

La maîtrise des facteurs de production revêt une importance toute particulière dans le cas des produits alimentaires qualifiés (AOC, Indication Géographique Protégée, Labels...). En effet, ces produits sont généralement peu transformés et revendiquent un lien fort avec leurs conditions de production. Toutefois, les exigences de qualité et de traçabilité se retrouvent de plus en plus pour tous les types de produits, qu'ils soient qualifiés ou non, surtout dans le cas des produits carnés en raison des crises médiatiques récentes qui ont frappé les filières animales.

Pour préciser l'influence des facteurs de production sur la qualité sensorielle et nutritionnelle et sur la traçabilité des produits carnés issus des herbivores, des recherches ont été développées à différents niveaux.

Le premier est la **caractérisation de la matière première** (le muscle) avant transformation en viande. Cette approche permet en effet de préciser les relations directes entre les facteurs de production et la qualité sensorielle, nutritionnelle et technologique des produits.

Le deuxième niveau concerne l'**optimisation du fonctionnement digestif, métabolique et physiologique des animaux producteurs de viande**. En effet, pour un type génétique donné et dans des conditions d'alimentation équivalentes, les caractéristiques des produits carnés peuvent être modifiées suite à des régulations du fonctionnement biologique des animaux. De plus, une meilleure connaissance de la physiologie, de la digestion et du métabolisme des animaux peut amener à proposer des modes de conduites innovants (compléments alimentaires,...).

Pour ces deux niveaux, les études ont porté sur la recherche des facteurs nutritionnels, physiologiques et génétiques susceptibles d'améliorer la qualité des produits carnés issus des bovins et des ovins pour satisfaire les souhaits des consommateurs (revue de Geay et al., 2002). Ces recherches visent à améliorer les qualités sensorielles (texture et flaveur) et nutritionnelles, en particulier en optimisant la teneur et la composition en acides gras (AG) des lipides tissulaires. L'objectif de cette revue de synthèse est de faire le point sur les recherches originales les plus récentes et les plus innovantes conduites dans ces domaines à l'Inra.

Nous présenterons dans une première partie des résultats récents concernant l'influence des caractéristiques musculaires sur la qualité finale de la viande et les effets des facteurs d'élevage (développement physiologique, type génétique et alimentation des animaux) sur ces caractéristiques tissulaires.

Nous aborderons dans une seconde partie les mécanismes digestifs, métaboliques et physiologiques des animaux permettant d'expliquer, au moins en partie, l'influence des facteurs d'élevage sur la qualité finale de la viande.

## La viande des ruminants

# De nouvelles approches pour améliorer et maîtriser la qualité

**De nombreuses recherches visent à améliorer sans cesse les qualités sensorielles et nutritionnelles de la viande. L'importance de la matière première, le muscle, est primordiale. De nouvelles études sont menées pour analyser le rôle et les interactions des différents facteurs en cause : alimentation, génétique et conduite d'élevage.**

HOCQUETTE J.-F., ORTIGUES-MARTY I.,  
PICARD B., DOREAU M., BAUCHART D.,  
MICOL D.

INRA Unité de Recherches sur les Herbivores,  
Centre de Recherches Clermont-Fd -Theix  
63122 SAINT-GENÈS CHAMPANELLE

Science et technique

## L'AMÉLIORATION CONSTANTE DE LA QUALITÉ DE LA VIANDE RESTE UNE PRIORITÉ

Les qualités sensorielles et nutritionnelles de la viande représentent une préoccupation majeure des filières animales dans la mesure où la satisfaction du consommateur est devenue la première priorité des producteurs et transformateurs de viande. Les qualités sensorielles des aliments recouvrent d'une part la couleur et l'aspect visuel qui jouent un rôle important dans l'acte d'achat, et d'autre part, au moment de la consommation, la flaveur et la tendreté. Les qualités nutritionnelles découlent de la présence dans l'aliment de constituants qui sont considérés comme bénéfiques pour la santé humaine, comme par exemple certaines formes d'AG (acides gras polyinsaturés (AGPI) de la famille des n-3, ou de l'acide linoléique conjugué (CLA),...), des peptides antioxydants, la vitamine B12.

Les caractéristiques sensorielles de la viande ont, de tout temps, joué un rôle fondamental dans la satisfaction du consommateur. Il en est de même aujourd'hui malgré la segmentation des marchés, la multidimensionnalité croissante de la notion de qualité, et l'importance grandissante de la sécurité alimentaire. La variabilité de la tendreté de la viande demeure en effet un problème

majeur pour la filière bovine. Toutefois, la maîtrise des facteurs déterminant le goût et les qualités nutritionnelles des produits carnés fait également l'objet d'intenses préoccupations qui sont plus récentes (revue de Geay et al., 2002).

Pour préciser l'influence des facteurs de production sur la qualité sensorielle de la viande (tendreté, flaveur,...), les recherches ont eu pour premier objectif de rechercher des prédicteurs biologiques de cette qualité, c'est-à-dire des caractéristiques du muscle susceptibles d'être affectées par les facteurs de production. La mise en place de ces caractéristiques tissulaires a ensuite été étudiée au cours de la croissance de l'animal pour préciser les stades clés du développement pour lesquels les effets des facteurs d'élevage sont particulièrement importants. Enfin, l'influence du type génétique des animaux d'une part, et des conditions d'alimentation d'autre part sur ces prédicteurs a été analysée, ainsi que les conséquences finales sur la qualité sensorielle et nutritionnelle des produits carnés (revue de Hocquette et al., 2001a).

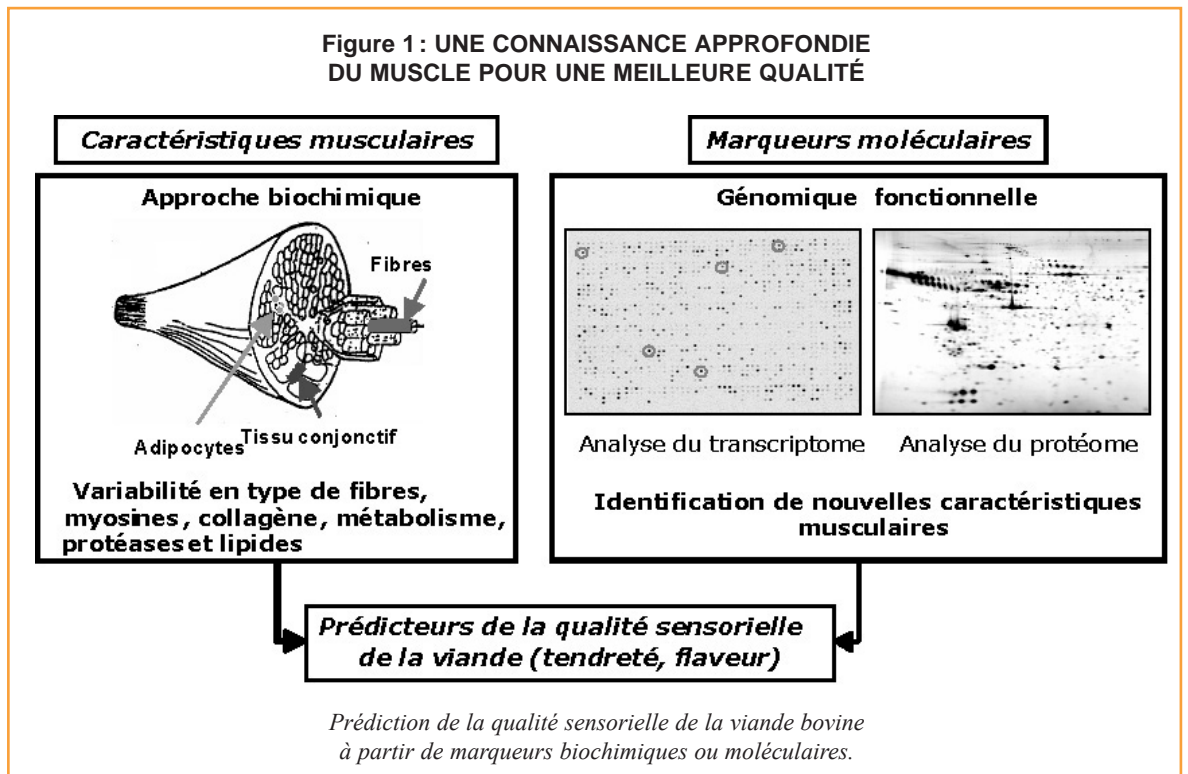
### COMMENT PRÉVOIR UNE BONNE VIANDE ?

La tendreté dépend, pour partie, des caractéristiques du collagène, des fibres musculaires et des activités

des protéases impliquées au cours de la maturation de la viande. La flaveur est liée aux propriétés des lipides intramusculaires et des fibres. Toutefois, l'importance relative de ces caractéristiques pour la qualité finale du produit semble modeste et reste à préciser en fonction du type de muscle et du type d'animal. C'est pourquoi, le premier objectif des recherches développées récemment a été de préciser les relations entre les caractéristiques biochimiques des muscles (propriétés contractiles et métaboliques des fibres, teneur et solubilité du collagène, caractéristiques des lipides...) et la qualité sensorielle des viandes (tendreté, flaveur,...) (Figure 1). Le second objectif a été de rechercher de nouvelles caractéristiques du muscle en faisant appel aux approches de génomique fonctionnelle récemment développées (Figure 1).

### Caractéristiques biochimiques et métaboliques des muscles - Une analyse complexe

Pour préciser l'importance relative des différentes caractéristiques biochimiques des muscles sur la tendreté et la flaveur de la viande, une étude a été réalisée sur 3 muscles donnant des viandes de tendreté et de flaveur différentes (du plus tendre au moins tendre : *Longissimus thoracis* (LT) ou entrecôte, *Semitendinosus* (ST) ou



**Tableau 1 : IL EXISTE DIFFÉRENTES CATÉGORIES DE TENDRETÉ**

Variabes	Faible	Moyenne	Supérieure
<b>Composition musculaire (en mg par g de matière sèche)</b>			
Teneur en collagène total	4.1 a	3.9 a	3.4 b
Teneur en collagène insoluble	3.3 a	3.2 a	2.9 b
Teneur en lipides totaux	74 b	79 b	91 a
Teneur en triglycérides	36 b	43 b	54 a
<b>Caractéristiques des fibres musculaires</b>			
Surface moyenne (µm <sup>2</sup> )	4176 a	3884 ab	3605 b
Surface (µm <sup>2</sup> ) FG (rapides glycolytiques)	5026 a	4583 b	4265 b
% FOG (rapides oxydo-glycolytiques)	23 a	21 b	19 b
% SO (lentes oxydatives)	22 b	25 ab	27 a

*Caractéristiques musculaires permettant de discriminer les 3 catégories de tendreté (tendreté faible, moyenne et supérieure) des muscles Longissimus thoracis, Semitendinosus et Triceps brachii de 4 races du Massif Central (Aubrac, Charolaise, Limousine, Salers). Les valeurs représentent les moyennes pour les 4 races obtenues pour chaque catégorie. a, b, c: P < 0.05*

rond de gîte, *Triceps brachii* (TB) ou macreuse). Ces muscles étaient issus de taurillons et de vaches de réforme de 4 races du Massif Central (Aubrac, Charolais, Limousin, Salers). Il a été montré que les viandes tendres après 14 jours de maturation ont tendance à avoir une faible teneur en collagène total et insoluble, une teneur élevée en lipides, des fibres musculaires de petite taille, un pourcentage faible de fibres rapides oxydo-glycolytiques et un pourcentage élevé de fibres lentes oxydatives. (Tableau 1) (Dransfield et al., 2003). Cependant, l'ensemble de ces variables ne permet d'expliquer qu'une faible part de la variabilité de la tendreté finale de la viande (10 % chez les mâles, 20 % chez les femelles). Chez les vaches de réforme, la tendreté apparaît plus dépendante des caractéristiques musculaires que chez les taurillons. De plus, les variables explicatives de la tendreté ne sont pas les mêmes pour les différents muscles ou d'un sexe à l'autre. En particulier, la teneur en collagène n'apparaît liée à la tendreté que chez les femelles. Ces observations illustrent la complexité du déterminisme des caractéristiques qualitatives des viandes qui demande à être analysée plus précisément. Elles montrent que les caractéristiques explicatives de la tendreté et de la flaveur ne sont pas encore toutes identifiées.

**Caractéristiques moléculaires des muscles : de nouvelles pistes grâce à la génomique**  
L'utilisation des techniques récentes de génomique fonctionnel-

le devrait faciliter l'identification de nouvelles caractéristiques musculaires. Cette approche a pour objectif de détecter les gènes dont les différences d'expression au niveau protéique (étude du protéome) ou ARNm (étude du transcriptome) sont associées à la variabilité des caractéristiques qualitatives des muscles et des viandes (Figure 1). Par ces approches de génomique fonctionnelle, sont étudiés des gènes connus codant des protéines myofibrillaires ou collagéniques ou encore des enzymes des métabolismes énergétique et protéique. Des gènes aux fonctions biologiques encore inconnues sont également étudiés : ils pourront alors être considérés comme de nouveaux prédicteurs moléculaires des qualités des viandes si la variabilité de leur expression est réellement associée à la variabilité de la qualité de la viande.

Dans cet objectif, la séparation des protéines de muscle de bovins par électrophorèse bidimensionnelle a été validée et une cartographie protéique du muscle *Semitendinosus* a été établie (Bouley et al, 2004). Ainsi, l'analyse protéomique peut être appliquée à la recherche de prédicteurs de la qualité sensorielle de la viande. Par ailleurs, nous avons développé des outils moléculaires nécessaires à l'étude du transcriptome. Une collection d'ADNc issus de muscles humains a tout d'abord été utilisée pour étudier l'expression de plus de 1 000 gènes dans le muscle de bovin (Sudre et al., 2003). Actuellement,

une collection d'ADNc issus de muscles de bovin est en cours de caractérisation. Ces outils ont permis d'identifier des gènes (sarcosine, gène suppresseur de tumeur) ou des protéines (isoformes de la tropoline T, enzyme triose phosphate isomérase) jusqu'alors peu étudiés chez le bovin et susceptibles d'être impliqués dans le développement du muscle et le déterminisme de la tendreté et de la flaveur. Ces études ouvrent de nouvelles pistes de recherches (revue de Hocquette et al., 2003).

### MISE EN PLACE DES CARACTÉRISTIQUES TISSULAIRES AU COURS DU DÉVELOPPEMENT

#### La vie fœtale : une phase primordiale pour la croissance musculaire

L'objectif de ces études était de préciser la mise en place des caractéristiques musculaires importantes pour la qualité de la viande au cours de la vie fœtale afin d'identifier les étapes déterminantes de leur ontogenèse et les facteurs de régulation impliqués. Ces études ont été conduites chez le bovin, en complément de ce qui était connu pour d'autres espèces animales de façon à développer une approche de biologie comparée. Nous avons montré que les deux premiers tiers de la vie fœtale sont caractérisés par la prolifération des myoblastes. Chez le bovin, le nombre total de fibres est en effet fixé à la fin du deuxième tiers de gestation. L'expression du facteur de croissance myostatine, qui réduit *in vitro* la prolifération des myoblastes, est importante au cours du deuxième tiers de vie fœtale et diminue ensuite, suggérant son implication dans le déterminisme du nombre total de fibres. *In vitro*, l'expression de la myostatine est importante au moment de la fusion des myoblastes en myotubes. Par ailleurs, l'existence de trois générations de myoblastes à l'origine des différents types de fibres (SO : lentes oxydatives ; FOG : rapides oxydo-glycolytiques ; FG : rapides glycolytiques) a été révélée par l'utilisation d'anticorps spécifiques des différentes isoformes de chaînes lourdes de myosine. De plus, de nouvelles isoformes développementales des chaînes lourdes de myosine ont été identifiées (revue de Picard et al., 2002).



Le dernier tiers de la vie fœtale est marqué par une différenciation contractile et métabolique importante des fibres musculaires et par la mise en place des différents types de collagène dans le muscle. Les résultats récents d'analyse du transcriptome confirment que c'est au cours de cette période de différenciation que l'on observe le nombre le plus important de gènes dont le niveau d'expression est modifié (Sudre et al., 2003). En conséquence, la vie fœtale représente une phase primordiale de la croissance musculaire des bovins. Par ailleurs, ces études ont permis de montrer que le bovin est une espèce mature à la naissance sur le plan de sa physiologie musculaire par rapport aux autres espèces de rente (porc, lapin par exemple) (revue de Picard et al., 2002).

#### **Croissance postnatale : une évolution différente pour chaque muscle et chaque type d'animal.**

L'objectif de ces études était de préciser l'évolution avec l'âge des caractéristiques musculaires déterminantes pour la qualité sensorielle de la viande bovine. Ces études ont été conduites pour différents types de muscles issus d'animaux représentatifs des divers systèmes de production français (taurillon, bœuf, génisse et vache de réforme de races Aubrac, Charolaise, Limousine et/ou Salers) afin d'identifier l'origine physiologique des différences qualitatives entre viandes de caractéristiques très différentes.

Nous avons montré que la croissance musculaire des bovins après la naissance évolue en plusieurs étapes. Chez le taurillon, nous avons observé une première phase de la naissance jusqu'à la puberté, qui correspond à une phase de croissance musculaire intense, mesurée au travers des coefficients d'allométrie. Elle s'accompagne d'un accroissement de la surface moyenne des fibres musculaires, et d'une augmentation de la proportion de fibres rapides glycolytiques et d'une diminution du métabolisme oxydatif. La quantité totale de collagène, sa solubilité et les teneurs en collagènes I et III augmentent également au cours de cette période. Après la puberté, la croissance musculaire est ralentie, une évolution inverse des caractéristiques musculaires est observée.

La proportion de fibres rapides glycolytiques diminue, elles sont remplacées par des fibres rapides oxydo-glycolytiques puis lentes oxydatives et le métabolisme oxydatif est augmenté. La quantité totale de collagène reste relativement stable mais sa solubilité diminue. Chez le mâle, cette évolution présente des différences liées à la précocité des différentes races. Chez la femelle, l'évolution est similaire ; cependant les changements des caractéristiques n'apparaissent qu'autour de 30 mois d'âge. Chez la vache de réforme, les caractéristiques contractiles et métaboliques des fibres ainsi que les propriétés du collagène ne sont pratiquement pas modifiées entre 4 et 10 ans. Chez les différents types d'animaux, les muscles montrent des différences de précocité. En particulier, les caractéristiques du muscle LT sont très peu modifiées au cours de la croissance, alors que celles du ST subissent de fortes modifications. Dans une phase de la naissance à la puberté, la proportion de fibres rapides-glycolytiques dans ce muscle augmente. Dans une deuxième phase après la puberté, cette évolution s'inverse (Picard et al., 2002).

La synthèse de ces connaissances concernant l'évolution postnatale des caractéristiques du muscle déterminant la qualité sensorielle de la viande est actuellement utilisée pour élaborer un modèle dynamique d'évolution de ces caractéristiques. Un premier modèle concernant la plasticité des propriétés des fibres musculaires a été élaboré et est en cours de validation (Bécart et al., 2003). La même démarche sera progressivement appliquée aux autres caractéristiques musculaires afin d'aboutir à terme à un modèle prédictif de la composition du muscle et par conséquent de la qualité de la viande à l'abattage qui en découle.

#### **IDENTIFIER DE NOUVELLES CARACTÉRISTIQUES MUSCULAIRES GRÂCE À LA GÉNÉTIQUE**

L'objectif était ici de caractériser les muscles d'animaux à potentiel génétique extrême afin de préciser la part du patrimoine génétique dans la variabilité des caractéristiques musculaires (fibres, collagène, métabolisme, lipides). Pour cela, ont été étudiés des animaux à

fort développement musculaire issus de races différentes (Charolaise vs Blonde d'Aquitaine ou Limousine vs Charolaise, Aubrac, Salers) ou issus d'une même race, pour laquelle le déterminisme des caractéristiques musculaires est soit d'origine monogénique (mutation du gène de la myostatine ou génotype "culard"), soit d'origine polygénique (sélection divergente sur la base de la vitesse de croissance et de l'efficacité alimentaire). Des types génétiques extrêmes produisant des viandes aux caractéristiques qualitatives très différentes (Angus vs Limousin) ont également été comparés (Barnola et al., 2005).

#### **Un fort développement musculaire conduit à plus de tendreté mais à moins de flaveur**

Les résultats obtenus permettent de conclure qu'un fort développement musculaire est associé dans tous les cas à une plus forte proportion de fibres FG (rapides glycolytiques), à un métabolisme glycolytique plus important, à une teneur en collagène total inchangée ou moins élevée et à une teneur en lipides plus faible dans les muscles. Ces caractéristiques sont favorables à une meilleure tendreté de la viande, mais défavorables pour sa flaveur (revue de Hocquette et al., 2005a et b). Chez le bovin culard, les modifications de la composition de la carcasse et des caractéristiques tissulaires sont associées à des modifications des teneurs plasmatiques en hormones et en métabolites énergétiques en relation avec une sensibilité accrue du muscle à l'insuline (Hocquette et al., 1999).

Ces différences sont observées très tôt dans la vie fœtale. En effet, à 100 jours de gestation, alors qu'aucune différence n'apparaît dans le poids des fœtus, le muscle *Semitenidosus* de bovins blanc bleu belge culards renferme une proportion supérieure de fibres de seconde génération à l'origine des fibres FG (Deveaux et al., 1999). Ceci suggère un effet antiprolifératif de la myostatine uniquement sur les cellules de la seconde génération. Une prolifération cellulaire supérieure des myoblastes de seconde génération a également été observée *in vivo* et *in vitro* dans le cas de lignées divergentes à fort développement musculaire (Duris et al., 1999). Chez ces animaux, le

nombre total de fibres augmente encore au cours du dernier tiers de vie fœtale jusqu'à la naissance (Picard et al., 2002).

### Améliorer encore le persillé

D'autres recherches portant plus spécifiquement sur le déterminisme génétique du « persillage » de la viande bovine, c'est à dire sur la maîtrise du taux de lipides intramusculaires, viennent d'être initiées. Chez le bovin, il existe en effet une très grande variabilité de la teneur en lipides intramusculaires. Ainsi, par exemple, l'impact du génotype (races Salers, Aubrac, Limousine, Charolaise), du type et de l'âge (taurillons de 15, 19 et 24 mois vs vaches de réforme de 4-5, 6-7, et 8-9 ans) de bovins à viande sur les teneurs en lipides, triglycérides et phospholipides a été étudié dans trois muscles (TB, LT, ST) aux caractéristiques oxydo-glycolytiques plus ou moins marquées. Les résultats montrent notamment des effets significatifs de l'âge et de la race sur les lipides du TB et du ST chez la vache de réforme et sur les lipides du LT chez le taurillon (Bauchart et al., 2002b, Picard et al., 2001). La question qui se pose maintenant est de savoir comment maîtriser, voire augmenter, les teneurs en lipides intramusculaires chez les jeunes taurillons de races tardives plutôt maigres (Blonde d'Aquitaine, Limousine et surtout Blanc-Bleu-Belge), dont la viande n'a pas assez de goût pour satisfaire les consommateurs (Barnola et al., 2005).

### MODIFIER LE MUSCLE PAR DE NOUVELLES STRATÉGIES D'ALIMENTATION

L'éleveur dispose d'un ensemble de leviers d'action pour modifier les

caractéristiques du muscle qui déterminent la qualité de la viande, parmi lesquels figurent le choix du rythme de croissance et des apports nutritionnels (intensité et nature de ces apports) qui modifient eux-mêmes le métabolisme des organes et tissus dont le muscle (Figure 2). En élevage bovin destiné à la production de viande, il est classique de restreindre les animaux durant les phases hivernales où l'alimentation à l'étable peut être limitée et onéreuse, et de leur faire bénéficier d'un niveau alimentaire plus élevé, mais peu coûteux au pâturage durant les phases printanières et estivales. Les animaux qui ont eu une croissance limitée pendant l'hiver manifestent alors une croissance compensatrice leur permettant de rattraper leur retard de poids. Alors que les effets du niveau alimentaire sont assez bien connus (Geay et al., 2002), les répercussions d'un rythme de croissance discontinue sur les caractéristiques musculaires et la qualité de la viande le sont beaucoup moins. Pour aborder l'étude de la nature de la ration, ont été comparées à même niveau d'apports énergétiques les caractéristiques musculaires de bœufs alimentés avec de l'herbe pâturée à celles de bœufs alimentés à l'auge avec de l'ensilage de maïs. Le même type d'étude a été réalisé chez des agneaux alimentés à l'herbe comparés à des agneaux de bergerie.

### Une viande plus tendre sous certaines conditions d'élevage

Des études chez le mouton et le bovin suggèrent que certaines conditions d'élevage des ruminants (dont la croissance compensatrice) pourraient favoriser la production

d'une viande plus tendre. En effet, il est possible que l'accélération de la vitesse de renouvellement des protéines en phase de croissance compensatrice lors de la réalimentation puisse modifier les caractéristiques musculaires dans un sens favorable à l'amélioration de la tendreté.

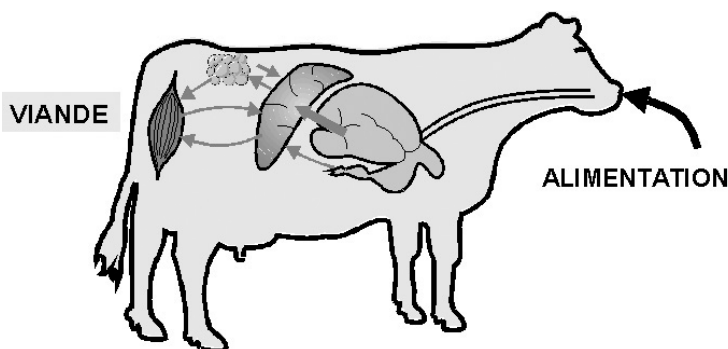
Chez le bovin, des modifications du niveau alimentaire, et par conséquent du rythme de croissance, s'accompagnent de modifications de l'état endocrinien des animaux (insuline, hormones thyroïdiennes...) ainsi que du métabolisme musculaire, de la taille et des types de fibres, et des caractéristiques du collagène (teneur et solubilité) (Hoch et al., 2003). Les effets varient selon le type de muscle analysé et sont plus marqués chez le mâle entier par rapport au bœuf. D'une manière générale, les muscles oxydatifs apparaissent plus sensibles à la croissance compensatrice. Chez le bouvillon, cette plasticité du métabolisme musculaire est concomitante à un taux circulant supérieur de triiodothyronine (Cassar-Malek et al., 2001). Ainsi, dans les muscles oxydatifs, le métabolisme oxydatif est renforcé, la teneur et la solubilité du collagène sont augmentées suggérant une néosynthèse. De plus, ils renferment une teneur supérieure de protéasome dont l'activité est augmentée. Toutes ces modifications (Cassar-Malek et al., 2004) sont en faveur d'une amélioration de la tendreté de la viande qui demande toutefois à être confirmée.

Chez l'agneau, une restriction en énergie et en azote pendant 3 semaines suivie d'une période de réalimentation pendant 12 jours ne modifient pas les quantités de  $\mu$ -calpaïne et de calpastatine (son inhibiteur endogène) dans les muscles alors que ce système est connu pour être sollicité prioritairement, au cours de la maturation de la viande (Maltin et al., 2003). L'intervention d'autres systèmes protéolytiques impliqués dans l'attendrissage de la viande (protéasome, cathepsines) est actuellement à l'étude. Les conséquences de ces régulations sur la tendreté restent à être précisées.

### Alimentation à l'herbe : des bienfaits pour les bovins et les ovins

La production de viande de bœuf basée sur une conduite des animaux au pâturage avec une alimentation à

Figure 2: PRODUCTION DE VIANDE : DIFFÉRENTES ÉTAPES ET DE NOMBREUX ÉCHANGES



Flux de nutriments entre les principaux organes (tractus digestif, foie) et tissus (muscles, tissus adipeux) chez le ruminant producteur de viande.

base d'herbe bénéficie d'une bonne image auprès des consommateurs en raison du bien-être supposé des animaux et de leur alimentation "naturelle". Toutefois, les caractéristiques qualitatives des muscles et des viandes issus de ce type d'animaux sont encore mal connues. C'est pourquoi, plusieurs expérimentations successives (Jurie et al., 1999, Listrat et al., 2001 ; Ortigues-Marty et al., 2002 ; revue de Micol et al., 2003) ont porté sur la comparaison des caractéristiques musculaires entre des bœufs alimentés à l'auge avec un régime à base d'ensilage de maïs ou des bœufs au pâturage recevant une alimentation à base d'herbe ; les deux lots ayant le même niveau alimentaire et donc le même niveau de croissance ont été abattus au même âge. Le même type d'étude a été réalisé chez l'agneau par l'analyse des caractéristiques tissulaires des agneaux d'herbe et des agneaux de bergerie.

Des bœufs de race charolaise âgés de 20 ou 30 mois recevant un régime à base d'herbe pâturée présentent des muscles plus oxydatifs que ceux alimentés avec un régime à base d'ensilage de maïs. Le collagène est également plus soluble. Cependant, il est difficile de dissocier, au pâturage, les effets de la nature de la ration de ceux du niveau alimentaire et du déplacement des animaux. Là encore, les muscles les plus oxydatifs apparaissent plus sensibles aux modifications de la nature de la ration. Par ailleurs, un régime à base d'herbe entraîne, par rapport à un régime à base de maïs ensilé, une amélioration de la qualité nutritionnelle de la viande des bœufs charolais (âgés de 30 à 32 mois) pour l'homme. Un tel régime favorise dans le muscle *Rectus abdominis* (RA) l'enrichissement en AGPI (+40%) notamment de la famille n-3 (18:3n-3 + 20:5n-3 + 22:5n-3) au moins 4 fois plus élevée, ce qui conduit à diminuer le rapport AGPI n-6/AGPI n-3 (2,6 vs 8,6) plus favorable pour la santé humaine (Bauchart et al, 2001). Enfin, le régime d'herbe favorise la lipo-péroxydation dans le sang mais peu dans les muscles (Mouty et al., 2001), ce qui suggère que l'apport naturel d'antioxydants par l'herbe est suffisant pour assurer une protection efficace des acides gras (notamment des AGPI) déposés. Toutefois, la plus grande sensibilité des lipides circulants à la peroxydation reste potentiellement préjudiciable pour la santé

de l'animal (altération et perte des AGPI, productions de composés toxiques,...) notamment dans des conditions de stress des animaux (grandes variations climatiques, transport des animaux...) (Durand et al., 2003).

Chez le taurillon de race Salers, une alimentation à base de foin induit un métabolisme moins oxydatif et des teneurs en collagène de type III et en collagène soluble plus élevées dans le muscle *Semitendinosus* par rapport à un régime à base d'ensilage d'herbe à un même niveau d'énergie ingérée. L'ensemble de ces caractéristiques avec le régime à base de foin a permis à la viande produite à partir de ce muscle d'être plus tendre (Listrat et al., 1999).

Des travaux concernant l'effet de l'alimentation sur les qualités sensorielles de la viande ovine ont d'abord été entrepris en étudiant conjointement l'effet de la vitesse de croissance et du type d'alimentation des agneaux (concentré + foin vs herbe pâturée) sur les caractéristiques sensorielles des viandes. Il est par ailleurs connu que la viande d'agneaux d'herbe est plus sombre que celle d'agneaux de bergerie comme l'est la viande bovine produite au pâturage par rapport à celle produite avec une alimentation à base de concentré (Priolo et al., 2002). De même, la flaveur de la viande a été plus marquée avec le régime à base d'herbe pâturée. Ces différences restent cependant faibles. L'effet de l'alimentation chez les ovins est par contre beaucoup plus significatif sur la qualité nutritionnelle de la viande, notamment sur la nature des acides gras des dépôts adipeux. En effet, les muscles des agneaux nourris à l'herbe, comparés à ceux d'agneaux de bergerie, sont moins riches en lipides, mais possèdent des teneurs accrues en CLA et 18:3n-3, confirmant les données acquises sur bovin. Ces modifications des lipides intramusculaires sont clairement en faveur d'une amélioration de la qualité nutritionnelle par une conduite des agneaux au pâturage (Aurousseau et al., 2004a), laquelle est peu dégradée par une finition ultérieure courte en bergerie (Aurousseau et al., 2004b).

#### **Améliorer la valeur santé de la viande en modifiant les acides gras du muscle**

Les consommateurs sont de plus en plus soucieux de la qualité nutritionnelle des produits alimentaires qu'ils

consomment. En effet, le corps médical souligne depuis plusieurs années l'impact négatif des matières grasses dans l'alimentation humaine, et en particulier des AG saturés (AGS). C'est pourquoi, la viande bovine a souvent une image négative dans l'esprit du consommateur. Elle contient en effet des teneurs plus élevées en lipides que les viandes blanches (porcs, volailles). Par ailleurs, elle contient également une proportion plus élevée d'acides gras saturés et une proportion plus faible d'acides gras polyinsaturés en raison d'une hydrogénation bactérienne des acides gras dans le rumen des herbivores (Demeyer et Doreau, 1999). C'est pourquoi, une part importante des recherches actuelles porte sur l'impact, chez les bovins en finition, de rations riches en AGPI n-6 ou en AGPI n-3 sur le métabolisme lipidique tissulaire afin d'améliorer la qualité nutritionnelle de la viande en modifiant la composition des acides gras déposés dans les muscles.

Nos travaux ont comparé dans des conditions d'alimentation isoénergétique et isoazotée, les effets de l'apport pendant 70 jours de matières grasses soit sous forme de graines incorporées à la ration, soit infusées en continu (via une canule) directement dans le duodénum proximal permettant ainsi d'éviter toute hydrogénation des AGPI par les bactéries du rumen (huile « protégée ») (Durand et al., 2001). Avec un apport de 4 % sous forme de matières grasses riches en AGPI n-6 (graine/huile de tournesol), aucun effet n'a été observé sur la vitesse de croissance, le rendement de carcasse ou la teneur en dépôts adipeux. Cependant, l'apport par infusion dans le duodénum de lipides riches en AGPI induit une diminution de l'activité glycolytique surtout dans les muscles oxydatifs, suggérant une épargne du glucose dans ces tissus. Le traitement induit également une amélioration de la valeur nutritionnelle des acides gras déposée dans les muscles, l'huile « protégée » exerçant l'effet maximal (doublement du rapport AGPI/AGS) dans les muscles *Longissimus thoracis* et surtout *Rectus abdominis* plus oxydatif (Durand et al., 2001). Ceci ne se traduit pas par une modification de la tendreté ni de la jutosité mais par une flaveur accrue de goût « métallique » de la viande (Micol et al., 2002. Données non publiées). En revanche, la faible activité des enzymes antioxydantes des muscles

expliquerait l'augmentation de la peroxydation des acides gras déposés (+ 50 %) avec l'huile « protégée » soulignant la nécessité d'un apport complémentaire en composés antioxydants (vitamine E, par exemple) avec ce type de rations. Au niveau sanguin, la supplémentation des rations en huile de tournesol modifie la distribution et la composition en lipides des lipoprotéines (enrichissement en phospholipides et en cholestérol des lipoprotéines de haute densité) (Scislowski et al., 2004a) mais n'altère pas leur fluidité ce qui indiquerait un maintien de la bonne fonctionnalité du système de transport des lipides (Scislowski et al., 2004b).

L'absence de stimulation dans la production et le dépôt de lipides dans les muscles avec les traitements à base d'huile de tournesol riches en AGPI n-6 a conduit à reprendre les mêmes études avec des sources alimentaires riches en AGPI n-3 (acides gras protecteurs vis-à-vis des maladies cardio-vasculaires chez l'Homme), telle que la graine/huile de lin. L'incorporation de graine ou d'huile de lin chez le bovin en fini-

tion ne montre pas d'effet sur les performances des animaux. Au niveau tissulaire, le niveau de lipoperoxydation est faible et comparable entre les lots témoin, graine et huile dans le foie, mais est supérieur dans les muscles du lot recevant l'huile de lin par infusion. Ceci s'explique par un apport insuffisant de micronutriments antioxydants dans la ration et par l'absence de l'induction des enzymes antioxydantes dans les muscles eux-mêmes (Durand et al., 2003). L'apport des AGPI n-3 de la graine de lin, comme dans le cas de l'apport d'herbe, favorise le dépôt de 18:3n-3 dans les tissus musculaires et le tissu adipeux (Bauchart et al., 2004) mais surtout augmente le dépôt de l'acide linoléique conjugué (CLA) (connu pour être potentiellement bénéfique vis-à-vis de plusieurs pathologies majeures chez l'homme (cancers, athérosclérose, diabète, obésité)), notamment dans les triglycérides des tissus adipeux associés aux tissus musculaires (Bauchart et al., 2002a). En revanche, l'apport d'huile de lin échappant à la biohydrogénation microbienne de leurs AGPI dans le

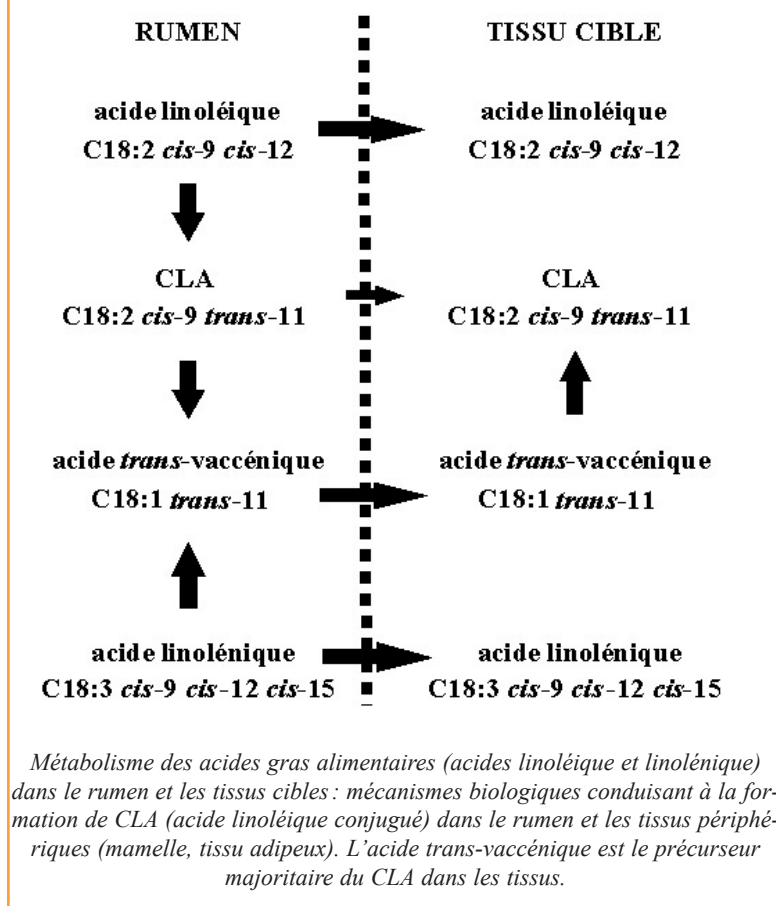
rumen (par infusion directe de l'huile dans le duodénum proximal) induit une très forte incorporation du 18:3n-3 dans le muscle RA (x10) conduisant à une baisse très marquée du rapport AGPI n-6/AGPI n-3 (1,03 vs 2,98) et une élévation du rapport AGPI/AGS (0,49 vs 0,27) (Bauchart et al., 2004), mais sans modification du dépôt de CLA (Bauchart et al., 2002a et 2004).

### La valeur nutritionnelle des lipides de la viande des ruminants peut être fortement améliorée par le type d'alimentation des animaux

Les études comparant les effets de rations à base d'herbe ou de rations enrichies en graines oléagineuses (tournesol, lin) montrent que ces traitements sont efficaces pour augmenter la teneur tissulaire en AGPI par rapport aux AG saturés ce qui répond mieux aux critères de valeur santé des acides gras alimentaires définis pour l'homme. Des rations apportant majoritairement de l'acide linoléique (18:3n-3 de l'herbe ou de la graine de lin) exercent des effets bénéfiques sur la valeur santé de la viande. En effet, ces rations favorisent non seulement le dépôt tissulaire de cet acide gras polyinsaturé à propriétés hypocholestérolémiantes, souvent déficitaire dans l'alimentation humaine, mais aussi la formation de CLA dans le rumen (par *trans*-isomérisation bactérienne) et dans les tissus (par désaturation de l'acide *trans*-vaccénique (ATV) issu de l'hydrogénation partielle ruminale du 18:3n-3, Figure 3) également potentiellement bénéfique pour l'homme (Pariza et al., 2000).

Cependant l'emploi de formes partiellement ou totalement protégées de l'hydrogénation ruminale de ces sources d'huiles végétales riches en AGPI expose l'animal aux risques accrus de peroxydation des AGPI aux niveaux sanguin et tissulaire pouvant être nuisibles à sa santé par la production de radicaux libres. De la même manière, le risque accru de peroxydation lipidique peut altérer la qualité sensorielle et surtout nutritionnelle de la viande pour le consommateur. Aussi l'emploi raisonné de sources lipidiques riches en AGPI chez les ruminants doit s'accompagner d'un apport simultané de composés antioxydants (vitamine E, polyphénols d'origine végétale) pour réduire la peroxydation des lipides, notamment au

Figure 3 : COMPRENDRE LE METABOLISME DES ACIDES GRAS





niveau tissulaire. Des études sont en cours pour définir les niveaux et les formes d'antioxydants à apporter en mélange pour exercer des effets protecteurs les plus efficaces. Ces antioxydants doivent exercer leur action aussi bien au cours de la vie de l'animal que dans la viande au cours de sa conservation et des différents traitements de transformation par les procédés technologiques.

## LA QUALITÉ DE LA VIANDE PASSE PAR UNE BONNE CONNAISSANCE DU SYSTÈME DIGESTIF

Afin de maîtriser la qualité sensorielle et nutritionnelle de la viande, il est indispensable de connaître les mécanismes biologiques contrôlant la mise à disposition des nutriments aux tissus d'intérêt tels que le muscle (Figure 2).

Les différentes sources de nutriments qui font l'objet d'études spécifiques sont :

- le glucose, dont les apports aux tissus dépendent des apports alimentaires, du site de digestion des céréales ainsi que de la synthèse hépatique de glucose (néoglucogénèse) à partir du propionate principalement,
- les AG, dont les apports quantitatifs et qualitatifs aux tissus dépendent de leur métabolisme dans le rumen et le foie (hydrogénation, bioconversion, oxydation, stockage...)
- les protéines et les acides aminés, nutriments utilisés pour la croissance notamment du muscle lorsque les apports énergétiques (glucose, AG) ne sont pas limitants.

### APPORT DE GLUCOSE : DIFFÉRENTS RÉGIMES À L'ESSAI

Chez le ruminant, l'absorption intestinale de glucose est très faible voire nulle, ce dernier étant essentiellement produit par la néoglucogénèse hépatique. Chez le bovin en croissance, le besoin en glucose est faible comparativement à celui de la vache laitière, mais un apport accru au muscle pourrait être favorable au dépôt de lipides intramusculaires (revue de Hocquette et al., 2001b). Il est possible d'augmenter l'apport de glucose au muscle avec des régimes riches en céréales, mais il convient d'optimiser la

digestion de l'amidon. Toutefois, les conséquences d'une augmentation des apports de glucose au muscle restent à préciser. C'est pourquoi des recherches spécifiques ont été mises en place pour répondre à ces deux questions. Deux stratégies ont été étudiées pour augmenter l'apport de glucose au muscle, d'une part l'utilisation de régimes riches en maïs grain pour favoriser l'absorption intestinale de glucose exogène et, d'autre part, l'utilisation de régimes favorisant l'orientation propionique des fermentations ruminales pour accroître la fourniture de précurseurs néoglucogéniques.

### Essais d'un régime riche en grains de maïs

Deux études conduites chez la vache laitière ont eu pour objectif de préciser *in vivo* les effets conjoints de la granulométrie du grain de maïs (broyage vs aplatissage) et de la variété (corné-denté vs denté) sur la quantité d'amidon qui échappe à la digestion ruminale, et celle qui est absorbée dans l'intestin grêle. L'augmentation de la granulométrie a entraîné une diminution de la digestion ruminale de l'amidon avec les 2 variétés. Ceci a conduit à une augmentation de la quantité d'amidon digérée dans l'intestin grêle (jusqu'à 30 % de l'amidon ingéré) avec la variété denté, mais pas avec la variété corné-denté dont la digestibilité dans l'intestin grêle a fortement diminué, et n'a pas été compensée dans le gros intestin (Rémond et al., 2004). Une étude conduite sur taurillons a confirmé l'intérêt de l'aplatissage du génotype denté pour accroître la quantité d'amidon digérée dans l'intestin grêle. Cet accroissement n'a toutefois pas été suffisant dans cette étude pour augmenter l'apport de glucose exogène au foie par la veine porte (Nozière et al., 2003).

L'établissement de lois de réponse à partir de l'ensemble des résultats publiés sur le sujet montre clairement que des régimes riches en grains de maïs augmentent le flux corporel de glucose et donc vraisemblablement l'apport de glucose au muscle (Ortigue-Marty et al., 2003b). Toutefois, les résultats présents montrent que pour maximiser cet apport, l'intensité du traitement mécanique doit être adaptée à la variété de maïs utilisée. De plus, la connaissance de la digestion des

graines de céréales (surtout dans l'intestin grêle) est encore trop imprécise pour que soit maîtrisée l'absorption de glucose exogène.

### Quand la digestion joue un rôle important

Deux études ont été réalisées pour étudier l'impact de l'orientation des fermentations ruminales sur la synthèse de glucose par le foie et sur les apports de glucose au muscle chez l'agneau en croissance. De façon notable, l'infusion intraruminale de propionate (le principal précurseur hépatique de glucose dont la production ruminale est élevée avec les régimes riches en céréales) n'a pas modifié l'émission de glucose par l'aire splanchnique. Une modification des régulations insuliniques en est probablement responsable (Majdoub et al., 2003a et b). En revanche, la sensibilité des tissus périphériques à l'insuline a probablement été stimulée. En effet, nous avons observé une utilisation accrue du glucose et du lactate par le muscle. Ces résultats suggèrent un métabolisme plus glycolytique du muscle et un dépôt accru de glycogène et de lipides généralement associés à une meilleure tendreté de la viande. Les dépenses énergétiques tissulaires, tant au niveau splanchnique qu'au niveau de la patte arrière n'ont pas été modifiées ce qui laisse supposer un maintien de l'efficacité de l'utilisation de l'énergie (Majdoub et al., 2003 a et b).

Ces études complétées d'une méta-analyse suggèrent que lorsque l'émission hépatique de glucose est supérieure ou égale aux besoins en glucose de l'organisme, il est difficile d'accroître les apports de glucose au muscle. Par contre, le métabolisme musculaire du glucose peut alors être favorisé en modifiant la sensibilité du muscle à l'insuline, notamment grâce à des régimes qui permettent une absorption importante de propionate. Ces résultats expliquent probablement les corrélations positives qui ont été mises en évidence entre le profil sanguin de nutriments énergétiques et l'orientation du métabolisme musculaire chez des bœufs. En effet, des bœufs nourris à l'herbe présentent un profil sanguin plutôt de type lipidique (acétate, corps cétoniques et acides gras non estérifiés) que glucidique (glucose, lactate) associé à une baisse de l'insulinémie en liaison avec un métabolisme mus-



culaire plus oxydatif (Ortigue-Marty et al., 2002), et une moindre lipogenèse dans les tissus adipeux (Faulconnier et al., 2002). Cette orientation est globalement favorable au développement de la flaveur et de la couleur de la viande mais pourrait être préjudiciable à sa tendreté. Par conséquent, la nature des produits terminaux de la digestion peut modifier le métabolisme de l'animal et de ce fait, les caractéristiques musculaires associées à la qualité de la viande.

### FORTE VARIATION DE LA TENEUR EN ACIDES GRAS SELON L'ALIMENTATION

Ces recherches ont pour objectif majeur de préciser les mécanismes et les facteurs de régulation mis en jeu dans la digestion, l'absorption intestinale et le métabolisme hépatique (élongation/désaturation, peroxydation) des AG qui seront ensuite métabolisés dans les tissus (muscles, tissus adipeux) sous forme de lipides neutres (triglycérides) ou polaires (phospholipides). L'accent des recherches est mis sur les facteurs d'élevage (notamment alimentaires) susceptibles d'élever la teneur en CLA. Les CLAs sont directement synthétisés dans le rumen par l'écosystème microbien, ou au niveau des tissus à partir de l'acide *trans*-vaccénique (ATV), qui est un produit du métabolisme microbien ruminal (Figure 3). Leur concentration varie dans de larges proportions, et dépend fortement de la nature de l'alimentation des animaux.

#### Des résultats encourageants pour la graine de lin

Les fourrages sont une source naturelle d'AGPI n-3 pour le ruminant. L'herbe verte en est beaucoup plus pourvue que le foin (43 et 17 % respectivement pour la luzerne), et cela est dû au séchage et non à l'âge de la plante (Doreau et Poncet, 2000). De plus, lorsqu'un ensilage est bien conservé, sa teneur en AG et la proportion d'acide linoléinique sont identiques à celles de l'herbe verte. Les prairies naturelles à flore complexe, pour lesquelles on dispose de très peu de données, peuvent comprendre des AG spécifiques comme le C16:3, probablement lié à certaines familles végétales (Bugaud et al., 2002). Chez le mouton à l'entretien, il a été montré que l'huile de lin en forte concentration a un effet négatif très prononcé sur la digestibilité dans le rumen, réduit très fortement la popu-

lation de protozoaires et entraîne une orientation forte du profil des acides gras volatils (AGV) vers le propionate. Chez la vache en production, l'incorporation de 3 % d'huile de lin induit une réduction de la digestion ruminale et une chute de la population de protozoaires avec une ration riche en concentré. En revanche, le profil des AGV et la digestibilité totale ne sont pas modifiés (Ueda et al., 2003). Aucune perturbation n'est observée avec une ration de fourrage. Ces résultats encourageants suggèrent que la graine de lin pourrait constituer une source d'AG en n-3 dans l'alimentation du ruminant sans effets secondaires négatifs sur la valeur nutritive de la ration.

#### Produits de l'hydrogénation ruminale des acides gras polyinsaturés

L'addition de 3 % d'huile de lin à une ration contenant 35 % de foin et 62 % de concentré réduit fortement l'hydrogénation de l'acide linoléinique (définie comme son taux de disparition dans le rumen) qui n'est que de 84 % (Loor et al., 2004). Cela permet d'envisager une mise à disposition de l'animal de quantités non négligeables de cet AG, pour une possible incorporation dans certains tissus. Cela n'est pas observé avec un régime riche en fourrage, pour lequel les phénomènes d'hydrogénation sont plus poussés.

Pour mieux comprendre les mécanismes sous-jacents, la production *in vitro* de différents métabolites microbiens issus de l'acide linoléinique apporté sous forme d'huile de lin a été étudiée en présence d'inoculum venant d'animaux recevant un régime à base de fourrage ou un régime mixte. L'acide linoléinique était progressivement transformé dans le rumen en CLAs qui étaient ensuite hydrogénés en ATV et acide stéarique saturé (Jouany et Lassalas, 2002). L'hydrogénation des AGPI conduit à la production d'un nombre important d'isomères du CLA et d'AG monoinsaturés *trans*. Il est remarquable que l'isomère *cis* 9 *trans* 11 du CLA, très fortement majoritaire dans les lipides du lait et du muscle, ne soit que minoritaire (moins de 15 %) dans les contenus duodénaux, les isomères *trans-trans* et *cis-cis* étant majoritaires (Loor et al., 2004). Cela suggère que les CLA du lait et du muscle sont synthétisés à des niveaux post-digestifs à partir de l'ATV (Figure 3). Ce dernier représente plus de 11 %

des AG duodénaux avec un régime concentré additionné d'huile de lin, contre 5 % avec un régime à base de fourrages.

#### Métabolisme hépatique des acides gras polyinsaturés

Afin d'accroître la quantité et de préciser la diversité des isomères du CLA déposés dans les tissus de ruminants, des recherches ont été mises en œuvre pour étudier, au niveau des tissus et organes, les voies possibles de synthèse à partir d'ATV et de remaniement (désaturation, oxydation, estérification, sécrétion) du CLA. Le foie a été choisi en tant qu'organe majeur du métabolisme des AG en utilisant la technique d'explants de foie en survie. Les résultats montrent que le foie de bovin (De la Torre et al., 2002) comme le foie de rat (Gruffat et al., 2003) apparaît fortement impliqué dans le catabolisme et dans la bioconversion du CLA en homologues conjugués dont les propriétés restent à déterminer. Toutefois, le foie ne paraît pas capable de synthétiser le CLA à partir de l'ATV suggérant l'intervention de tissus extrahépatiques tels que les tissus adipeux dans ces mécanismes.

#### INTERACTIONS ENTRE LES NUTRIMENTS ÉNERGÉTIQUES ET AZOTÉS

Les recherches dans le domaine du métabolisme énergéto-protéique chez les ruminants en croissance visent surtout à améliorer les qualités sensorielles et nutritionnelles de la viande tout en assurant le maintien voire l'amélioration de l'efficacité des performances. Le tissu cible de ces recherches reste le muscle dont la croissance (accrétion protéique et dépenses énergétiques associées) est un facteur essentiel de l'efficacité des productions et dont la composition chimique (en particulier le stockage d'énergie sous forme de glycogène et de triglycérides) est déterminante pour la tendreté, la flaveur, la jutosité et la valeur nutritionnelle de la viande. Ces caractéristiques qualitatives de la viande dépendent en effet au moins pour partie de la fourniture des nutriments au muscle et de leur utilisation métabolique par ce dernier. Toutefois, les tissus de l'aire splanchnique témoignent de besoins considérables en nutriments énergétiques et azotés. Aussi, leurs dépenses énergétiques et leurs besoins en acides aminés essentiels et non-essentiels conditionnent-ils les apports de nutri-

ments aux tissus périphériques. De plus, leur métabolisme contribue à réguler le métabolisme musculaire ainsi que la physiologie de l'animal entier (revues de Ortigues et Visseiche, 1995 et Hocquette et al., 2001b).

### Tube digestif et foie jouent un rôle clé

L'ensemble des recherches développées porte sur les interactions entre les tissus effecteurs (muscle en particulier) et les organes relais (tube digestif, foie) pour l'utilisation des nutriments.

Une première étude a montré que les interactions entre tissus et organes sont notables lors d'une augmentation du niveau d'alimentation. Chez le mouton, une augmentation de la quantité d'aliments ingérée se traduit par une élévation du flux corporel d'acides aminés essentiels, qui peut être d'allure curvilinéaire ou linéaire selon les acides aminés. Ces différences de réponse sont attribuables à l'utilisation variable des acides aminés par le foie ou le tube digestif. Une augmentation curvilinéaire des flux d'acides aminés indique une utilisation préférentielle par les tissus splanchniques, comme c'est le cas par exemple pour la phénylalanine et la leucine (Savary-Auzeloux et al., 2003a). La fourniture d'acides aminés aux tissus musculaires s'en trouve donc affectée (Hoskin et al., 2000).

De la même manière, il a été montré, dans d'autres études, que des modifications dans l'équilibre entre les nutriments absorbés de nature azotée ou énergétique étaient responsables de modifications dans les prélèvements hépatiques de nutriments (Savary-Auzeloux et al., 2003b et c). Chez les ruminants en croissance, le tube digestif, et surtout le foie, jouent un rôle-clé pour ajuster finement au niveau musculaire la fourniture de nutriments. Le métabolisme du foie peut sans doute s'adapter rapidement

en dégradant les nutriments excédentaires ou en les stockant temporairement sous forme de protéines hépatiques ou plasmatiques ou sous forme de glycogène hépatique. Ces dernières hypothèses sont actuellement à l'étude (Ortigues-Marty et al., 2003a).

Les conséquences de ces phénomènes métaboliques complexes résident principalement dans le fait que toute stratégie nutritionnelle visant à favoriser l'apport ou l'utilisation de certains nutriments par le muscle devra obligatoirement tenir compte du métabolisme propre des tissus splanchniques (tube digestif, foie).

### Modélisation des flux de nutriments : pour une approche simplifiée

En raison de la lourdeur et de la complexité des approches mises en œuvre dans le cadre des recherches *in vivo* précédemment citées, une démarche de modélisation des flux sanguins de nutriments chez le Ruminant a été initiée (Figure 2). Son but est de préciser les hypothèses de recherche sur les interactions entre tissus et organes pour l'utilisation des nutriments, en complément d'études métaboliques. Pour cela, une exploitation quantitative et détaillée de l'ensemble des données bibliographiques portant sur les flux de nutriments énergétiques et azotés est réalisée au niveau des tissus splanchniques et musculaires. Ce travail permettra par ailleurs d'élaborer un sous-modèle de répartition de l'énergie entre le tractus digestif, le foie et la carcasse afin d'améliorer un modèle prédictif de la croissance et de la composition tissulaire des bovins selon le type d'animal et leur passé nutritionnel.

### CONCLUSION

En conclusion, des **recherches multidisciplinaires et finalisées** sont développées sur la qualité des produits animaux en tenant compte au mieux de l'é-

volution de la demande des consommateurs. En ce qui concerne les critères de **prédiction de la qualité sensorielle**, si une viande de tendreté supérieure est effectivement plutôt associée à des muscles contenant des fibres de petite taille, moins de collagène total ou insoluble et davantage de lipides, nous savons que les caractéristiques musculaires connues à ce jour (fibres musculaires, collagène, lipides) n'expliquent que de l'ordre de 10 à 20 % de la variabilité de la tendreté de la viande bovine. C'est pourquoi, des recherches analytiques en génomique fonctionnelle (études du transcriptome et du protéome) sont en cours de développement pour identifier de nouvelles caractéristiques musculaires et adipocytaires susceptibles d'expliquer et de maîtriser la variabilité de la tendreté de la viande tout en améliorant sa saveur. En ce qui concerne **les facteurs de variations de la qualité sensorielle et nutritionnelle** des produits carnés, les recherches ont surtout porté sur l'influence des régimes à base d'herbe. Il a été montré que l'alimentation à base d'herbe en particulier sous forme pâturée, pouvait modifier sensiblement certaines caractéristiques sensorielles de la viande, et modifier la teneur du muscle en composés d'intérêt nutritionnel pour l'Homme (CLA, acides gras polyinsaturés de la série n-3...). En outre, les effets de la supplémentation des rations alimentaires pour ruminants en lipides issus de différentes graines oléagineuses ont été décrits et commencent à être analysés, ce qui permet de développer de nouvelles stratégies d'alimentation des herbivores tout en approfondissant les connaissances sur les mécanismes biologiques. Ces résultats prometteurs soulèvent en effet de nouvelles questions concernant les mécanismes biologiques (digestion, métabolisme, biologie des tissus) à l'origine de l'effet de ces facteurs.

### Remerciements

Les auteurs remercient toutes les personnes de l'Inra qui ont contribué à ces travaux : chercheurs, techniciens et stagiaires des équipes de l'Unité de recherches sur les herbivores (URH), de l'installation expérimentale de l'URH, des domaines expérimentaux d'Auvergne et de l'abattoir expérimental de Theix.

## PRINCIPALES ABRÉVIATIONS

AG :	Acides Gras	ESB :	Encéphalopathie Spongiforme Bovine
AGCM :	Acides Gras à Chaîne Moyenne	fibres FG :	fibres rapides glycolytiques
AGL :	Gras à Chaîne Longue	fibres FOG :	fibres rapides oxydo-glycolytiques
AGMI :	Acides Gras Mono Insaturés	fibres SO :	fibres lentes oxydatives
AGPI :	Acides Gras Poly Insaturés	HPLC :	High Performance Liquid Chromatography
AGS :	Acides Gras Saturés	LT :	Muscle <i>Longissimus thoracis</i>
AGV :	Acides Gras Volatils	RA :	Muscle <i>Rectus Abdominis</i>
AOC :	Appellation d'Origine Contrôlée	ST :	Muscle <i>Semitendinosus</i>
ARNm :	Acide Ribonucléique messager	TB :	Muscle <i>Triceps Brachii</i>
ATV :	Acide Trans-Vaccénique		
CLA :	Conjugated Linoleic Acid		

## B I B L I O G R A P H I E

**AUROUSSEAU, B., BAUCHART, D., CALICHON, E., MICOL, D., & PRIOLO, A. (2004a)** Effect of grass or concentrate feeding systems and rate of growth on triglyceride and phospholipid and their fatty acids in the *M. longissimus thoracis* of lambs. *Meat Sci.*, 66 : 531-541.

**AUROUSSEAU, B., FAURE, X., BAUCHART, D., MICOL, D., & PRIOLO, A. (2004b)** Effets combinés de l'élevage au pâturage et de la finition en bergerie sur la valeur santé des acides gras des lipides musculaires chez l'agneau. 1er Congrès de la Société Française de Nutrition, 17-19 Novembre 2003, Clermont-Ferrand. *Cah. Nutr. Diét.* 39, (1) : 69.

**BARNOLA, I., HOCQUETTE, J.F., CASSAR-MALEK, I., JURIE, C., GENTÈS, G., CABARAUX, J.F., CUVÉLIER, C., ISTASSE, L., & DUFRASNE, I. (2005)** Adipocyte fatty acid-binding protein expression and mitochondrial activity as indicators of intramuscular fat content in young bulls. In *Indicators of milk and beef quality* (Hocquette J.F., Gigli S., eds.), Wageningen Academic Publishers, EAAP Publication 112 : in press

**BAUCHART, D., DE LA TORRE, A., DURAND, D., GRUFFAT, D., & PEYRON, A. (2002a)** L'apport de graine de lin riche en acide linoléique favorise le dépôt de CLA principalement dans les triglycérides du muscle chez le bouvillon. 9èmes Journées des Sciences du Muscle et Technologie de la Viande, 15-16 Octobre 2002, Clermont-Ferrand. *Viandes Prod. Carnés, Hors Série* : 73-74.

**BAUCHART, D., DURAND, D., GRUFFAT-MOUTY, D., DOZIAS, D., ORTIGUES-MARTY, I., & MICOL, D. (2001)** Effets d'un régime à base d'herbe sur la teneur et la composition en acides gras des lipides des muscles et du foie chez le bouvillon à l'engrais. *Renc. Rech. Ruminants* 8 : 108.

**BAUCHART, D., DURAND, D., MARTIN, J.F., JAILLER, R., PICARD, B., & GEAY, Y. (2002b)**. Effet de l'âge et du type de production sur les lipides intramusculaires des muscles *Longissimus thoracis*, *Semitendinosus* et *Triceps brachii* de bovins de race charolaise. 9èmes Journées des Sciences du Muscle et Technologie de la Viande, 15-16 octobre 2002, Clermont-Ferrand. *Viandes Prod. Carnés, Hors Série* : 127-128

**BAUCHART, D., SCISLOWSKI, V., GRUFFAT, D., & DURAND, D. (2004)** Effects of linseed oil-supplemented diets on specific fatty acids in total lipids and in their neutral and polar components of *Rectus abdominis* and *Longissimus thoracis* muscles and of intermuscular adipose tissue of finishing steers. *Brit. J. Nutr.* (soumis).

**BÉCART, M., HOCH, T., JURIE, C., MICOL, D., AGABRIEL, J., & PICARD, B. (2003)** Evolution avec l'âge des caractéristiques musculaires du bovin en croissance : influence de la race et du sexe. *Renc. Rech. Ruminants* 10 : 255.

**BOULEY, J., CHAMBON, & PICARD, B. (2004)** Mapping of proteins in bovine skeletal muscle using two-dimensional gel electrophoresis and mass spectrometry. *Proteomics* 4:1811-1824.

**BUGAUD, C., DOREAU, M., CHABROT, J., HAUWUY, A. & BUCHIN, S. (2002)** Composition en acides gras des laits alpins. Relation avec les acides gras des herbages. In *Quality and promotion of animal products in mountain* (Peeters A., Frame J., eds), 46-47, FAO, Rome.

**CASSAR-MALEK I., KAHL S., JURIE C., & PICARD B. (2001)** Influence of feeding level during postweaning growth on circulating concentrations of thyroid hormones and extrathyroidal 5'-deiodination in steers. *J. Anim. Sci.* 79 : 2679-2687.

**CASSAR-MALEK I., HOCQUETTE J-F., JURIE C., LISTRAT A., JAILLER R., BAUCHART D., BRIAND Y. (2004)** Muscle specific metabolic, histochemical and biochemical responses to nutritionally-induced discontinuous growth path. *Anim. Sci.* 79:49-59.

**DE LA TORRE, A., MOUTY, D., CHARDIGNY, J.M., NOËL, J.P., LOREAU, O., DURAND, D., & BAUCHART, D. (2002)**. Compared metabolism of cis-9, trans-11 conjugated linoleic acid (CLA) in the liver of rat and bovine animals. Polish-French Symposium. *Animal and growth development: regulatory mechanisms*. Paris, 25-26 September 2001. *Reprod. Nutr. Dev.* 42:515.

**DEVEAUX, V., CASSAR-MALEK, I., PICARD, B. (2001)** Comparison of contractile characteristics of muscle from Holstein and double-muscled Belgian Blue fetuses. *Comp. Biochem. Physiol.* 131 : 21-29

**DEMEYER, D.I., & DOREAU, M. (1999)** Targets and procedure for altering ruminant meat and milk lipids. *Proc. Nutr. Soc.* 58 : 593-607

**DOREAU, M., & PONCET, C. (2000)** Ruminant biohydrogenation of fatty acids originating from fresh or preserved grass. *Reprod. Nutr. Dev.*, 40 : 201.

**DRANSFIELD, E., MARTIN, J-F., BAUCHART, D., ABOUELKARAM, S., LEPELIT, J., CULIOLI, J., JURIE, C., & PICARD, B. (2003)** Meat quality and composition of three muscles from French cull cows and young bulls. *Anim. Sci.* 76 : 387-399.

**DURAND, D., GRUFFAT-MOUTY, D., HOCQUETTE, J-F., MICOL, D., DUBROEUCQ, H., JAILLER, R., JADHAO, S.B., SCISLOWSKI, V., & BAUCHART, D. (2001)** Relations entre les caractéristiques métaboliques et biochimiques musculaires et les qualités sensorielles et nutritionnelles de la viande chez le bouvillon recevant des rations enrichies en acides gras polyinsaturés n-6. *Renc. Rech. Ruminants* 8 : 75-78.

**DURAND, D., GRUFFAT, D., FERLAY, A., SCISLOWSKI, V., ORTIGUES-MARTY, I., MICOL, D., NOZIERE, P., DOREAU, M., MARTIN, B., CHILLIARD, Y., & BAUCHART, D. (2003)**. Nutrition lipidique et sensibilité à la peroxydation chez le ruminant. 1er Congrès de la Société Française de Nutrition, 17-19 novembre 2003, Clermont-Ferrand.

**DURIS, M.P., RENAND, G., PICARD, B. (1999)**. Genetic variability of foetal bovine myoblasts in primary culture. *Histochem. J.* 31 : 753-760.

**FAULCONNIER, Y., DELAVAUD, C., FLÉCHET, J., DOZIAS, D., JAILLER, R.D., JURIE, C., MICOL, D., CHILLIARD, Y., (2002)** The effect of grass or maize diet on plasma leptin and adipose tissue lipogenic enzyme activities in steers. *British Society of Animal Sciences, Annual Meeting*, 8-10 April 2002, York (Royaume-Uni).

**GEAY, Y., BAUCHART, D., HOCQUETTE, J-F., & CULIOLI, J. (2002)** Valeur diététique et qualités sensorielles des viandes de ruminants. Incidence de l'alimentation des animaux. *INRA Prod. Anim.* 15 : 37-52.

**GRUFFAT, D., DE LA TORRE, A., CHARDIGNY, J.M., DURAND, D., LOREAU, O., SEBEDIO, J.-L., & BAUCHART, D. (2003)**. In vitro comparison of hepatic metabolism of 9cis-11trans and 10trans-12cis isomers of CLA in the rat. *Lipids*, 38 : 157-163.

**HOCH, T., BEGON, C., CASSAR-MALEK, I., PICARD, B., & SAVARY-AUZELOUX, I. (2003)** Mécanismes et conséquences de la croissance compensatrice chez les ruminants. *INRA Prod. Anim.* 16 : 49-59.

**HOCQUETTE, J-F., BAS, P., BAUCHART, D., VERMOREL, M., & GEAY, Y. (1999)** Fat partitioning and biochemical characteristics of fatty tissues in relation to plasma metabolites and hormones in normal and double-muscled young growing bulls. *Comp. Biochem. Phys. A*, 122 : 127-138. Erratum, 1999. *Comp. Biochem. Phys. A*, 123 : 311-312.



- HOCQUETTE, J.-F., CASSAR-MALEK, I., LISTRAT, A., JURIE, C., JAILLER, R., & PICARD, B. (2001a)** Some recent advances in muscle biology and its regulation by nutrition : consequences on bovine meat quality. Recent Advances in Animal Nutrition in Australia, 13: 135-143.
- HOCQUETTE, J.-F., CASSAR-MALEK, I., LISTRAT, A., & PICARD, B. (2003)** Ce que la génomique fonctionnelle peut apporter à la filière viande bovine. Renc. Rech. Ruminants 10 : 25-32.
- HOCQUETTE, J.-F., ORTIGUES-MARTY, I., & VERMOREL, M. (2001b)** Manipulation of tissue energy metabolism in meat-producing ruminants. Asian-Austral. J. Anim. Sci. 14: 720-732.
- HOCQUETTE J.-F., CASSAR-MALEK I., LISTRAT A., JURIE C., JAILLER R., & PICARD B. (2005a)** Evolution des recherches sur le muscle des bovins et la qualité sensorielle de leur viande: 1. Vers une meilleure connaissance de la biologie musculaire. Cahiers Agric. Sous presse.
- HOCQUETTE J.-F., CASSAR-MALEK I., LISTRAT A., JURIE C., JAILLER R., & PICARD B. (2004b)** Evolution des recherches sur le muscle des bovins et la qualité sensorielle de leur viande: 2. Influence des facteurs d'élevage sur les caractéristiques musculaires. Cahiers Agric. Sous presse.
- HOSKIN, S.O., SAVARY, I., ZUUR, G., LOBLEY, G.E. (2000)** Effect of feed intake on ovine hind limb protein metabolism based on 13 amino acids and arteriovenous techniques. Brit. J. Nutr. 86: 577-585.
- JOUANY, J.P. & LASSALAS, B. (2002).** In vitro study of isomerisation and biohydrogenation of polyunsaturated fatty acids (PUFAs) in the rumen. Reprod. Nutr. Dev. 42 (suppl. 1): S63.
- JURIE, C., LISTRAT, A., GIRAUD, X., PICARD, B., & HOCQUETTE, J.F. (1999)** Influence du niveau de croissance et de la nature de l'alimentation sur les caractéristiques musculaires de bœufs charolais de 20 mois. Renc. Rech. Ruminants 6: 261-263.
- LISTRAT, A., RAKADJIYSKI, N., JURIE, C., PICARD, B., TOURAILLE, C., GEAY, Y. (1999)** Effect of the type of diet on muscle characteristics and meat palatability of growing Salers bulls. Meat Sci. 53 : 115-124.
- LISTRAT, A., JURIE, C., CASSAR-MALEK, I., BOUHRAOUA, L., PICARD, B., MICOL, D., & HOCQUETTE, J.F. (2001)** Effect of grass feeding on muscle characteristics of finishing charolais steers. Polish-French Symposium. Animal and growth development: regulatory mechanisms. Paris, 25-26 September 2001. Reprod. Nutr. Dev. 42, 508.
- LOOR, J.J., UEDA, K., FERLAY, A., CHILLIARD, Y., & DOREAU, M. (2004)** Biohydrogenation, duodenal flow, and intestinal digestibility of *trans* fatty acids and conjugated linoleic acids (CLA) in response to dietary forage: ratio and linseed oil in dairy cows. J. Dairy Sci., 87:2472-2485.
- MAJDOUB, L., VERMOREL, M., & ORTIGUES-MARTY, I. (2003a)** Intraruminal propionate supplementation modifies hindlimb energy metabolism without changing the splanchnic release of glucose in growing lambs. Brit. J. Nutr. 89: 39-50.
- MAJDOUB, L., VERMOREL, M., & ORTIGUES-MARTY, I. (2003b)** Ryegrass-based diet and barley supplementation: partition of energy-yielding nutrients among splanchnic tissues and hind limbs in finishing lambs. J. Anim. Sci. 81: 1068-1079.
- MALTIN, C., BALCERZAK, D., TILLEY, R., & DELDAY, M. (2003)** Determinants of meat quality: tenderness. Proc. Nutr. Soc. 62: 337-347.
- MICOL, D., PICARD, B., & ORTIGUES-MARTY, I. (2003)** Viandes bovines de montagne produites à base d'herbe. Actes du Colloque INRA-ENITAC 15 et 15 novembre 2002. Dans "Agriculture et produits alimentaires de montagne", Girard G et Petit M. (Editeurs).
- MOUTY, D., DURAND, D., DOZIAS, D., MICOL, D., ORTIGUES-MARTY, I., & BAUCHART, D. 2001.** Lipoperoxydation et statut en antioxydants du plasma, du foie et des muscles de bouvillons engraisés avec un régime à base d'herbe. Renc. Rech. Ruminants 8: 106.
- NOZIÈRE, P., PONCET, C., CHAUVEAU, B., DURAND, D., RÉMOND, D., & LEMOSQUET, S., (2003)** Effet du site de digestion de l'amidon sur les flux d'apparition de glucose en veine porte et dans l'organisme entier chez le bouvillon. Renc. Rech. Ruminants 10 : 176.
- ORTIGUES-MARTY, I., JURIE, C., HOCQUETTE, J.-F., PICARD, B., CASSAR-MALEK, I., LISTRAT, A., JAILLER, R., BAUCHART, D., DOZIAS, D., & MICOL, D. (2002)** The use of principal component analysis (PCA) to characterize beef steers. 19th General Meeting of the European Grassland Federation. 27-30 May 2002, La Rochelle (France). In: "Multi-Function grasslands. Quality forages, animal products and landscapes", Durand J.L., Emile J.C., Huyghe C, Lemaire C. (Editors) 2002. EGF, Volume 7, pages 584-585, Grassland Science in Europe.
- ORTIGUES-MARTY, I., OBLED, C., DARDEVET, D., & SAVARY-AUZELOUX, I. (2003a)** Role of the liver in the regulation of energy and protein status. In: Progress in Research on Energy and Protein Metabolism, EAAP Publ. 109, W.B. Souffrant and C.C. Metgees, eds., Wageningen Academic Publ. Wageningen, pp. 83-98.
- ORTIGUES-MARTY, I., VERNET, J., & MAJDOUB, L. (2003b)** Whole body glucose turnover in growing and non-productive adult ruminants: meta-analysis and review. Reprod. Nutr. Dev. 43 : 371-383.
- ORTIGUES-MARTY, I., & VISSEICHE, A.-L. (1995)** Whole body fuel selection in Ruminants: nutrient supply and utilisation by major tissues. Proc. Nutr. Soc. 54 : 235-251.
- PARIZA, M.W., PARK, Y., & COOK, M.E. (2000)** Mechanisms of action of conjugated linoleic acid: evidence and speculation. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 223: 8-13.
- PICARD, B., ABOUELKARAM, S., BAUCHART, D., DRANSFIELD, E., JURIE, C., LEPETIT, J., OUALI, A., & CULIOLI, J. (2001)** Caractéristiques musculaires et qualités des viandes des races bovines allaitantes du Massif Central. Rapport d'Activité du Contrat financé par DATAR-FNADT, 54 pp.
- PICARD, B., LEFAUCHEUR, L., BERRI, C., & DUCLOS, M.J. (2002)** Muscle fibre ontogenesis in farm animal species. Reprod. Nutr. Dev. 42 : 415-431.
- PRIOLO, A., MICOL, D., AGABRIEL, J., PRACHE, S., DRANSFIELD, E., (2002)** Effect of grass or concentrate feeding systems on lamb carcass and meat quality. Meat Sci. 62 : 179-185
- REMOND, D., CABRERA-ESTRADA, J.I., CHAMPION, M., CHAUVEAU, B., COUDURE, R., & PONCET, C. (2004)** Effect of corn particle size on site and extent of starch digestion in lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 87: 1389-1399.
- SAVARY-AUZELOUX, I., HOSKIN, S., & LOBLEY, G.E. (2003a)** Effect of intake on whole body plasma amino acid kinetics in sheep. Reprod. Nutr. Dev. 43: 117-129.
- SAVARY-AUZELOUX, I., MAJDOUB, L., LE FLOC'H, N., & ORTIGUES-MARTY, I. (2003b)** Ryegrass-based diet and barley supplementation: partition of nitrogenous nutrients among the splanchnic tissues and hind limb in finishing lambs. J. Anim. Sci. 81: 3160-73.
- SAVARY-AUZELOUX I., MAJDOUB L., LE FLOC'H N., & ORTIGUES-MARTY I., (2003c)** Effects of intraruminal propionate supplementation on nitrogen utilisation by the portal-drained viscera, the liver and the hindlimb in lambs fed frozen rye grass. Brit. J. Nutr. 90: 939-952.
- SCISLOWSKI, V., DURAND, D., GRUF-FAT, D., & BAUCHART, D. (2004a).** Dietary linoleic acid-hypercholesterolemia and accumulation of very light HDL in steers. Lipids 39: 125-133.
- SCISLOWSKI, V., DURAND, D., GRUF-FAT-MOUTY, D., MOTTA, C., & BAUCHART, D. (2004b)** Linoleate supplementation in steers modifies lipid composition of plasma lipoproteins but does not alter their fluidity. Brit. J. Nutr. 91: 575-584.
- SUDRE, K., LEROUX, C., PIÉTU, G., CASSAR-MALEK, I., PETIT, E., LISTRAT, A., AUFRAY, C., PICARD, B., MARTIN, P., & HOCQUETTE, J.F. (2003)** Transcriptome analysis of two bovine muscles during ontogenesis. J. Biochem. 133: 745-756.
- UEDA K., FERLAY, A., CHABROT, J., LOOR, J.J., CHILLIARD, Y., & DOREAU, M. (2003)** Effect of linseed oil supplementation on ruminal digestion in dairy cows fed diets with different forage:concentrate ratios. J. Dairy Sci. 86: 3999-4007.