du gène de la calpastatine d'une part et l'activité de cette dernière et la dureté de la viande, d'autre part (Lonergan et al., 1995).

Conclusion

L'amélioration génétique des qualités de la viande doit se raisonner en fonction du système de production. Il est clair que les problèmes auxquels sont confrontés les filières ne sont pas du tout les mêmes lorsqu'il s'agit de porcs ou de volaille d'une part et de bovins d'autre part. Les premiers sont essentiellement concernés par les qualités technologiques du fait de la part prépondérante de la transformation. Des réponses génétiques à des défauts majeurs ont été apportées et le maintien d'une pression de sélection sur cette qualité est possible grâce à l'enregistrement en routine de prédicteurs de celle ci en abattoirs. Pour les qualités organoleptiques de ces deux espèces, les études portent sur la compréhension des mécanismes mis en jeu, en

particulier le rôle des lipides intramusculaires et la recherche de critères prédictifs. Dans le cas de la volaille, une première solution a consisté à mettre en place des systèmes de production drastiquement différents avec des âges d'abattage plus élevés.

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

Chez les bovins, la commercialisation de la viande en frais et le stade de maturité nettement plus avancé que dans les autres espèces placent la tendreté comme qualité prioritaire à améliorer. Ce caractère étant difficile à mesurer en routine, l'espoir réside dans la recherche de gènes marqueurs utilisables pour une sélection directe. Il est donc nécessaire de trouver un ou des gènes responsables ou des marqueurs très proches pour exploiter le déséquilibre de liaison au sein des populations exploitées en France. Toutefois cette démarche se heurte à la pauvreté des résultats publiés dans le domaine public et à la difficulté d'obtenir des données phénotypiques pertinentes pour étudier finement des régions du génome ou tester d'éventuels gènes candidats mis en évidence dans d'autres études.

Références bibliographiques

- Baas T.J., Newcom D.W., 2002. *Proc 7th World Congr. Geet. Applied Livest. Prod.*, CD-ROM, communication n°03-10.
- Berri C., Wacrenier N., Millet N., Le Bihan-Duval E., 2001. *Poultry Sci.*, 80, 833-838.
- Bertrand J.K., Green R.D., Herring W.O., Moser D.W., 2001. *J. Anim. Sci.*, 79 E. Suppl., E190-E200.
- Bidanel J.P., Rothschild M.F., 2002. *Pig News and Information*, 23, 39N-53N.
- Bidanel J.P., Milan D., Renard C., Gruand J., Mourot J., 2002. *Proc 7th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.*, CD-ROM, communication n°03-13.
- Bouffaud M., Desautels-Sawadogo C., Tribout T., Boulard J., Lagant H., Coudurier B., Sellier P., 2002. *Journées Rech. Porcine en France*, 34, 1-6.
- Burrow H.M., Moore S.S., Johnston D.J., Barendse W., Bindon B.M., 2001. *Austr. J. Exp. Agric.*, 41, 893-919.
- Casas E., Shackelford S.D., Keele J.W., Stone R.T., Kappes S.M., Koohmaraie M., 2000. *J. Anim. Sci.*, 78, 560-569.
- Christian L.L., 1972. In *Proceedings of the pork quality symposium*, ed R.G. Cassens, F. Giesler, Q. Kolb.
- Crouse J.D., Cundiff L.V., Koch R.M., Koohmaraie M., Seideman S.C., 1989. *J. Anim. Sci.*, 67, 2661-2668.
- Davis G.P., Hetzel D.J.S., Corbet N.J., Scacheri S., Lowden S., Renaud J., Mayne C., Stevenson R., Moore S.S., Byrne K., 1996. *Proc 6th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.*, 26, 441-444.
- Denoyelle C., 1995. *Viandes et Produits Carnés*, 16, 89-92.
- Dikeman M.E., Reddy G.B., Arthaud V.H., Tuma H.J., Koch R.M., Mandigo R.W., Axe J.B., 1986. *J. Anim. Sci.*, 63, 92-101.
- Ducos A., Garreau H., Bidanel J.P., Le Tiran M.H., Breton T., Flého T., Runavot J.P., 1995. *Journées Rech. Porcine en France*, 27, 135-142.
- Egan A.F., Ferguson D.M., Thompson J.M., 2001. *Austr. J. Exp. Agric.*, 41, 855-859.
- Eikelenboom G., Minkema D., 1974. *Tijdschr. Diergeneesk.*, 99, 421-426.
- Estany J., Camacho J., Baselga M., Blasco A., 1992. *Genet. Sel. Evol.*, 24, 527-537.
- Estrade M., Vignon X., Rock E., Monin G., 1993. *Comp. Biochem. Physiol.*, 104B, 321-326.

- Fernandez X., Monin G., Talmant A., Mourot J., Lebret B., Bernard P., Gilbert S., Sirami J., Malter D., 1996. *Journées Rech. Porcine en France*, 28, 163-170.
- Fernandez X., Monin G., Talmant A., Mourot J., Lebret B., 1999. *Meat Sci.*, 53, 59-65.
- Fernandez X., Santé V., Baeza E., Le Bihan-Duval E., Berri C., Rémygnon H., Babilé R., Le Pottier G., Astruc T., 2002. *British Poultry Sci.*, 43, 245-252.
- Fouilloux M.N., Le Roy P., Gruand J., Renard C., Sellier P., Bonneau M., 1997. *Genet.Sel. Evol.*, 29, 357-366.
- Fouilloux M.N., Renand G., Laloë D., 2001. *Renc. Rech. Ruminants*, 8, 341-344.
- Franck M., Monin G., Legault C., 2000. *Journées Rech. Porcine en France*, 32, 345-349.
- Fujii J., Otsu K., Zorzato F., De Leon S., Khanna V.K., Weiler J.E., O'Brien P.J., Mac Lennan D.H., 1991. *Science*, 253, 448-451.
- Gamand R., 1998. Mémoire de fin d'études d'Ingénieur, ENSA Rennes.
- Gondret F., Combes S., Larzul C., de Rochambeau H., 2002. *Livest. Prod. Sci.*, 76, 81-89.
- Grobet L., Poncelet D., Royo L.J., Brouwers B., Pirottin D., Michaux C., Ménissier F., Zanotti M., Dunner S., Georges M., 1997. *Mamm. Genome*, 9, 210-213.
- Guéblez R., Le Maitre C., Jacquet B., Zert P., 1990. *Journées Rech. Porcine en France*, 22, 89-96.
- Harris J.J., Miller R.K., Savell J.W., Cross H.R., Ringer L.J., 1992. *J. Food Sci.*, 57, 6-9.
- Hassen A., Wilson D.E., Amin V.R., Rouse G.H., 1999. *J. Anim. Sci.*, 77, 1335-1340.
- Hassen A., Wilson D.E., Amin V.R., Rouse G.H., Hays, C.L., 2001. *J. Anim. Sci.*, 79, 11-18.
- Herring H.O., Kriese L.A., Bertrand J.K., Crouch J., 1998. *J. Anim. Sci.*, 76, 364-370.
- Jacquet B., Sellier P., Runavot J.P., Brault D., Houix Y., Perrocheau C., Gogué J., 1984. *Journées Rech. Porcine en France*, 16, 49-58.
- Janss L.L.G., Van Arendonk J.A.M., Brascamp E.W., 1997. *Genetics*, 145, 395-408.
- Johnston D.J., Reverter A., Robinson D.L., Ferguson D.M., 2001. *Austr. J. Exp. Agric.*, 41, 991-996.
- Judge M.D., 1972. In *Proceedings of the pork quality symposium*, ed R.G. Cassens, F. Giesler, Q. Kolb.
- Kappes S.M., Keele J.W., Stone R.T., MacGraw R.A., Sonstegard T.S., Smith T.P.L., Lopez-Corrales N.L., Beattie C.W., 1997. *Genome Res.*, 7, 235-249.
- Karlsson A.H., Klont R.E., Fernandez X., 1999. *Livest. Prod. Sci.*, 60, 255-269.
- Keele J.W., Shackelford S.D., Kappes S.M., Koohmaraie M., Stone R.T., 1999. *J. Anim. Sci.*, 77, 1364-1371.
- Khalil M.H., Owen J.B., Afifi E.A., 1986. *Anim. Breed. Abst.*, 54, 725-749.
- Kim J.J., Davis S.K., Sanders J.O., Turner J.W., Miller R.K., Savell J.W., Smith S.B., Taylor J.F., 1998. *Proc 6th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.*, 25, 173-176.
- Koch R.M., Dikeman M.E., Crouse J.D., 1982. *J. Anim. Sci.*, 54, 35-45.
- Koohmaraie M., Shackelford S.D., Wheeler T.L., Lonergan S.M., Doumit M.E., 1995. *J. Anim. Sci.*, 73, 3596-3607.
- Larzul C., Le Roy P., Guéblez R., Talmant A., Gogué J., Sellier P., Monin G., 1997a. *J. Anim. Breed. Genet.*, 114, 309-320.
- Larzul C., Lefaucheur L., Ecolan P., Gogué J., Talmant A., Sellier P., Le Roy P., Monin G., 1997b. *J. Anim. Sci.*, 75, 3126-3137.
- Larzul C., Le Roy P., Sellier P., Jacquet B., Gogué J., Talmant A., Vernin P., Monin G., 1998. *Journées Rech. Porcine en France*, 30, 81-85.
- Larzul C., Le Roy P., Gogué J., Talmant A., Jacquet B., Lefaucheur L., Ecolan P., Sellier P., Monin P., 1999. *Genet. Sel. Evol.*, 31, 61-76.
- Le Bihan-Duval E., Mignon-Grasteau S., Millet N., Beaumont C., 1998, *British Poultry Sci.*, 39, 346-353.
- Le Bihan-Duval E., 2001. *Proc. 12èmes Journ. Techn.*, SASSO.

- Le Bihan-Duval E., Berri C., Baeza E., Millet N., Beaumont C., 2001. *Poultry Sci.*, 80, 839-843.
- Le Bihan-Duval E., Berri C., Baeza E., Duclos M., Santé V., Rémignon H., Le Pottier G., Bentley J., Fernandez X., 2002. *Proc 7th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.*, CD-ROM, communication n°11-14.
- Le Roy P., Naveau J., Elsen J.M., Sellier P., 1990. *Genet. Research*, 55, 33-40.
- Le Roy P., Juin H., Caritez J.C., Billon Y., Lagant H., Elsen J.M., Sellier P., 1996. *Journées Rech. Porcine en France*, 28, 53-56.
- Le Roy P., Larzul C., Gogué J., Talmant A., Monin G., Sellier P., 1998. *Genet. Sel. Evol.*, 30, 469-480.
- Le Roy P., Monin G., Kerisit R., Jeanot G., Caritez J.C., Amigues Y., Lagant H., Boulard J., Billon Y., Elsen J. M., Sellier P., 2001. *Journées Rech. Porcine en France*, 33, 103-110.
- Lonergan S.M., Ernst C.W., Bishop M.D., Calkins C.R., Koohmaraie M., 1995. *J. Anim. Sci.*, 73, 3608-3612.
- MacNeil M.D., Grosz M.D., 2002. *J. Anim. Sci.*, 80, 2316-2324.
- Maignel L., Guéblez R., Bardinal M., Garreau H., Bidanel J.P., Sellier P., 1998. *Journées Rech. Porcine en France*, 30, 73-80.
- Ménissier F., 1982. *Current Topics Vet. Med. Anim. Sci.*, 16, 23-53.
- Milan D., Le Roy P., Woloszyn N., Caritez J.C., Elsen J.M., Sellier P., Gellin J., 1995. *Genet. Sel. Evol.*, 27, 195-199.
- Milan D., Jeon J.T., Looft C., Amarger V., Robic A., Thelander M., Rogel-Gaillard C., Paul S., Iannucelli N., Rask L., Ronne H., Lundström K., Reinsch N., Gellin J., Kalm E., Le Roy P., Chardon P., Andersson L., 2000. *Science*, 288, 12481251.
- Monin G., Sellier P., 1985. *Meat Sci.*, 13, 49-63.
- Monin G., Larzul C., Le Roy P., Culioli J., Mourot J., Rousset-Akrim S., Talmant A., Touraille C., Sellier P., 1999. *J. Anim. Sci.*, 77, 408-415.
- Moody D.E., Pomp D., Newman S., MacNeil M.D., 1996. *J. Anim. Sci.*, 74, 1784-1793.
- Naveau J., 1986. *Journées Rech. Porcine en France*, 18, 265-276.
- O'Connor S.F., Tatum J.D., Wulf D.M., Green R.D., Smith G.C., 1997. *J. Anim. Sci.*, 75, 1822-1830.
- Ollivier L., Sellier P., Monin G., 1975. *Ann. Génét. Sél. Anim.*, 7, 159-166.
- Perry D., Shorthose W.R., Ferguson D.M., Thompson J.M., 2001. *Austr. J. Exp. Agric.*, 41, 953-957.
- Piles M., Blasco A., Pla M., 2000. *Meat Sci.*, 54, 347-355.
- Pla M., Guerrero L., Guardia D., Oliver M.A., Blasco A., 1998. *Livest. Prod. Sci.*, 54, 115-123.
- Pollock D.L., 1997. *Poultry Sci.*, 76, 1131-1133.
- Rabot C., Rousseau F., Dumont J.P., Rémignon H., Gandemer G., 1996. *Viandes Prod. Carnés*, 17, 17-22.
- Rémignon H., Gardahaut M.F., Marche G., Ricard F.H., 1995. *J. Muscle Res. Cell Motil.*, 16, 95-102.
- Renand G., Berge P., Picard B., Robelin J., Geay Y., Krauss D., Ménissier F., 1994. *Proc 5th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.*, 19, 446-449.
- Renand G., Fisher A.V., 1997. *Livest. Prod. Sci.*, 51, 205-213.
- Renand G., Fouilloux M.N., Ménissier F., 1998. *Proc 6th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.*, 23, 77-80.
- Renand G., Picard B., Touraille C., Berge P., Lepetit J., 2001. *Meat Sci.*, 59, 49-60.
- Renand G., Havy A., Turin F., 2002. *INRA Prod. Anim.*, 15, 171-183.
- Reverter A., Johnston D.J., Graser H.U., Wolcott M.L., Upton W.H., 2000. *J. Anim. Sci.*, 78, 1786-1795.
- Ricard F.H., 1975. *Ann. Génét. Sél. Anim.*, 4, 427-444.
- Sanchez M.P., Le Roy P., Griffon H., Caritez J.C., Fernandez X., Legault C., Gandemer G., 2002. *Journées Rech. Porcine en France*, 34, 39-43.
- Sapp R.L., Bertrand J.K., Pringle T.D., Wilson D.E., 2002. *J. Anim. Sci.*, 80, 2017-2022.

- Saugère D., Runavot J.P., Sellier P., 1989. *Journées Rech. Porcine en France*, 21, 335-344.
- Schwörer D., Hofer A., Lorenz D., Rebsamen A., 2000. *EAAP Publ.*, 100, 69-72.
- Seideman S.C., Koohmaraie M., Crouse J.D., 1987. *Meat Sci.*, 20, 281-291.
- Sellier P., 1998. In *The Genetics of the Pig*, Eds M.F. Rothschild and A. Ruvinsky, 463-510, CAB International, Oxon, U.K.
- Shackelford S.D., Koohmaraie M., Cundiff L.V., Gregory K.E., Rohrer G.A., Savell J.W., 1994. *J. Anim. Sci.*, 72, 857-863.
- Shackelford S.D., Koohmaraie M., Whipple G., Wheeler T.L., Miller M.F., Crouse J.D., Reagan J.O., 1991. *J. Food Sci.*, 56, 1130-1140.
- Shackelford S.D., Wheeler T.L., Koohmaraie M., 1995. *J. Anim. Sci.*, 73, 3333-3340.
- Sellier P., Le Roy P., Fouilloux M.N., Gruand J., Bonneau M., 2000. *Livest. Prod. Sci.*, 63, 265-274.
- Smith T.P.L., Casa E., Rexroad III C.E., Kappes S.M., Keele J.W., 2000. *J. Anim. Sci.*, 78, 2589-2594.
- Stone R.T., Keele J.W., Shackelford S.D., Kappes S.M., Koohmaraie M., 1999. *J. Anim. Sci.*, 77, 1379-1384.
- Touraille C., Kopp J., Valin C., Ricard F.H., 1981. *Arch. Geflügelk.*, 45, 69-76.
- Tribout T., Garreau H., Bidanel J.P., 1996. *Journées Rech. Porcine en France*, 28, 31-38.
- Tribout T., Lagant H., Caritez J.C., Gogué J., Gruand J., Guéblez R., Labroue F., Bidanel J.P., 2001. *Journées Rech. Porcine en France*, 33, 119-125.
- Van Laack R.L.J.M., Stevens S.G., Stalder K.J., 2001. *J. Anim. Sci.*, 79, 392-397.
- Whipple G., Koohmaraie M., Dikeman R.D., Crouse J.D., Hunt M.C., Klemm R.D., 1990a. *J. Anim. Sci.*, 68, 2716-2728.
- Whipple G., Koohmaraie M., Dikeman R.D., Crouse J.D., 1990b. *J. Anim. Sci.*, 68, 4193-4199.
- Wulf D.M., Tatum J.D., Green R.D., Morgan J.B., Golden B.L., Smith G.C., 1996. *J. Anim. Sci.*, 74, 2394-2405.