



# Caractéristiques musculaires des bovins sélectionnés pour la croissance musculaire

**Relation entre le potentiel de croissance musculaire, la teneur en gras intramusculaire et les caractéristiques des fibres musculaires chez le taurillon Charolais**

**Mots-clés :** Viande bovine, Type de fibres, Gras intramusculaires, Métabolisme, Muscle

**Auteur :** Jean-François Hocquette<sup>1</sup>, Isabelle Cassar-Malek<sup>1</sup>, Catherine Jurie<sup>1</sup>, Dominique Bauchart<sup>1</sup>, Brigitte Picard<sup>1</sup>, Gilles Renand<sup>2</sup>

<sup>1</sup> INRA, VetAgro Sup, UMR 1213, Recherches sur les Herbivores, Saint-Genès-Champagnelle, <sup>2</sup> INRA, UMR 1313, Génétique Animale et Biologie Intégrative, Jouy-en-Josas, France

\* E-mail de l'auteur correspondant : [jfhocquette@clermont.inra.fr](mailto:jfhocquette@clermont.inra.fr)

**Cette étude initialement publiée dans *Animal Science Journal* (2012) 83, 750–758 a permis d'identifier un gène spécifique (A-FABP) comme étant un bon prédicteur des bovins à produire une viande persillée. De plus, cette étude a montré que les caractéristiques des muscles affectées par la sélection génétique sont clairement différentes de celles permettant de distinguer les différents types de muscle.**

## Résumé :

La sélection génétique en faveur du potentiel de croissance musculaire aux dépens de l'engraissement des carcasses peut affecter les caractéristiques des muscles, et de ce fait modifier la qualité de la viande. Une expérience a donc été conduite avec deux lots extrêmes de 6 taurillons parmi un effectif total de 64 taurillons Charolais classés selon leur potentiel génétique de croissance musculaire. Différentes caractéristiques de deux muscles [*Rectus abdominis* (RA, lent oxydatif) et *Semitendinosus* (ST, rapide glycolytique)] ont été étudiées : teneur en lipides intramusculaires, propriétés contractiles et métaboliques des fibres musculaires, expression des protéines de liaison des acides gras spécifiques du muscle (H-FABP) ou des adipocytes intramusculaires (A-FABP). Certains indicateurs du métabolisme oxydatif (activités de la cytochrome-c oxydase [COX] et de l'isocitrate déshydrogénase [ICDH], expression de la H-FABP), les proportions des chaînes lourdes de myosine MyHC I et MyHC IIA et la teneur en lipides intramusculaires sont plus élevés dans le muscle RA comparativement au muscle ST quel que soit le potentiel de croissance musculaire. La sélection en faveur du potentiel de croissance musculaire réduit la teneur en lipides intramusculaires et les activités des enzymes COX et citrate synthase (CS), mais n'affecte pas les autres caractéristiques musculaires. La corrélation positive entre la teneur en lipides intramusculaires et l'expression de la A-FABP ( $r = 0,53$ ,  $P < 0,05$ ) suggère que la A-FABP pourrait être un bon prédicteur des bovins à produire une viande persillée.

## Abstract: Relationships between muscle growth potential, intramuscular fat content and different indicators of muscle fibre types in young Charolais bulls

Genetic selection in favor of muscle growth at the expense of fat should affect characteristics of muscles, and therefore beef quality. This study was conducted with two extreme groups of six animals selected among 64 Charolais young bulls ranked according to their genetic potential for muscle growth. The following muscle characteristics were assessed in *Rectus abdominis* (RA, slow oxidative) and *Semitendinosus* (ST, fast glycolytic) muscles: Intramuscular fat content, contractile and metabolic properties of muscle fibres, expression of fatty acid binding proteins (FABP) in muscles (H-FABP) or in intramuscular adipocytes (A-FABP). Intramuscular fat content and proportions of myosin heavy chains MyHC I (slow) and MyHC IIA (fast oxido-glycolytic) and certain indicators of oxidative metabolism (activities of isocitrate dehydrogenase and cytochrome-c oxidase (COX); expression of H-fatty acid binding protein (FABP)) were higher in RA than in ST muscle. Genetic selection for muscle growth reduced intramuscular fat content and the activities of some oxidative metabolism indicators (namely CS, COX only). The positive correlation between muscle triacylglycerol content and A-FABP messenger RNA level (a marker of adipocyte differentiation) ( $r = 0,53$ ,  $P < 0,05$ ) suggests that A-FABP may be a good marker of the ability of bovines to deposit intramuscular fat.

## INTRODUCTION

La sélection génétique des bovins à viande réalisée en France a eu pour objectif de favoriser le dépôt de muscle pour produire davantage de viande aux dépens du dépôt de gras dans la carcasse. Ce processus de sélection modifie les caractéristiques musculaires et de ce fait la qualité de la viande produite (Renand *et al.*, 2001). En effet, une sélection génétique aux dépens de l'engraissement des carcasses induit très probablement une teneur en lipides intramusculaires plus faible en raison de la corrélation génétique positive entre ces deux paramètres (+0,62) en race Charolaise (Youssao *et al.*, 2004). Ce phénomène est susceptible de diminuer la flaveur de la viande ainsi produite surtout chez les taurillons de races maigres pour des teneurs en lipides intramusculaires inférieures à 3% (Denoyelle, 1995). Toutefois, une réduction de la teneur en lipides intramusculaires peut-être perçue comme un avantage en termes de santé humaine (Scollan *et al.*, 2014).

De précédentes études, qui ont comparé différentes races bovines, ont montré que le nombre et la taille des adipocytes dans le muscle sont les principaux facteurs qui déterminent

## I. MATERIELS ET METHODES

L'expérience a été conduite avec 64 taurillons Charolais issus de 25 taureaux sélectionnés de façon divergente sur la base de leur potentiel de croissance musculaire et d'un faible engraissement des carcasses. Douze taurillons extrêmes parmi les 64 ont été choisis : 6 avec un potentiel de croissance élevé et des carcasses maigres, 6 avec un potentiel de croissance faible et des carcasses plus grasses.

Les animaux ont été abattus à l'âge de 15 (n=6) ou 19 mois (n=6). A l'abattage, le poids de la carcasse chaude et des dépôts de gras internes ont été enregistrés. La sixième côte a été disséquée de façon à estimer le poids de muscle et de gras dans la carcasse à l'aide des équations de prédiction établies par Robelin et Geay (1975). Les échantillons de deux muscles [*Rectus abdominis* (RA, lent oxydatif) et *Semitendinosus* (ST, rapide glycolytique), Totland et Kryvi, 1991] ont été découpés, immédiatement congelés dans l'azote liquide, puis conservés à -80°C pour des analyses ultérieures.

Les teneurs en lipides totaux et triglycérides dans le muscle ont été déterminées comme décrit par Cassar-Malek *et al.* (2004). Les proportions des chaînes lourdes de myosine de type I (MyHC I, lente), de type IIa (MyHC IIa, rapide oxydo-glycolytique) et de type IIx anciennement noté IIb (IIx, rapide glycolytique) ont été déterminées comme décrit par Picard *et al.* (1999). Les activités d'enzymes du métabolisme oxydatif (cytochrome-c oxydase, COX ; citrate synthase, CS ; Hydroxyacyl-CoA déshydrogénase, HAD ; Isocitrate déshydrogénase, ICDH) ou du métabolisme glycolytique (Lactate déshydrogénase, LDH) ainsi que l'activité de la

## II. RESULTATS

### II.1. Différences entre types de muscles

La teneur en lipides intramusculaires est 1,4 fois plus élevée dans le *Rectus abdominis* (RA), que dans le *Semitendinosus* (ST), ce qui est logiquement expliqué par des teneurs plus faibles en triglycérides (forme de stockage des lipides) (Tableau 1).

l'accumulation de gras intramusculaire (Cianzo *et al.*, 1985). D'autres études, réalisées par exemple chez le lapin, ont montré que la teneur en gras intramusculaire résulte d'un équilibre entre les processus de synthèse et de dégradation des lipides (Gondret *et al.*, 2004). Chez le bovin, l'activité des enzymes du métabolisme musculaire et des gènes marqueurs de la différenciation du tissu adipeux intramusculaire sont de bons indicateurs de l'aptitude des animaux à produire une viande persillée (Jurie *et al.*, 2007). L'ensemble des indicateurs biologiques (nombre et taille des adipocytes, activité du métabolisme lipidique, expression des gènes concernés, etc.) sont fortement influencés par les facteurs génétiques et l'âge des animaux.

Sur la base de ces connaissances, l'objectif de cette étude était de préciser les relations entre potentiel de croissance musculaire, composition de la carcasse, teneur en lipides intramusculaires, marqueurs de la différenciation adipocytaire et caractéristiques contractiles et métaboliques des fibres musculaires chez des taurillons de race Charolaise dans deux muscles aux propriétés différentes.

lipoprotéine-lipase ont été mesurées selon les méthodes décrites par Cassar-Malek *et al.* (2004) et Sudre *et al.* (2005) parfois légèrement modifiées (cas de la COX). Le niveau d'expression des protéines de liaison des acides gras spécifiques du muscle (H-FABP) ou des adipocytes intramusculaires (A-FABP) a été mesuré par RT-PCR (Jurie *et al.*, 2007).

Les données ont été analysées par la procédure GLM de SAS (SAS Institute Inc 1996). Le modèle de l'analyse de variance comprenait les effets de l'âge à l'abattage (15 ou 19 mois), du potentiel de croissance musculaire (faible ou élevé), du muscle (RA ou ST), de l'animal et de toutes les interactions possibles entre ces facteurs. La variabilité animale a été utilisée comme variabilité résiduelle pour tester les effets de l'âge, du potentiel de croissance musculaire et de l'interaction entre ces deux facteurs.

Les coefficients de corrélation de Pearson ont été calculés entre les caractéristiques musculaires et les critères de composition des carcasses pour chaque muscle (RA ou ST) pris séparément. En raison de résultats comparables entre les deux muscles, les mêmes calculs ont été réalisés après avoir retiré l'effet du type de muscle, c'est-à-dire en considérant les écarts de chaque observation à la moyenne pour le muscle correspondant, encore appelés résidus (R). Une analyse en composantes principales (Destefanis *et al.*, 2000) a été réalisée à partir de la matrice de corrélation calculée avec ces résidus.

Par ailleurs, le muscle RA contient une proportion de chaînes lourdes de myosine de type I (MyHC I, isoforme lente oxydative) et de type IIa (MyHC IIa, isoforme rapide oxydo-glycolytique) respectivement 2,8 fois et 1,6 fois plus élevée que le muscle ST. En revanche, la proportion de chaînes

lourdes de myosine de type IIx (MyHC IIx, isoforme rapide glycolytique) est deux fois plus faible dans le RA (Tableau 1).

Le métabolisme du muscle RA est moins glycolytique comme indiqué par une activité Lactate déshydrogénase (LDH) 19% plus faible dans le RA par rapport au ST. Le muscle RA est aussi plus oxydatif que le muscle ST comme indiqué par une activité isocitrate déshydrogénase (ICDH) 23% plus élevée, par une activité cytochrome-*c* oxydase

(COX) 67% plus élevée et par une expression 7,8 fois plus importante de la protéine de liaison des acides gras musculaires spécifique du muscle (H-FABP). Cependant, les autres activités caractéristiques du métabolisme oxydatif telles que la citrate synthase (CS) ou l'hydroxyacyl-CoA déshydrogénase (HAD) ne sont pas différentes entre les deux muscles étudiés (Tableau 1).

**Tableau 1 : Caractéristiques biochimiques des muscles *Rectus abdominis* (RA) et *Semitenidosus* (ST) de taurillons Charolais quel que soit l'âge ou le type génétique (moyennes ajustées)**

	Muscle		SE *	Signification de la différence (P)
	RA	ST		
<b>Teneur en lipides (mg par g de matière sèche)</b>				
Lipides totaux	78	54	6,0	0,02
Triglycérides	38	18	4,9	0,01
<b>Activités enzymatiques (µmoles par min et par g de tissu frais)</b>				
ICDH	1,6	1,3	0,10	0,03
HAD	1,8	1,7	0,10	0,71
CS	4,7	4,4	0,27	0,49
COX	14,0	8,4	0,89	0,0009
LDH	916	1126	30	0,0004
<b>Isoformes des chaînes lourdes de myosines (%)</b>				
MyHC I	31	11	1,6	<,0001
MyHC IIa	37	23	1,2	<,0001
MyHC IIx	32	66	2,3	<,0001
<b>Expression des FABP (teneurs en ARNm exprimées en unités arbitraires par µg d'ARN total)</b>				
ARNm de la H-FABP	3,9	0,5	0,55	0,0012
ARNm de la A-FABP	3,4	3,1	0,79	0,78

\* SE : erreur type de la moyenne

MyHC I, MyHC IIa, MyHC IIx : chaînes lourdes de myosine de type I (lente), de type IIa (rapide oxydo-glycolytique) et de type IIx (rapide glycolytique). COX : cytochrome-*c* oxydase. CS : citrate synthase. HAD : hydroxyacyl-CoA déshydrogénase. ICDH : isocitrate déshydrogénase. LDH : lactate déshydrogénase. H-FABP et A-FABP : protéines de liaison des acides gras spécifiques du muscle ou des adipocytes intramusculaires respectivement.

## II.2. Différences entre types génétiques

Comme attendu, les 6 taurillons avec un fort potentiel de croissance ont présenté une masse musculaire 27% plus élevée (316 vs 249 kg,  $P < 0,01$ ) et une proportion de gras dans la carcasse 24% plus faible (13 vs 17%,  $P < 0,01$ ) que les 6 taurillons avec un faible potentiel de croissance musculaire.

La sélection en faveur du potentiel de croissance a induit une diminution de la teneur en lipides totaux et en

triglycérides dans le muscle (-32 et -40%, respectivement, Tableau 2).

Les proportions des différentes chaînes de lourdes de myosines ainsi que les activités ICDH, HAD et LDH et les expressions des FABP ne sont pas différentes entre les deux groupes de taurillons. En revanche, la sélection en faveur du potentiel de croissance a induit une diminution de 25-30% des activités CS et COX (Tableau 2).

## II.3. Relations entre les caractéristiques musculaires

L'analyse en composantes principales avec les données des deux muscles étudiés (RA et ST) corrigées pour l'effet muscle (résidus) montre qu'une part importante de la variabilité (51%) est expliquée par une opposition entre les isoformes de chaînes lourdes de myosine MyHC IIx et MyHC I ( $r = -0,88$ ,  $P < 0,001$ , Figure 1). L'activité LDH (enzyme glycolytique) est positivement corrélée avec la

proportion de MyHC IIx ( $r = 0,63$ ,  $P < 0,001$ ) et négativement avec la proportion de MyHC I ( $r = -0,60$ ,  $P < 0,01$ ). A l'inverse, les activités des enzymes oxydatives ICDH et HAD sont positivement corrélées avec la proportion de MyHC I ( $r > 0,78$ ,  $P < 0,001$ ) et négativement avec la proportion de MyHC IIx ( $r < -0,61$ ,  $P < 0,01$ ).

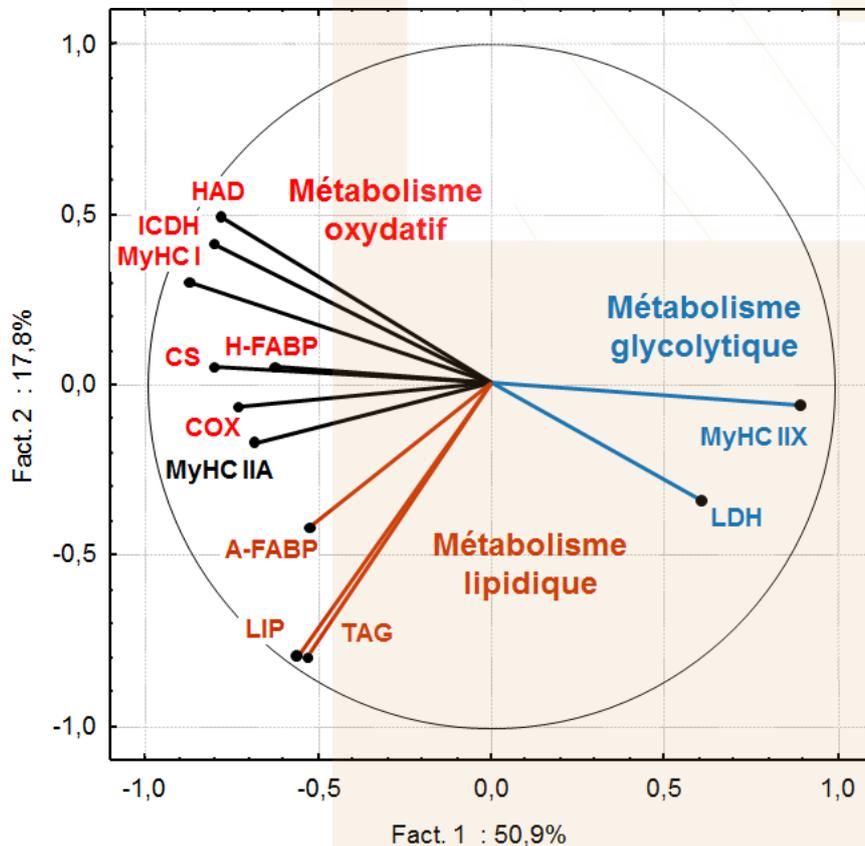
**Tableau 2 :** Caractéristiques biochimiques des muscles des taurillons Charolais avec un potentiel de croissance musculaire faible ou élevé (moyennes des observations dans les muscles *Rectus abdominis* et *Semitendinosus*)

	Potentiel de croissance musculaire		SE *	Signification de la différence (P)
	Faible	Elevé		
<b>Teneur en lipides</b> (mg par g de matière sèche)				
Lipides totaux	79	53	7,9	0,05
Triglycérides	41	16	6,9	0,03
<b>Activités enzymatiques</b> (µmoles par min et par g de tissu frais)				
ICDH	1,7	1,3	0,21	0,23
HAD	1,8	1,7	0,15	0,92
CS	5,2	3,9	0,34	0,03
COX	13,2	9,2	0,93	0,02
LDH	988	1055	60,1	0,45
<b>Isoformes des chaînes lourdes de myosines</b> (%)				
MyHC I	23	19	2,4	0,29
MyHC IIa	31	29	2,0	0,38
MyHC IIx	46	52	4,0	0,29
<b>Expression des FABP</b> (teneurs en ARNm exprimées en unités arbitraires par µg d'ARN total)				
ARNm de la H-FABP	2,9	1,5	0,51	0,08
ARNm de la A-FABP	4,2	2,4	1,02	0,26

\* SE : erreur type de la moyenne

MyHC I, MyHC IIa, MyHC IIx : chaînes lourdes de myosine de type I (lente), de type IIa (rapide oxydo-glycolytique) et de type IIx (rapide glycolytique). COX : cytochrome-c oxydase. CS : citrate synthase. HAD : hydroxyacyl-CoA déshydrogénase. ICDH : isocitrate déshydrogénase. LDH : lactate déshydrogénase. H-FABP et A-FABP : protéines de liaison des acides gras spécifiques du muscle ou des adipocytes intramusculaires respectivement.

**Figure 1 :** Analyse en composantes principales montrant les relations entre les caractéristiques musculaires des deux muscles *Rectus abdominis* et *Semitendinosus* analysés conjointement après correction de l'effet muscle



Les variables étudiées sont la teneur en lipides intramusculaires (LIP) ou en triglycérides dans le muscle (TAG), les proportions de chaînes lourdes de myosine de type I, IIa ou IIx (MyHC I, MyHC IIa, MyHC IIx), les teneurs en ARNm de la A-FABP (protéine de liaison des acides gras dans les adipocytes) ou de la H-FABP (protéine de liaison des acides gras dans les fibres musculaires) et les activités de différentes enzymes : lactate déshydrogénase (LDH), hydroxyacyl-CoA déshydrogénase (HAD), isocitrate déshydrogénase (ICDH), citrate synthase (CS) et cytochrome-c oxydase (COX).

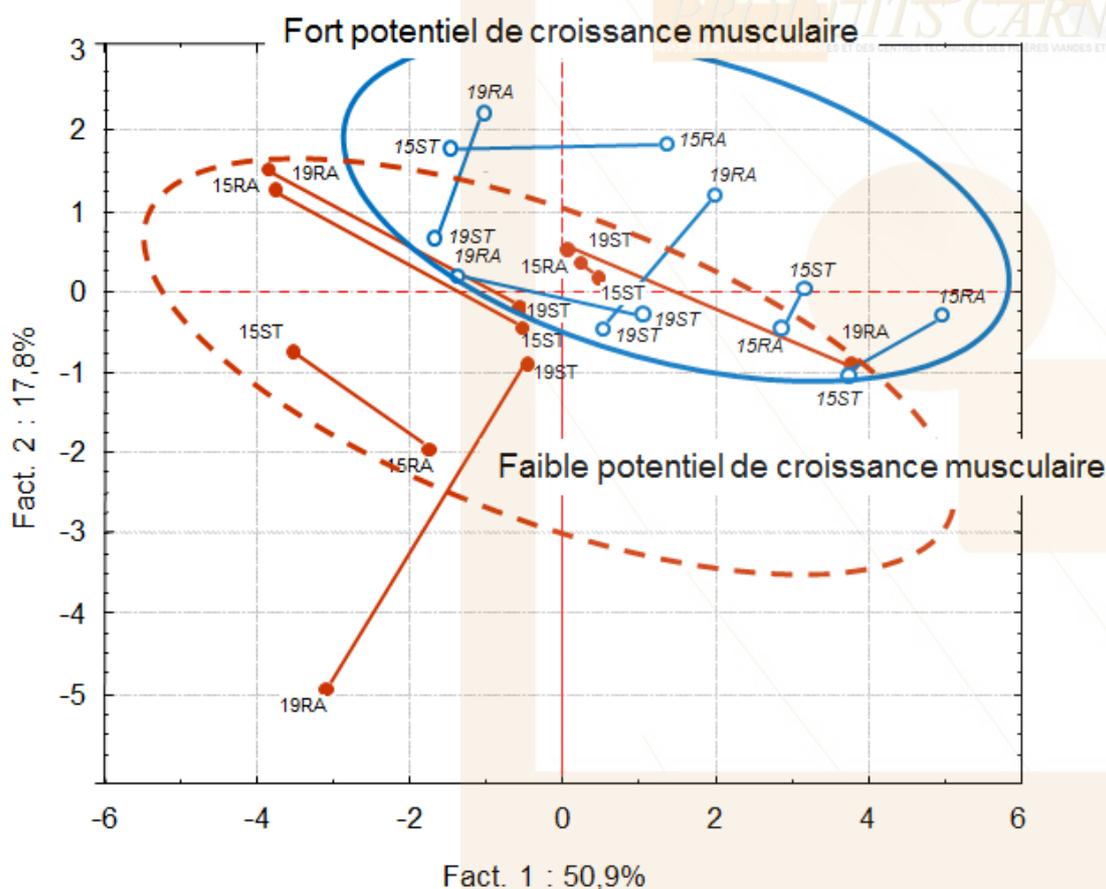
Le second axe de l'analyse en composantes principales explique 18% de la variabilité. Il est principalement expliqué par les teneurs en lipides totaux et en triglycérides intramusculaires qui sont corrélées entre elles ( $r = 0,99$ ,  $P < 0,001$ ) et positivement avec l'expression de la A-FABP ( $r = 0,53$ ,  $P < 0,05$ , Figure 1).

La projection des données des deux muscles pour chaque animal sur le même plan que celui de la Figure 1 permet de montrer que les taurillons avec un potentiel de croissance musculaire élevé sont plutôt localisés dans la partie supérieure droite du graphique qui est caractérisée par des teneurs faibles en lipides et en triglycérides intramusculaires et une faible

expression de la A-FABP (Figure 2). En revanche, les taurillons avec un potentiel de croissance musculaire faible sont plutôt situés dans la partie inférieure gauche de la figure caractérisée par des teneurs en lipides et triglycérides intramusculaires plus élevées et par une expression de la A-FABP plus importante.

Cette analyse confirme que la sélection génétique en faveur du potentiel de croissance musculaire n'a pas affecté les proportions des MyHC et les activités des enzymes ICDH et HAD. En revanche, cette même sélection a affecté la teneur en lipides intramusculaires, et dans une moindre mesure, les activités CS et COX.

**Figure 2 :** Analyse en composantes principales illustrant la projection des échantillons musculaires dans le même plan que celui de la Figure 1 après correction de l'effet muscle



Chaque échantillon est indiqué par un chiffre rappelant l'âge d'abattage des animaux (15 ou 19 mois) et deux lettres rappelant le nom du muscle (RA : *Rectus abdominis*; ST : *Semitendinosus*). Les échantillons indiqués par un cercle bleu et reliés par un trait bleu sont ceux issus d'animaux à fort potentiel de croissance musculaire. Les échantillons indiqués par un cercle marron et reliés par un trait marron sont ceux issus d'animaux à faible potentiel de croissance musculaire. Deux échantillons reliés par un trait proviennent du même animal.

#### II.4. Relations entre la composition de la carcasse et les caractéristiques musculaires

La masse musculaire et la proportion de tissu adipeux dans la carcasse ne sont pas corrélés ( $r = -0,15$ , non significatif, Tableau 3). Cependant, la teneur en triglycérides intramusculaires (corrige pour l'effet muscle et moyennée pour les deux muscles) et la proportion de tissu adipeux dans la carcasse sont positivement corrélés ( $r = 0,61$ ,  $P < 0,05$ , Tableau 3). En d'autres termes et comme attendu, l'engraissement des carcasses favorise la production d'une viande persillée.

De plus, le gras des carcasses est positivement corrélé à l'expression de la H-FABP qui est un marqueur du

métabolisme oxydatif du muscle ( $r = 0,64$ ,  $P < 0,05$ ). La masse musculaire est par ailleurs négativement corrélée à l'activité des enzymes CS et COX, caractéristiques du métabolisme oxydatif ( $r = -0,62$  et  $r = -0,59$ ,  $P < 0,05$ ), ces mêmes activités enzymatiques tendant à être positivement associées à la proportion de dépôt adipeux dans la carcasse. Ainsi, plus les taurillons sont maigres et avec un développement musculaire important, moins leurs muscles sont oxydatifs.

**Tableau 3 : Relations entre les caractéristiques de la carcasse et les caractéristiques musculaires**

Résidus moyens des deux muscles	LIP	TAG	MyHC IIA	MyHC IIB	MyHC I	AFABP	H-FABP	LDH	HAD	ICDH	CS	COX	Poids de muscle	Proportion de dépôt adipeux
Poids de muscle	-0,37	-0,35	0,18	0,04	-0,26	-0,27	-0,27	-0,01	-0,01	-0,35	<b>-0,62</b>	<b>-0,59</b>	<b>1,00</b>	-0,15
Proportion de dépôt adipeux	0,57	<b>0,61</b>	0,44	-0,39	0,27	0,28	<b>0,64</b>	-0,27	0,03	0,24	0,38	0,43	-0,15	<b>1,00</b>

Les valeurs en gras des coefficients de corrélation sont significativement différentes ( $P < 0,05$ ).

### III. DISCUSSION

Les caractéristiques des fibres musculaires dépendent de nombreux facteurs tels que le type de muscle, les conditions d'élevage et la sélection génétique. Les différences les plus importantes sont observées entre types de muscle alors que les effets de la sélection génétique sont plus discrets et plus

#### III.1. Différences entre muscles

Les différences entre les deux muscles étudiés RA et ST confirment des observations précédentes. Ainsi, le muscle RA contient davantage de lipides intramusculaires que le ST. Il est caractérisé par une activité LDH plus faible, une activité ICDH et une expression de la H-FABP plus élevées, et une activité CS identique par rapport au ST (Talmant *et al.*, 1986 ; Brandstetter *et al.*, 2002 ; Jurie *et al.*, 2007).

Toutefois, l'activité HAD est identique entre les deux muscles chez le taurillon dans notre étude alors qu'elle a été observée comme étant plus élevée dans le RA chez le bouvillon (Jurie *et al.*, 2007). Il est possible que le genre des animaux (mâle entier vs mâle castré) soit à l'origine de cette différence.

De même, nous avons observé une activité COX plus élevée dans le RA que dans le ST contrairement aux résultats de Talmant *et al.* (1986). Il est probable que cette contradiction puisse s'expliquer par des difficultés méthodologiques. En effet, nous avons amélioré la technique de dosage de l'activité COX en perfectionnant l'étape d'homogénéisation de façon à extraire et doser la totalité de l'activité enzymatique.

#### III.2. Différences entre types génétiques

Dans cette expérimentation, nous avons travaillé avec des taurillons sélectionnés de façon divergente sur la base de leur potentiel de croissance musculaire et d'un faible engraissement des carcasses. Or, ces deux variables sont faiblement corrélées entre elles ( $r = -0,15$ ).

Ce type de sélection génétique n'affecte pas à 15 ou 19 mois les enzymes ICDH, HAD et LDH et les propriétés contractiles des muscles (estimées par les proportions de MyHC) confirmant les résultats de Picard *et al.* (2005). En revanche, ce type de sélection génétique induit à 15 ou 19 mois une augmentation de l'expression d'environ deux tiers des gènes de la glycolyse (Bernard *et al.*, 2009) et une diminution des activités des enzymes oxydatives CS et COX (cette étude). Des travaux antérieurs ont montré que ces deux

#### III.3. Déterminants de la teneur en lipides intramusculaires

Les lipides intramusculaires sont stockés principalement sous forme de triglycérides dans les adipocytes intramusculaires. Ainsi, le nombre d'adipocytes intramusculaires semble être un bon prédicteur de la teneur en lipides intramusculaires (Cianzo *et al.*, 1985). Une méthode pour estimer le nombre d'adipocytes intramusculaires est de quantifier l'expression du gène A-FABP qui est exprimé

difficilement à analyser en raison d'effets variables selon la race, le type de muscle ou l'animal. L'analyse en composantes principales réalisée dans cette étude a permis de préciser l'effet de la sélection génétique en faveur du potentiel de croissance sur les caractéristiques musculaires.

Sur le plan biologique, l'activité plus élevée des enzymes COX et ICDH ainsi que l'activité plus faible de la LDH dans le RA sont cohérentes avec une utilisation accrue des acides gras comme source énergétique dans le muscle RA par rapport au ST. Ceci est logiquement associé à des proportions plus élevées en MyHC I (caractéristique du métabolisme lent-oxydatif) dans le muscle RA.

Par ailleurs, l'absence de différences dans l'activité CS entre les deux muscles étudiés confirme les résultats de Jurie *et al.* (2007). L'activité CS est en effet non seulement au carrefour de l'oxydation des acides gras et du glucose dans les mitochondries mais aussi au carrefour de la synthèse d'acides gras (via la production de citrate qui peut sortir des mitochondries).

Un résultat original de notre étude est d'avoir montré que les différentes activités enzymatiques caractéristiques du métabolisme musculaire ne sont pas équivalentes : alors que les enzymes ICDH, HAD et LDH sont étroitement associées aux propriétés contractiles des muscles (estimées par les proportions de MyHC), les activités CS et COX révèlent des voies métaboliques spécifiques.

enzymes sont soumises à d'importantes régulations d'ordre nutritionnel contrairement aux propriétés contractiles des fibres musculaires (Cassar-Malek *et al.*, 2004).

L'observation que les animaux ayant un potentiel de croissance musculaire élevé ont des muscles plus glycolytiques et moins oxydatifs est en accord avec les résultats obtenus chez le bovin culard dont les muscles sont très glycolytiques (Picard *et al.*, 1994).

En guise de conclusion partielle, cette étude montre que la sélection induit chez le taurillon de 15 ou 19 mois une régulation plus importante des activités enzymatiques CS et COX que des chaînes lourdes de myosines ou des autres activités enzymatiques.

uniquement dans les cellules adipeuses. La corrélation positive entre l'expression du gène A-FABP et la teneur en lipides intramusculaires a en effet été observée chez le porc (Damon *et al.*, 2006), le canard (Saez *et al.*, 2009) et chez le bovin entre races différentes (Jurie *et al.*, 2007) et pour la même race (cette étude pour la race Charolaise). Toutes ces études confirment que le nombre d'adipocytes

intramusculaires est déterminant pour produire une viande grasse ou persillée. Toutefois, la grande variabilité de l'expression du gène A-FABP et le nombre relativement faible de taurillons dans notre étude n'a pas permis de mettre en évidence de différence significative entre les teneurs en ARNm de la A-FABP entre les deux groupes de taurillons que nous avons étudiés. L'expression du gène A-FABP est en effet clairement supérieure dans le muscle long dorsal de bouvillons Noir Japonais (qui produisent une viande très persillée) comparativement à des bouvillons de race Holstein (qui produisent une viande moins grasse) (Wang *et al.*, 2005).

L'accumulation de lipides intramusculaires résulte aussi de l'équilibre entre la synthèse et la dégradation de triglycérides. De ce fait, la régulation de nombreuses voies métaboliques dans les adipocytes ou dans les fibres musculaires peut contribuer au déterminisme de la teneur en lipides intramusculaires. Ces différentes voies métaboliques incluent l'aptitude des muscles à capter les lipides circulants,

## CONCLUSION

Cette étude a mis en évidence la réponse de certaines caractéristiques métaboliques des muscles suite à une sélection en faveur du potentiel de croissance musculaire. Ce type de sélection induit en effet un métabolisme moins oxydatif et une teneur en lipides intramusculaires plus faible. Les caractéristiques musculaires modifiées par cette sélection (activités CS et COX) sont en effet différentes des caractéristiques musculaires classiquement utilisées pour différencier les types de muscles. Parmi ces caractéristiques

### Remerciements :

Ce travail a été réalisé dans le cadre du programme européen ProSafeBeef (FOODCT-2006-36241) et détaillé dans *Animal Science Journal* (2012) 83, 750–758. Les animaux ont été obtenus dans le cadre d'un financement par l'Agence Nationale de la Recherche et APIS-GENE (projet MUGENE). Les auteurs remercient l'unité expérimentale de l'INRA de Bourges et l'abattoir expérimental de Theix. Ils remercient également C. Barboiron, D. Chadeyron, N. Guivier, G. Gentès, C. Legay et I. Barnola pour leur participation à l'obtention des résultats.

### Références :

- Albrecht E., Teuscher F., Ender K., Wegner J. (2006). Growth- and breed-related changes of marbling characteristics in cattle. *Journal of Animal Science*, 84, 1067-1075.
- Bernard C., Cassar-Malek I., Renand G., Hocquette J.F. (2009). Changes in muscle gene expression related to metabolism according to growth potential in young bulls. *Meat Science*, 82, 205-212.
- Brandstetter A.M., Sauerwein H., Veerkamp J.H., Geay Y., Hocquette J.F. (2002). Effects of muscle type, castration, age and growth rate on H-FABP expression in bovine skeletal muscle. *Livestock Production Science*, 75, 199-208.
- Cassar-Malek I., Hocquette J.F., Jurie C., Listrat A., Jailler R., Bauchart D., Briand Y., Picard B. (2004). Muscle-specific metabolic, histochemical and biochemical responses to a nutritionally induced discontinuous growth path. *Animal Science*, 79, 49-59.
- Cianzo D.S., Topel D.G., Whitehurst G.B., Beitz D.C., Self H.L. (1985). Adipose tissue growth and cellularity: changes in bovine adipocyte and number. *Journal of Animal Science*, 60, 970-976.
- Damon M., Louveau I., Lefaucheur L., Lebret B., Vincent A., Leroy P., Sanchez M.P., Herpin P., Gondret F. (2006). Number of intramuscular adipocytes and fatty acid binding protein-4 content are significant indicators of intramuscular fat level in crossbred Large White × Duroc pigs. *Journal of Animal Science*, 84, 1083-1092.
- Denoyelle C. (1995). Evolution de la flaveur de la viande bovine en fonction de la teneur en lipides intra-musculaires. *Viandes et Produits Carnés*, 16, 89–92.
- Destefanis G., Barge M.T., Brugiapaglia A., Tassone S. (2000). The use of principal component analysis (PCA) to characterize beef. *Meat Science*, 56, 255-259.
- Gondret F., Hocquette J.F., Herpin P. (2004). Age-related relationships between muscle fat content and metabolic traits in growing rabbits. *Reproduction Nutrition Development*, 44, 1-16.
- Hocquette J.F., Gondret F., Baéza E., Médale F., Jurie C., Pethick D.W. (2010). Intramuscular fat content in meat-producing animals: development, genetic and nutritional control, identification of putative markers. *Animal*, 4, 303–319.

le transport intracellulaire des acides gras par les protéines de type FABP, la capacité des cellules à synthétiser des acides gras ou au contraire à les dégrader (revue de Hocquette *et al.*, 2010). D'une façon générale, nos résultats suggèrent que moins le muscle est oxydatif (donc moins apte à utiliser les acides gras comme source d'énergie), moins il stocke des lipides et moins la viande est persillée. Une sélection en faveur du potentiel de croissance musculaire va dans ce sens. Cela confirme l'hypothèse de Gondret *et al.* (2004) que le « turn-over » des acides gras (ou flux des acides gras) dans le muscle, plus important dans les muscles oxydatifs, favorise le dépôt de triglycérides dans les adipocytes intramusculaires. Plus précisément, un flux d'acides gras plus élevé associé à une forte synthèse de nouveaux acides gras dans le tissu musculaire favorisent l'accroissement de la taille des adipocytes et donc la production d'une viande persillée (Albrecht *et al.*, 2006).

musculaires, l'expression de la A-FABP semble être parmi les marqueurs potentiels pour prédire l'aptitude des bovins à produire une viande persillée. Les caractéristiques musculaires se mettent en place dès la vie fœtale et évoluent jusqu'à l'abattage mais diffèrent grandement entre muscles au sein du même animal et aussi entre races. Une sélection génétique en faveur du potentiel de croissance musculaire et d'un engraissement moindre des carcasses favorise la production d'une viande plus maigre.

Jurie C., Cassar-Malek I., Bonnet M., Leroux C., Bauchart D., Boulesteix P., Pethick D.W., Hocquette J.F. (2007). Adipocyte fatty acid-binding protein and mitochondrial enzyme activities in muscles as relevant indicators of marbling in cattle. *Journal of Animal Science*, 85, 2660-2669.

Picard B., Hocquette J.F., Bornes F., Brazi S., Vermorel M., Geay Y. (1994). Muscle metabolism in normal and double muscled calves fiber characteristics and glucose transport rate. In *Energy Metabolism of Farm Animals, 13<sup>th</sup> Symposium on Energy Metabolism of Farm Animals*. 18-24 September, Mojacar, Spain, (ed. JF Aguilera), pp. 97-100, Consejo Superior de Investigaciones, Granada, Spain.

Picard B., Barboiron C., Duris M.P., Gagnière H., Jurie C., Geay Y. (1999). Electrophoretic separation of bovine muscle myosin heavy chain isoforms. *Meat Science*, 53, 1-7.

Picard B., Jurie C., Duris M.P., Renand G. (2005). Consequences of selection for higher growth rate on muscle fibre development in cattle. *Livestock Production Science*, 102, 107-120.

Renand G., Picard B., Touraille C., Berge P., Lepetit J. (2001). Relationship between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls. *Meat Science*, 59, 49-60.

Robelin J., Geay Y. (1975). Estimation de la composition de la carcasse des taurillons à partir de la composition de la 6<sup>ème</sup> côte. *Bulletin Technique CRZV INRA-Theix*, 22, 41-44.

Saez G., Davail S., Gentès G., Hocquette J.F., Jourdan T., Degrace P., Baéza E. (2009). Gene expression and protein content in relation to intramuscular fat content in Muscovy and Pekin ducks. *Poultry Science*, 88, 2382-2391.

SAS Institute Inc. (1996). *SAS user's guide, Statistics*. Cary, NC: SAS Institute Inc.

Scollan N.D., Dannenberger D., Nuernberg K., Richardson I., MacKintosh S., Hocquette J.F., Moloney A.P. (2014). Enhancing the nutritional and health value of beef lipids and their relationship with meat quality. *Meat Science*, 97, 384-394.

Sudre K., Cassar-Malek I., Lustrat A., Ueda Y., Leroux C., Jurie C., Auffray C., Renand G., Martin P., Hocquette J.F. (2005). Biochemical and transcriptomic analyses of two bovine skeletal muscles in Charolais bulls divergently selected for muscle growth. *Meat Science*, 70, 267-277.

Talmant A., Monin G., Briand M., Dadet M., Briand Y. (1986). Activities of metabolic and contractile enzymes in 18 bovine muscles. *Meat Science*, 18, 23-40.

Totland G.K., Kryvi H. (1991). Distribution patterns of muscle fibre types in major muscles of the bull (*Bos taurus*). *Anatomical Embryology*, 184, 441-450.

Wang Y.H., Byrne K.A., Reverter A., Harper G.S., Taniguchi M., McWilliam S.M., Mannen H., Oyama K., Lehnert S.A. (2005). Transcriptional profiling of skeletal muscle tissue from two breeds of cattle. *Mammalian Genome*, 16, 201-210.

Youssao A.K.I., Renand G., Picard B., Jurie C., Berge P. (2004). Variabilité génétique de caractéristiques biologiques du muscle chez des taurillons Charolais. *Viandes et Produits Carnés, hors-série*, 29-30.