



HAL
open science

Méta-analyses des caractéristiques musculaires afin de prédire la tendreté de la viande bovine

Sghaïer Chriki

► **To cite this version:**

Sghaïer Chriki. Méta-analyses des caractéristiques musculaires afin de prédire la tendreté de la viande bovine. Sciences agricoles. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II, 2013. Français. NNT : 2013CLF22335 . tel-00881204v2

HAL Id: tel-00881204

<https://theses.hal.science/tel-00881204v2>

Submitted on 7 Nov 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

*ECOLE DOCTORALE SCIENCES DE LA VIE,
SANTÉ, AGRONOMIE, ENVIRONNEMENT*

N° d'ordre 605

Thèse

Présentée à l'Université Blaise Pascal
pour l'obtention du grade de

DOCTEUR D'UNIVERSITÉ

(SPÉCIALITÉ : NUTRITION-SCIENCE DES ALIMENTS)

Soutenue le 29 Janvier 2013

SGHAIER CHRIKI

**Méta-analyses des caractéristiques musculaires
afin de prédire la tendreté de la viande bovine**

Directeur de thèse : Jean-François Hocquette
Représentant CIFRE : Laurent Journaux

Directeur de Recherches, INRA, Theix
Ingénieur, UNCEIA, Paris

Jury

Président : M. Philippe Michaud
Rapporteurs : Mme. Cécile Berri
M. Carlos Sanudo
Examineurs : M. Christophe Denoyelle
Mme. Véronique Santé- Lhoutellier

Professeur, Université Blaise Pascal, Clermont-Fd
Directrice de Recherches, INRA, Tours
Professeur, Université de Saragosse, Espagne
Ingénieur, Institut de l'Elevage, Paris
Directrice de Recherches, INRA, Theix

Laboratoire d'accueil



Centre de Recherches de Clermont-Ferrand /Theix
Unité Mixte de Recherches sur les Herbivores (UMRH)
Équipe Animal-Muscle-Viande (AMUVI)
63122 Saint-Genès-Champanelle

Thèse réalisée à :

INRA Centre de Recherche de Clermont-Ferrand, Theix

UMRH 1213 : Unité Mixte de Recherches sur les Herbivores

Équipe **AMUVI** : Animal Muscle Viande

63122 Saint-Genès Champanelle

Ce travail a été effectué dans le cadre d'une thèse **CIFRE** (1287/2009) en partenariat avec l'Union Nationale des Coopératives d'Élevage et d'Insémination Animale (**UNCEIA**) et cofinancée par l'Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (**ANRT**).



Cette thèse s'inscrit dans le programme européen ProSafeBeef
(www.prosafebeef.eu) associant notamment l'UNCEIA, l'INRA, l'Institut de l'Élevage...



Résumés

Résumé

Un des enjeux de la filière bovine est la maîtrise et la prédiction de la tendreté de la viande, critère important pour les consommateurs. Inscrite dans le programme européen ProSafeBeef, ma thèse avait pour objectif de mieux prédire la tendreté par méta-analyse à partir des caractéristiques biochimiques du muscle. Pour cela, mon travail de thèse s'est appuyé sur la base de données BIF-Beef regroupant des données individuelles issues de plusieurs programmes de recherche, allant de l'animal à la viande en passant par la carcasse et le muscle. Une première méta-analyse a montré que le muscle *Semitendinosus* (ST) est de type plus rapide glycolytique que le *Longissimus thoracis* (LT) chez les mâles entiers et les femelles mais pas chez les mâles castrés. Après avoir identifié par une approche par classe de tendreté les caractéristiques musculaires associées à la tendreté, nous avons montré que ces caractéristiques sont différentes entre muscles et types d'animaux. Dans le muscle LT des taurillons, la surface moyenne des fibres musculaires est la variable qui joue le principal rôle sur la tendreté sensorielle où elle explique 2% de la variabilité des notes de tendreté. Principalement dans le muscle ST, les teneurs en collagène total et insoluble et l'activité enzymatique du métabolisme glycolytique expliquent au plus 6% chacun de la variabilité de la force de cisaillement. Malgré ces faibles parts de variabilité expliquée de la tendreté, ces conclusions validées sur un grand volume de données sont importantes pour préparer de nouveaux projets visant à compléter cette démarche en prenant en compte d'autres caractéristiques telles que des biomarqueurs génomiques.

Mots clés : méta-analyse, base de données, tendreté, caractéristiques musculaires.

Abstract

Meta-analysis of muscle characteristics to predict beef tenderness

The control of beef tenderness is essential for beef producers and retailers to deliver a consistently high quality product to consumers. Being part of the European program ProSafeBeef, my thesis aimed to predict beef tenderness by meta-analysis approaches using biochemical characteristics of muscles. To achieve this goal, we used data available in the BIF-Beef data warehouse which contains animal, carcass, muscle and meat measurements from different research programs. From available data on *Longissimus thoracis* (LT) and *Semitendinosus* (ST) muscles, we demonstrated that ST was faster and more glycolytic than LT in both entire males and females but not in steers. With a cluster analysis, we identified muscle biochemical traits associated with meat tenderness. Then, we demonstrated that no specific muscle biochemical characteristic can be a predictor of tenderness for all muscles and animal types. In LT muscle of young bulls, mean muscle fibre area explained 2% of the variability in sensory tenderness score. Mainly in ST muscle, total and insoluble collagen content and enzymatic indicators of glycolytic metabolism each explained about 6% of the variation in shear force. Although we were only able to explain a relatively small proportion of the total variance in tenderness, these results will form an important basis for the design of future experiments and the identification of new genomic markers of tenderness to be combined with muscle biochemistry in order to better predict beef quality.

Keywords: meta-analysis, database, tenderness, muscle characteristics.

Table des matières

<i>Résumé</i>	1
<i>Abstract</i>	3
<i>Table des matières</i>	4
<i>Liste des publications et présentations à des congrès</i>	7
<i>Abréviations</i>	11
<i>Liste des Figures et Tableaux</i>	14
<i>Introduction et contexte de la thèse</i>	18
<i>Bibliographie</i>	23
I. La Filière bovine en France	24
I.1. La viande, qu'est-ce que c'est ?	24
I.2. Production de la viande bovine	25
I.2.1. La position de la production bovine française dans l'UE et le monde	25
I.2.2. Les volumes de production bovine en France	26
I.3. Consommation de la viande	27
I.3.1. Les sources d'information sur la consommation des viandes	27
I.3.2. La consommation de viande en France	29
I.3.3. La nature des viandes consommées	33
I.4. Les signes d'identification de la qualité et de l'origine	35
I.4.1. Garantie de l'origine	36
I.4.2. Garantie de la qualité supérieure	37
I.4.3. Garantie d'une recette traditionnelle	38
I.4.4. Garantie du respect de l'environnement	38
II. Du muscle à la viande : propriétés et qualités	40
II.1. Le tissu musculaire squelettique	40

II.1.1. Tissu conjonctif.....	41
II.1.2. Tissu adipeux	41
II.1.3. Caractéristiques des fibres musculaires.....	42
II.2. Transformation du muscle en viande.....	44
II.2.1. La rigidité cadavérique (ou <i>rigor mortis</i>)	44
II.2.2. Acidification du tissu musculaire.....	45
II.2.3. La maturation	45
II.3. Les qualités de la viande bovine	51
II.3.1. Les qualités nutritionnelles de la viande bovine.....	51
II.3.2. Les qualités sensorielles de la viande bovine	54
II.4. Caractéristiques musculaires liées à la tendreté	60
II.5. Biomarqueurs de la tendreté	63
II.6. Impacts des facteurs d'élevage sur la tendreté.....	65
II.6.1. Effet des caractéristiques propres à l'animal	65
II.6.2. Effet de la conduite de l'animal	66
III. Approche de modélisation et de méta-analyse de la qualité de la viande bovine..	70
III.1. Rappels sur quelques procédures statistiques.....	70
III.1.1. Analyse de la variance (ANOVA)	70
III.1.2. Le clustering	71
III.1.3. Régressions : simple et multiple.....	71
III.2. Qu'est-ce qu'une méta-analyse ?	73
III.3. Exemples d'approche par modélisation appliquée à la qualité de la viande bovine.	75
III.3.1. Le « muscle profiling ».....	75
III.3.2. Le Meat Standards Australia (MSA)	76
Volet 1 : Description de la base de données BIF-Beef (Nature et volume des données).	78
I. Introduction.....	79
II. Conclusion.....	90

<i>Volet 2 : Caractéristiques métaboliques et contractiles comparées des muscles</i>	
<i>Longissimus thoracis et Semitendinosus de bovins</i>	<i>91</i>
I. <i>Introduction.....</i>	<i>92</i>
II. <i>Conclusion.....</i>	<i>101</i>
 <i>Volet 3 : Analyse par une approche statistique en «cluster» des données de tendreté sensorielle de la base BIF-Beef et recherche des caractéristiques biochimiques les plus explicatives de la tendreté.....</i>	
I. <i>Introduction.....</i>	<i>103</i>
II. <i>Conclusion.....</i>	<i>115</i>
 <i>Volet 4 : Mise en place d'équations pour prédire la tendreté de la viande bovine</i>	
I. <i>Introduction.....</i>	<i>118</i>
II. <i>Conclusion.....</i>	<i>131</i>
<i>Discussion générale et conclusions</i>	<i>132</i>
I. <i>Les principaux apports de ce travail.....</i>	<i>134</i>
II. <i>Les atouts et les limites des bases de données</i>	<i>136</i>
II.1. <i>Les atouts.....</i>	<i>136</i>
II.2. <i>Difficultés et limites des bases de données</i>	<i>137</i>
II.2.1. <i>Le cas des données manquantes</i>	<i>137</i>
II.2.2. <i>Le cas des dispositifs expérimentaux non « connexes »</i>	<i>138</i>
III. <i>Les perspectives de ce travail</i>	<i>140</i>
III.1. <i>La définition homogène des caractères</i>	<i>141</i>
III.2. <i>Apport de la génomique</i>	<i>141</i>
IV. <i>Les applications</i>	<i>142</i>
<i>Références bibliographiques</i>	<i>146</i>

Liste des publications &
présentations à des congrès

Liste des publications et présentations à des congrès

Articles scientifiques (Revue avec comité de lecture)

1. **Chriki S**, Picard B, Faulconnier Y, Micol D, Brun JP, Reischstadt M, Jurie C, Durand D, Renand G, Journaux L et Hocquette JF (2013). « A data warehouse of muscle characteristics and beef quality in Europe », *Italian Journal of Animal Science*, **volume 12:e41**.
2. **Chriki S**, Picard B, Jurie C, Reichstadt M, Micol D, Brun JP, Journaux L et Hocquette JF (2012). « Meta-analysis of the comparison of the metabolic and contractile characteristics of two bovine muscles: *Longissimus thoracis* and *Semitendinosus* », *Meat Science*, **91**, 423–429.
3. **Chriki S**, Gardner G, Jurie C, Picard B, Micol D, Brun JP, Journaux L et Hocquette JF (2012). « Cluster analysis application in research of muscle biochemical determinants for beef tenderness », *BMC Biochemistry*, **13**: 29.
4. **Chriki S**, Renand G, Picard B, Micol D, Journaux L and Hocquette JF (2012). « Meta-analysis of the relationships between beef tenderness and muscle characteristics », *Livestock Science*, **sous presse**.
5. Hocquette JF, Wezemael LV, **Chriki S**, Legrand I, Verbeke W, Farmer L, D. Scollan Nigel, Polkinghorne R, Rødbotten R, Allen P and Pethick DW (2013). « Modelling of beef sensory quality for a better prediction of palatability », *Meat Science*, **accepté**.

Articles de vulgarisation

6. **Chriki S**, Legrand I, Journaux L, Picard B, Pethick D, Polkinghorne R, Hocquette JF (2012). « Travaux de modélisation afin de prédire la qualité sensorielle de la viande bovine », *Auvergne Sciences*, <http://www.auvergnesciences.com/magazine-092012-travaux-de-modelisation-afin-de-predire-la-qualite-sensorielle-de-la-viande-bovine.html>.
7. **Chriki S**, Renand G, Gardner G, Micol D, Lopez C, Journaux L, Picard B, et Hocquette JF (2013). « Prédiction de la tendreté de la viande bovine par méta-analyse des caractéristiques musculaires ». *Viandes et produits carnés*, 29 - 5 - 3.

Communications orales

Congrès et séminaires nationaux

1. **Chriki S**, Picard B, Micol D, Brun JP, Journaux L et Hocquette JF (2010). « Méta-analyses des caractéristiques musculaires afin de prédire la tendreté de la viande bovine », Conseil Scientifique de l'UMRH, le 26 Mars 2010 à Theix.
2. **Chriki S**, Picard B, Micol D, Brun JP, Journaux L et Hocquette JF (2011). « Méta-analyses des caractéristiques musculaires afin de prédire la tendreté de la viande bovine », Conseil Scientifique de l'UMRH, le 29 Juin 2011 à Theix.
3. **Chriki S**, Picard B, Micol D, Brun JP, Journaux L et Hocquette JF (2012). « Méta-analyses des caractéristiques musculaires afin de prédire la tendreté de la viande bovine », Conseil Scientifique de l'UMRH, le 01 Juin 2012 à Theix.

Congrès et séminaires internationaux

4. **Chriki S**, Picard B, Micol D, Brun JP, Journaux L et Hocquette JF (2011). « Meta-analysis of biochemical data of muscle tissue to improve the prediction of beef sensory quality », assemblée générale des membres du pillier 3 du programme ProSafeBeef, le 18-20 Avril 2011 à Dummerstorf (Rostock, Allemagne).
5. **Chriki S**, Gardner G, Jurie C, Picard B, Micol D, Brun JP, Journaux L et Hocquette J-F (2011). « Cluster analysis application in research of muscle biochemical determinants for beef tenderness » International Congress of Meat Science and Technology (ICoMST), le 7-12 Août 2011 à Ghent (Belgique).
6. **Hocquette JF**, **Chriki S**, Cassar-Malek I, Picard B (2011). « Prédiction de la tendreté à partir des caractéristiques biochimiques musculaires par outil de modélisation », Sommet de l'élevage le 5-7 Octobre 2011 à Clermont-Ferrand.
7. **Chriki S**, Gardner G, Jurie C, Picard B, Micol D, Brun J-P, Journaux L et **Hocquette JF** (2012). « Cluster analysis application in research of muscle biochemical determinants for beef tenderness », General Assembly of ProSafeBeef, February 6-8, 2012, Dublin (Ireland).
8. **Chriki S**, Legrand I, Journaux L, Picard B, Pethick D, Polkinghorne R, Hocquette JF (2012). « Modelling for the prediction of beef sensory quality », Book of abstracts of the 63rd Annual Meeting of the European Association for Animal Production (Session 41, Theatre 9), August 30rd, 2012 Bratislava (Slovakia).

Communications affichées

Congrès et séminaires nationaux

1. **Chriki S**, Picard B, Jurie C, Reichstadt M, Micol D, Brun JP, Journaux L et Hocquette JF (2010). « Caractéristiques métaboliques et contractiles comparées des muscles *Longissimus thoracis* et *Semitendinosus* de bovins ». 13^{èmes} JSMTV (Journées des Sciences du Muscle et Technologies de la Viande) les 19-20 Octobre 2010 à Clermont-Ferrand. Ce travail a été publié dans le magazine VPC (Viandes et Produits Carnés, 2010, Numéro Hors-Série, 237-238).
2. **Chriki S**, Picard B, Jurie C, Reichstadt M, Micol D, Brun JP, Journaux L et Hocquette JF (2010). « Caractéristiques métaboliques et contractiles comparées des muscles *Longissimus thoracis* et *Semitendinosus* de bovins ». Journées de l'école doctorale SVS à Clermont-Ferrand.
3. **Chriki S**, Gardner G, Jurie C, Picard B, Micol D, Brun JP, Journaux L et Hocquette JF (2011). « Application d'une analyse en cluster afin de rechercher des déterminants biochimiques du muscle influençant la tendreté de la viande bovine ». 18^{èmes} Rencontres recherches sur les Ruminants, le 7-8 Décembre 2011 à Paris.
4. **Chriki S**, Renand G, Picard B, Micol D, Journaux L, Hocquette JF (2012). « Méta-analyse des relations entre tendreté et caractéristiques musculaires de la viande bovine » lors des 14èmes JSMTV le 13-14 Novembre 2012 à Caen. Ce travail a été publié dans le magazine VPC (Viandes et Produits Carnés, 2012, Numéro Hors-Série, 173-174).

Congrès et séminaires internationaux

5. **Chriki S**, Picard B, Jurie C, Reichstadt M, Micol D, Brun JP, Journaux L et Hocquette JF (2010). «Metabolic and contractile characteristics of bovine *Longissimus thoracis* and *Semitendinosus* muscles». General Assembly of ProSafeBeef, October 5th-7th, 2010, Aberystwyth (Wales, UK).
6. Micol D, **Chriki S**, Jailler R, Jurie C, Météau K, Juin H, Nute GR, Richardson RI, Hocquette JF (2011). « Sensory characteristics of beef in France and UK at two cooking temperatures». International Congress of Meat Science and Technology, 7-12 Août 2011 à Ghent (Belgique).

Abréviations

Abréviations

AB = Agriculture Biologique

AGPI = Acides Gras Polyinsaturés

AGS = Acides Gras Saturés

AICR = American Institute for Cancer Research

ANC = Apports Nutritionnels Conseillés

ANSES = Agence Nationale de Sécurité Sanitaire de l'Alimentation, de l'Environnement et du Travail (anciennement appelée AFSSA)

AOC = Appellation d'Origine Contrôlée

AOP = Appellation d'Origine Protégée

ATOL = Animal Trait Ontology for Livestock

ATP = Adénosine Triphosphate

BDF = Enquête Budget de Famille

BIF-Beef = Biologie Intégrative et Fonctionnelle de la Viande Bovine

CCAF = Enquête sur les Comportements et les Consommations Alimentaires des Français

CIV = Centre d'Information des Viandes

COX = Ccytochrome c Oxydase

Crédoc = Centre de Recherche pour l'Étude et l'Observation des Conditions de vie

CS = Citrate Synthase

DHA = Acide Docosahexaénoïque

DM = Donnée Manquante

ELISA = Enzyme-Linked ImmunoSorbent Assay

ESB = Encéphalopathie Spongiforme Bovine

FAO = Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture

FG = Fast Glycolytic pour rapide glycolytique

FOG = Fast Oxido-Glycolytic pour rapide oxydo-glycolytique

GEB = Département Économie de l'Institut de l'Élevage

GEMRCN = Groupe d'Étude des Marchés de Restauration Collective et de Nutrition

GMS = Grandes et Moyennes Surfaces

HSP = Heat Shock Protein

ICDH = Isocitrate Déshydrogénase

IGP = Indication Géographique Protégée

INAO = Institut National de l'origine et de la qualité anciennement appelé Institut national des Appellations d'Origine

INCA = Enquête Individuelle et Nationale sur les Consommations Alimentaires

Insee = Institut National de la Statistique et des Études Économiques

kDa = kilo Dalton

LDH = Lactate Déshydrogénase

LPL = Lipoprotéine-lipase

LR = Label Rouge

LT = *Longissimus Thoracis*

MEC = Matrice Extra Cellulaire

MSA = Meat Standards Australia

OGM = Organismes génétiquement modifiés

PFK = Phosphofructokinase

PNNS = Programme National Nutrition Santé

SNIV-SNP = Syndicat National des Industries de la Viande

SO = Slow Oxidative pour lente oxydative

ST = *Senmitendinosus*

STG = Spécialité Traditionnelle Garantie

Tec = Tonne équivalent carcasse

UE = Union européenne

WB = mesure de la dureté de la viande par Warner-Bratzler en N / cm²

WCRF = World Cancer Research Fund

Liste des Figures & Tableaux

Liste des Figures et Tableaux

Liste des figures

- Figure 1** : Origine de la viande produite et consommée en France en 2010 (Estimation GEB-Institut de l'Élevage -% du tonnage de Gros Bovins).
- Figure 2** : Proportions des effectifs d'animaux des différentes catégories de races bovines (laitières, à viande, rustiques et animaux croisés) (Micol et Lherm 2010).
- Figure 3** : Répartition de la consommation des produits carnés et de la population mondiale à travers le monde en 2010 (Robitaille, 2012).
- Figure 4** : Quantités de viandes de boucherie consommées (g/j) chez les adultes (18 ans et plus) (Hébel, 2012).
- Figure 5** : Évolution de la consommation moyenne de produits carnés des adultes (15 ans et plus) (g/j) (CIV, 2009).
- Figure 6** : Dépenses annuelles par personne pour la consommation à domicile de produits carnés (en € base 2005) et part dans les dépenses d'alimentation (hors boissons alcoolisées) (Sans et Fontguyon, 2008).
- Figure 7** : Poids des dépenses par type de viande en € sur le total des dépenses en viande (%) (CIV, 2009).
- Figure 8** : La consommation de produits carnés en France (FranceAgrimer, 2010a).
- Figure 9** : Structure de la consommation française de viande (FranceAgrimer, 2010a).
- Figure 10** : La production de bœuf sous signes officiels de qualité (Fil Rouge, 2011).
- Figure 11** : Catégories de produits spécialité traditionnelle garantie (STG) enregistrés en Europe (Joyet et Delobel, 2006).
- Figure 12** : Organisation anatomique du muscle squelettique (<http://cours.cegep-st-jerome.qc.ca/101-nya-m.b/Organisationcellulaire/photomusclstrie.htm>).
- Figure 13** : Organisation hiérarchique du muscle strié squelettique (Guillemin, 2010).
- Figure 14** : Illustration de la surface moyenne de section transversale des fibres musculaire dans le muscle *Triceps brachii* (TB) et *Rectus abdominis* (RA). Avec une révélation ATPase, les fibres lentes sont en noire (Oury *et al* 2009a).
- Figure 15** : Évolution classique du pH post-mortem (Moloney *et al* 2008).
- Figure 16** : Différentes phases de la transformation du muscle en viande comprenant la phase de mort cellulaire programmée (Ouali, 1991, Ouali *et al* 2006).

Figure 17 : Type de cellule majoritairement utilisée pour l'analyse de profil de texture (Evrat-Georgel, 2008).

Figure 18 : Cellule de type Warner-Bratzler avec les deux lames utilisables (Evrat-Georgel, 2008).

Figure 19 : Appréciations des qualités sensorielles du muscle *Longissimus thoracis* issu de onze races bovines européennes (Olleta *et al* 2006).

Liste des tableaux

- Tableau 1** : Production et abattage contrôlés de gros bovins en France (base 2008) (source : Office de l'élevage, 2008b).
- Tableau 2** : Caractéristiques structurales, contractiles et métaboliques des principaux types de fibres du muscle squelettique adulte (Bacou et Vigneron, 1976). Nomenclature selon (1) Brooke et al (1970), (2) Peter et al (1972) [adapté de Jurie et Listrat (2010)].
- Tableau 3** : Teneurs moyennes en matière sèche, protéines et lipides totaux, en minéraux (fer total et héminique, zinc, sélénium) et vitamines du groupe B (B3, B6, B12) de neuf morceaux de viande bovine issus de vaches de réforme de races Charolaise (1^{ère} valeur) et Holstein (2^{ème} valeur) (pour 100 g de tissu frais) (Bauchart *et al* 2008).

Introduction et contexte de la thèse

Introduction et contexte de la thèse

La viande, et en particulier la viande bovine, est le sujet de nombreux questionnements médiatiques et sociétaux (comment nourrir 9 milliards d'être humains en réduisant l'impact environnemental de l'élevage tout en répondant aux attentes des consommateurs-citoyens) (Guyomard *et al* 2013). Ce questionnement complexe interroge fortement la filière et la recherche dans toutes les disciplines (le marché économique, la durabilité, la sécurité alimentaire, le bien-être animal, les systèmes d'élevage, la qualité sensorielle et nutritionnelle, les attentes des consommateurs, etc). La complexité de cette problématique a également des impacts importants sur la consommation de viande.

En effet, « depuis le milieu des années 1980, période à laquelle elle avait atteint sa valeur maximale, la consommation de viande de ruminant a chuté en France de manière quasi continue. La consommation de viande bovine a ainsi chuté de 25% en vingt-cinq ans. Outre le prix élevé de la viande de ruminant et la variabilité de sa qualité sensorielle, la dégradation de l'image de cette viande pour des raisons de santé (incidence sur les maladies cardiovasculaires et le cancer colorectal), éthiques (utilisation passée d'hormones et de farines animales dans l'alimentation, souffrance à l'abattage), de sécurité sanitaire (toxi-infections alimentaires par *Escherichia coli* entéro-hémorragiques) et plus récemment d'impact environnemental, a certainement joué un rôle majeur dans la diminution de sa consommation ».¹

En se basant sur ces arguments, des groupes très actifs « anti-viande » ont commencé à développer de nombreuses accusations à l'égard de l'élevage et plus particulièrement contre l'élevage producteur de viande rouge. Les slogans de ces groupes se résument parfois par des formules simplistes comme par exemple : « l'élevage maltraite les animaux » ; « la viande est mauvaise pour la santé » ; « la viande affame la planète » ; « la viande détruit la planète »... Et malheureusement, ces accusateurs, qui prétendent s'exprimer au nom de la société voire de l'humanité toute entière, « affirment sans écouter et condamnent sans discuter » selon d'autres auteurs.²

¹ Joseph Culioli (auteur de la préface du livre *Muscle et viande de ruminant*, 2010, Ed QUAE)

² Ainsi les ont décrits René Laporte et Pascal Mainsant dans leur ouvrage « *La viande voit rouge* » (2012 Ed Fayard)

Tout ceci résume bien les nombreux enjeux auxquels doit faire face la filière de la viande et plus particulièrement la filière bovine, y compris la nécessité de nourrir une population humaine croissante. Il est donc nécessaire de produire, en quantité suffisante³ (Wheeler et Reynolds, 2013), une viande de qualité nutritionnelle et sensorielle maîtrisée tout en respectant le bien-être animal et l'environnement et ne pas donner l'occasion au « front anti-viande » d'accuser l'élevage d'être une catastrophe qui menace la planète (Salter, 2013, Smith *et al* 2013).

Dans ce contexte complexe et difficile, il m'est apparu judicieux de revenir aux définitions de base et donc tout d'abord de rappeler dans mon travail bibliographique ce qu'est la viande, quelles sont les sources dont on dispose pour suivre l'évolution de sa consommation, et de préciser l'évolution des quantités et de la nature des viandes consommées.

Dans la filière bovine, la tendreté de la viande est considérée comme la qualité sensorielle la plus importante, et c'est le critère principal qui détermine les actes d'achats répétés des consommateurs pour un produit qu'ils ont apprécié. Toutefois, les consommateurs ne sont pas toujours satisfaits de la tendreté de la viande car elle présente une variabilité forte et non maîtrisée. Les facteurs explicatifs des baisses de consommation de viande sont évoqués dans cette bibliographie afin de comprendre l'évolution des comportements des consommateurs.

Par ailleurs, les consommateurs sont attachés à l'origine de production des viandes, et plus généralement des produits alimentaires. C'est pourquoi, je rappellerai les principes des signes officiels de qualité en France et en Europe (qu'ils indiquent l'origine comme les AOC ou une qualité supérieure comme le Label Rouge) afin de mieux les resituer par rapport aux autres démarches existantes notamment en Australie.

D'une façon générale, les filières sont attachées à la production quantitative de viande afin de satisfaire la demande. La maîtrise de la qualité est également une de leurs préoccupations. C'est pourquoi, j'aborderai également ces deux parties (production et qualité) dans mon travail bibliographique afin d'introduire le sujet de ma thèse sur la prédiction de la qualité de la viande.

De plus, j'ai mis l'accent sur la contribution de la viande bovine aux apports nutritionnels. D'autre part, la question de l'implication de la viande rouge dans le cancer du côlon a été évoquée dans ce travail bibliographique.

Après avoir détaillé les qualités sensorielles de la viande bovine, les méthodes de mesure de la tendreté ont été décrites. Cette bibliographie contient une description du muscle

³ Afin de nourrir 9 Milliards individus en 2050 !

squelettique et ses différents tissus, ainsi que sa transformation en viande. Les impacts des facteurs d'élevage et des caractéristiques musculaires et certains biomarqueurs sur la tendreté ont été décrits d'une façon assez globale. En effet, dans cette thèse l'objectif était de prédire la tendreté avec une approche biochimique et non pas avec facteurs liés à l'élevage.

De nombreux travaux ont été réalisés pour prédire la qualité de la viande bovine notamment sa tendreté afin de répondre aux attentes des consommateurs. Le programme européen « ProSafeBeef » (2007-2012), dans lequel s'inscrit ma thèse, a pour but d'améliorer la prédiction de la qualité de la viande bovine en s'appuyant sur les travaux récents réalisés dans différents pays par des approches de méta-analyses que je décrirai dans la dernière partie de mon travail bibliographique. Ayant débuté le 1er mars 2007, le programme ProSafeBeef (www.prosafebeef.eu) réunit 41 partenaires (INRA, UNCEIA, Institut de l'élevage, industries...) de 18 pays de l'Union Européenne. Il vise à aider la filière bovine à produire une viande de meilleure qualité. Le renforcement de la compétitivité et de la confiance du consommateur sont les points cruciaux de ce programme.

Dans le cadre du programme de recherche « ProSafeBeef », un projet de mise en place d'un système de prédiction de la qualité de la viande bovine est en cours d'élaboration. Ce système de prédiction, à élaborer, s'inspire des acquis du système australien « Meat Standards Australia » (MSA). En effet, le système MSA, déjà utilisé par les professionnels de la filière bovine en Australie, permet de prédire la tendreté d'un morceau de viande en fonction de son mode de cuisson. En revanche, le système MSA n'est pas applicable, en l'état, en Europe bien que son principe fonctionne bien en Europe et plus particulièrement en France. Il apparaît donc judicieux d'adapter le système MSA aux spécificités européennes et plus particulièrement françaises tout en le complétant avec des données biochimiques des caractéristiques musculaires qui n'ont pas été prises en compte lors de son élaboration en Australie.

Dans ce contexte, l'objectif de ma thèse est de prédire au mieux la tendreté de la viande bovine, par une approche de méta-analyse, établie à partir de caractéristiques biochimiques du muscle. Pour cela, mon travail de thèse s'appuie sur la base de données « Biologie Intégrative et Fonctionnelle de la Viande Bovine » (BIF-Beef) préalablement mise en place à l'Unité Mixte de Recherches sur les Herbivores (UMRH) et complétée par d'autres données issues de différents programmes de recherche notamment le programme français Qualvigène. Cette base de données BIF-Beef regroupe des données individuelles issues de plusieurs

programmes de recherche, allant de l'animal, à la viande en passant par la carcasse et le muscle.

Afin de réaliser cet objectif, ce travail de thèse se décline en 4 volets :

Volet 1 : Valorisation de la base BIF-Beef sous forme d'une publication visant à la présenter à la communauté scientifique (nature et volumes des données).

Volet 2 : Démonstration des potentialités de la base BIF-Beef au travers d'un exemple d'étude : la comparaison des propriétés contractiles et métaboliques des fibres entre deux muscles (*Longissimus thoracis* et *Semitendinosus*) quel que soit le type d'animal (sexe, race).

Volet 3 : Analyse par une approche statistique en classes (ou « clusters ») afin de répartir les données de BIF-Beef en trois groupes de tendreté (faible, intermédiaire, élevée) et de rechercher les caractéristiques biochimiques musculaires les plus explicatives de cette répartition.

Volet 4 : Mise en place d'équations de prédiction de la tendreté de la viande bovine en calculant des coefficients de régression entre la tendreté (sensorielle et mécanique) et différentes variables biochimiques des caractéristiques musculaires. Ce 4^{ème} volet constitue le cœur de cette thèse.

Bibliographie

Bibliographie

I. La Filière bovine en France

Parmi les aliments les plus fréquemment consommés par nos contemporains (7 milliards d'humains après la naissance de Piotr Nikolaïev, 2011), la viande occupe une place sans équivalent dans la plupart des sociétés. Il est important de noter que la consommation de produits carnés a longtemps été considérée, au sein des sciences sociales, comme un marqueur privilégié de la prospérité relative d'une société ou de groupes socio-économiques particuliers, et elle a souvent été associée à des vertus positives (force, santé, raffinement, etc.). Les historiens et les économistes ont notamment observé, dans le processus de transition alimentaire, que les comportements alimentaires se diversifiaient au fur et à mesure que le revenu des ménages augmente, la consommation des produits végétaux de base (céréales, pommes de terre et légumineuses) tendant à diminuer pour laisser une place croissante à la viande et aux produits d'origine animale (Contreras, 2008).

Les viandes tiennent une place centrale dans le modèle alimentaire français actuel. Depuis le XIX^{ème} siècle, leur consommation s'est diffusée avec l'augmentation du pouvoir d'achat des habitants en raison des vertus positives qui lui sont associées comme indiqué ci-dessus (Sans et Fontguyon, 2010).

I.1. La viande, qu'est-ce que c'est ?

Selon le dictionnaire « Larousse »⁴, la viande est définie comme étant l'aliment tiré des muscles des animaux, principalement des mammifères et des oiseaux. Traditionnellement, est considérée comme de la viande (en tout cas en Europe), la chair issue des types d'animaux suivants :

- Les animaux de boucherie : bovin, veau, porc, mouton, agneau, cheval, chevreau ;
- Les animaux de basse-cour : poulet, dinde, canard, pintade, oie, pigeon, lapin ;
- Le gibier : sanglier, chevreuil, lièvre...

Il existe aussi des viandes plus « exotiques » issues de muscles d'animaux comme l'autruche, le bison, le zébu ou encore le crocodile, le kangourou, etc. Chaque région du monde possède ses spécificités en la matière.

⁴ <http://www.larousse.fr/dictionnaires/francais-monolingue>

Tableau 1 : Production et abattage contrôlés de gros bovins en France (base 2008) (source : Office de l'élevage, 2008b).

Type	Production 1000 têtes (en %)	Abattage 1000 têtes (en %)	Abattage 1000 tec (en %)
Vaches	1666 (47)	1677 (49)	588 (47)
Génisses	445 (13)	427 (12)	151 (12)
Jeune bovins	1161 (33)	1105 (32)	434 (34)
Bœufs	237 (7)	237 (7)	93 (7)
Total	3509	3447	1266

Les nombreuses définitions linguistiques ou réglementaires de la viande ne s'accordent pas. D'après certains textes, c'est la partie comestible de tout mammifère, cela englobe les muscles, mais aussi les produits tripiers par exemple. C'est pourquoi, selon les articles, lorsque le terme « viande » est évoqué, l'auteur peut parler aussi bien des muscles de la carcasse que des produits tripiers (Denoyelle, 2008). Par ailleurs, la viande issue des tissus musculaires n'est pas identique au muscle dont elle est issue. En effet, par exemple et comme cela sera décrit ultérieurement, la maturation du muscle est nécessaire à la transformation du muscle en viande. Il ne faut donc pas confondre viande et muscle.

La définition générale du mot « viande » cache en fait une réalité très complexe (Denoyelle, 2008). Par ailleurs, l'Académie de la Viande en France vient récemment de publier un « dictionnaire de la viande » définissant aussi bien les termes génériques que le vocabulaire spécifique propre aux métiers de la viande. En 800 pages, 1000 mots et 200 illustrations, le dictionnaire de l'Académie de la Viande en français-anglais vient de paraître, à l'occasion du Congrès Mondial de la Viande (4-6 juin 2012 à Paris)⁵.

I.2. Production de la viande bovine

I.2.1. La position de la production bovine française dans l'UE et le monde

La France détient le plus important troupeau bovin de l'Union européenne (UE), avec environ 19,5 millions de têtes, chiffre stabilisé après une lente décroissance depuis plus de dix ans (FranceAgrimer, 2009). La France se positionne devant l'Allemagne (16,5 millions de têtes), l'Italie et le Royaume-Uni (13,5 millions de têtes). Elle est ainsi le premier producteur de viande bovine de l'Union européenne avec, en 2008, 3,5 millions de têtes de gros bovins abattus, (Office de l'élevage, 2008b). Ce volume d'abattage se traduit en France par une production d'environ 1,3 million (M) tec, soit 19% de la production de l'Union européenne à vingt-cinq, devant l'Allemagne (1,1 M tec), l'Italie et le Royaume-Uni (0,9 M tec) (Institut de l'Élevage, 2011, Office de l'élevage, 2008a).

Par ailleurs, la production française (et même européenne, environ 6,5 M tec) (**Tableau 1**) de bovins reste bien inférieure aux grands producteurs mondiaux de viande bovine, États-Unis (12 M tec), Brésil (9,5 M tec) et Chine (7,5 M tec), le continent américain fournissant à lui seul 50% de la production mondiale de viande bovine (Office de l'élevage, 2008c).

⁵ Disponible aux Éditions Autres Voix

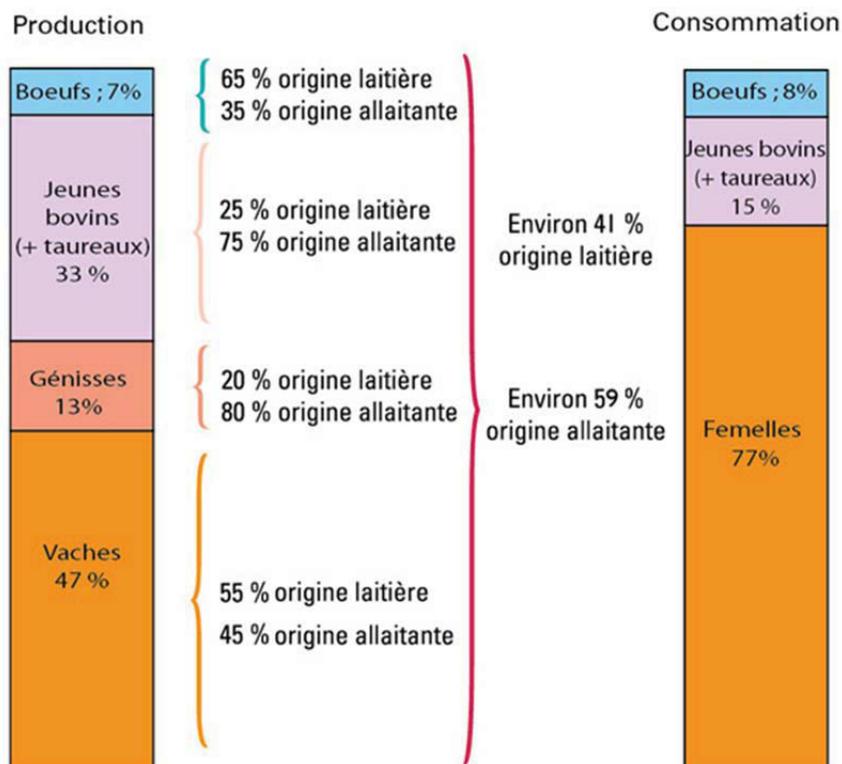


Figure 1 : Origine de la viande produite et consommée en France en 2010 (Estimation GEB-Institut de l'Élevage - % du tonnage de Gros Bovins).

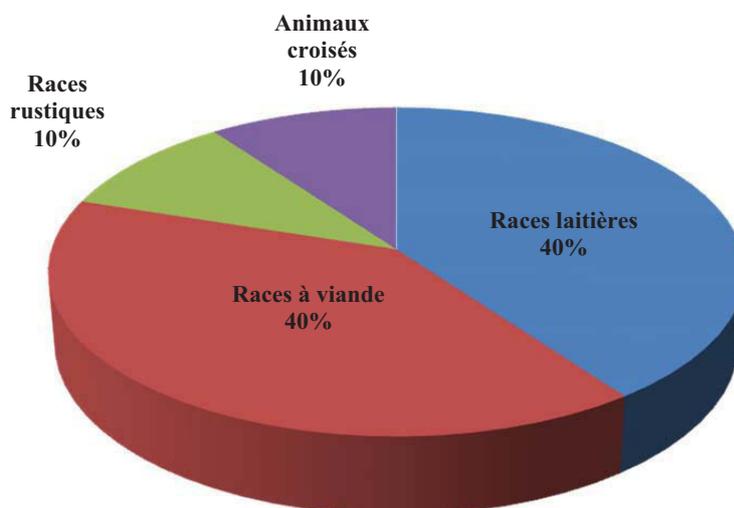


Figure 2 : Proportions des effectifs d'animaux des différentes catégories de races bovines (laitières, à viande, rustiques et animaux croisés) (Micol et Lherm, 2010).

I.2.2. Les volumes de production bovine en France

Plus des deux tiers (77%) de notre consommation de viande bovine sont en fait constitués de viande provenant de femelles (vaches ou génisses) (**Tableau 1**). Cependant, le volume de production des femelles ne représente que 60% (13% pour les génisses + 47% pour les vaches) des productions bovines (**Figure 1**) (GEB 2010), ce qui justifie l'importation française de vaches de réforme. En effet, la France importe chaque année un peu plus de 400 000 tonnes de viande bovine, soit environ un quart des besoins domestiques (1,6 millions de tonnes consommées en 2010) (Bailly, 2011).

Par ailleurs, la chute de l'effectif de vaches laitières a été compensée en bonne partie par l'augmentation des mères allaitantes.

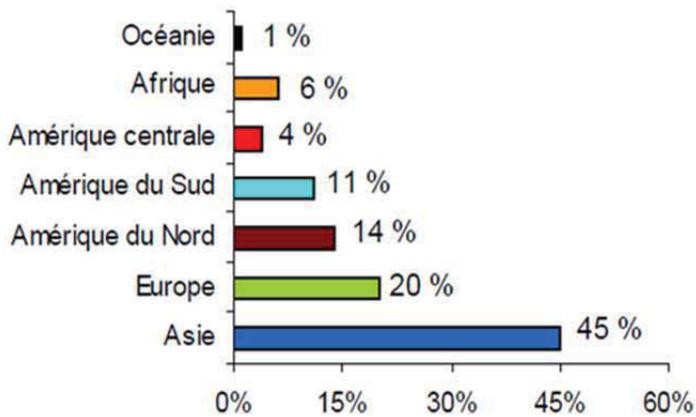
D'après le GEB (2010), la race spécialisée laitière Prim'Holstein (32%) occupe le premier rang en termes d'effectifs d'animaux, suivie par la Montbéliarde (8%) et la Normande (5%) pour les races laitières (45% au total) (Institut de l'Elevage, 2011). La race Charolaise (21%) est la première race à viande en France, devant la Limousine (13%) et la Blonde d'Aquitaine (7%), contribuant toutes trois environ à 40% du total. Les races rustiques (Salers, Aubrac et autres) représentent environ 10% des effectifs. Les animaux croisés atteignent environ 5%, essentiellement par la présence de mâles et de génisses avec peu de femelles de souche (**Figure 2**) (Micol et Lherm, 2010).

Après la production majoritaire de vaches de réforme, la production de jeunes bovins mâles entiers (taurillons), aidée financièrement par l'état et structurée, représente la part la plus importante de notre production de viande spécialisée. Cette production de taurillons reste préférentiellement un produit d'exportation (avec 58% destinée à l'exportation en 2000), mais s'impose également sur notre marché intérieur par les voies actuelles de la filière viande et de la grande distribution [66% de la viande bovine vendue dans les GMS (Grandes et Moyennes Surfaces)] (Micol et Lherm, 2010). En effet, en 2010, ce sont 903 000 jeunes bovins (12-24 mois) qui ont été abattus en France (Institut de l'Elevage, 2011).

La production d'animaux castrés (bœufs) a connu une stabilisation en 2010 après un réel déclin depuis 30 ans. Cette production de bœufs couvre des types d'animaux très divers ; du produit basique au haut de gamme sous signe de qualité (Institut de l'Elevage, 2011).

La production spécialisée de génisses de boucherie se situe dans un créneau de qualité, mais recouvre aussi des valorisations très diverses (Institut de l'Elevage, 2011, Micol et

**Répartition de la consommation des produits
carnés à travers le monde en 2010**



**Répartition de la population mondiale en
2009**

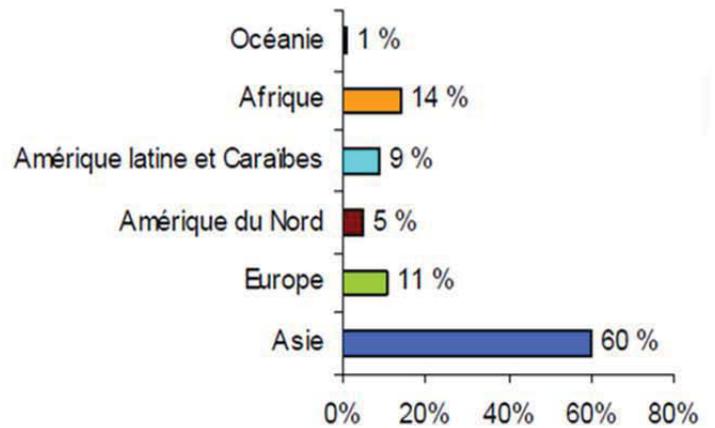


Figure 3 : Répartition de la consommation des produits carnés et de la population mondiale à travers le monde en 2010 (Robitaille, 2012)*.

* Sources : FAO et compilation par MAPAQ.

FAO : L'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture

MAPAQ : Le ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec

Lherm, 2010). Cette production ne cesse d'augmenter depuis 2005, avec une augmentation de 14% entre 2005 et 2009 et de 5% entre 2009 et 2010 (Institut de l'Elevage, 2011).

I.3. Consommation de la viande

La consommation mondiale de viandes, qui s'élève à 290 millions de tonnes, continue de progresser sous l'effet de la croissance de la population mondiale et de son niveau de vie moyen. Selon l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO), la consommation totale de produits carnés a connu une croissance de 25% au cours de la dernière décennie.

À l'échelle des continents, l'Asie, qui concentre 60% de la population mondiale, consomme à elle seule près de la moitié (45%) des volumes de viande produits dans le monde (**Figure 3**). Incontestablement, la dynamique de quelques zones compte pour beaucoup dans l'évolution de la consommation mondiale ou par continent.

Certains pays dominant en matière de consommation globale de viande : la Chine représente 28% de la consommation mondiale, devant l'Europe, les États-Unis et le Brésil, qui comptent respectivement pour 20%, 13% et 6%. Par sa dynamique démographique, la Chine affiche la plus grande croissance de la consommation globale de viande dans le monde (Robitaille, 2012).

I.3.1. Les sources d'information sur la consommation des viandes

On peut distinguer trois grands types de sources : les bilans, les données d'enquêtes ponctuelles (au niveau des ménages ou des individus) et les données de panels (Caillavet *et al* 2006, Sans et Fontguyon, 2010).

I.3.1.1. Les bilans alimentaires

Les bilans alimentaires donnent une idée d'ensemble de la composition des approvisionnements alimentaires d'un pays durant une période spécifiée (FAO, 2003). En effet, la consommation apparente d'une denrée agricole est évaluée à partir de ses ressources (production + importations – exportations) et de ses emplois (utilisation). Cette quantité divisée par la population totale (au 1^{er} juillet de l'année) fournit une estimation de la consommation par habitant (Caillavet *et al* 2006, Sans et Fontguyon, 2010).

Il est important de souligner que cette méthode constitue davantage une évaluation des disponibilités que des consommations réelles (d'où son nom de consommation apparente). En effet, l'ensemble des pertes (découpe, stockage, préparations domestiques, utilisation hors circuit de l'alimentation humaine) n'est pas déduit, ce qui conduit à une surestimation de la consommation humaine réelle. À titre illustratif, on estime le coefficient de rendement à 68% pour les gros bovins, 74% pour le veau et 64% pour l'agneau. Autrement dit, une consommation apparente de 25 kg d'équivalent carcasse de gros bovin correspond à $25 \times 0,68$, soit 17 kg de viande comestible (Caillavet *et al* 2006, Sans et Fontguyon, 2010).

I.3.1.2. Les enquêtes périodiques sur les ménages français

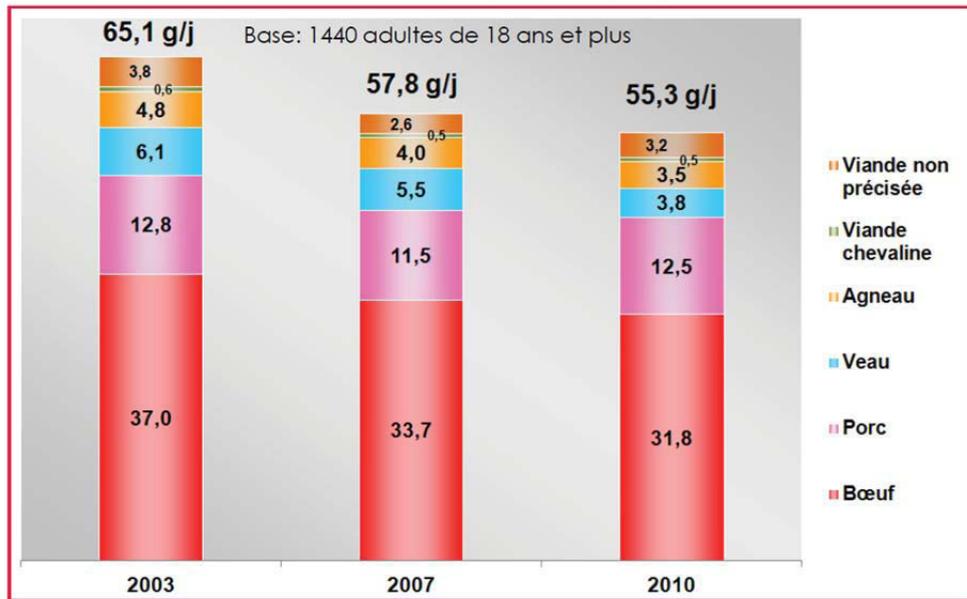
I.3.1.2.1. L'enquête de l'Insee Budget de famille

Réalisée tous les cinq ans par l'Insee (Institut National de la Statistique et des Études Économiques), l'enquête Budget de famille (BDF) a pour objectif d'évaluer la totalité des dépenses des ménages (achats de biens et de services, investissements et transferts) ainsi que l'ensemble des ressources des ménages (Caillavet *et al* 2006, Sans et Fontguyon, 2010, 2008). Elle constitue une source de données intéressante en raison de sa couverture à la fois large et détaillée des dépenses et ressources ainsi que du caractère homogène dans le temps de la méthodologie employée (depuis 1979 avec un rythme quinquennal). À partir des informations recueillies, on peut ainsi extraire la part des dépenses des ménages pour la consommation alimentaire, en particulier de viande.

I.3.1.2.2. Les enquêtes de consommations individuelles

Menées essentiellement à des fins épidémiologiques (nutrition, prévention des risques, etc.), ces enquêtes n'ont généralement pas une périodicité régulière. Les plus utilisées en France concernant la valorisation des résultats dans le champ des viandes, sont :

– L'enquête Individuelle et Nationale sur les Consommations Alimentaires (INCA), réalisée en 1998-1999 par l'Observatoire des consommations alimentaires de l'AFSSA (Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments devenue l'ANSES pour : Agence Nationale de Sécurité Sanitaire de l'Alimentation, de l'Environnement et du Travail) et par le Crédoc (Centre de Recherche pour l'Étude et l'Observation des Conditions de vie) sur un échantillon de 3003 personnes. Récemment, la deuxième étude INCA (2) a été menée entre fin 2005 et 2007 et elle a regroupé les données de consommations alimentaires sur 7 jours de



Source : CRÉDOC, Enquêtes CCAF 2003, 2007 et 2010

Figure 4 : Quantités de viandes de boucherie consommées (g/j) chez les adultes (18 ans et plus) (Hébel, 2012).

plus de 4000 participants, adultes et enfants, habitant en France métropolitaine (INCA 2 2006-2007) ;

– l'enquête sur les Comportements et les Consommations Alimentaires des Français (CCAF), réalisée en 2002-2003 par le Crédoc ;

– les consommations alimentaires individuelles effectives, quels que soient les occasions et les lieux de consommation qui sont enregistrées au moyen d'un carnet tenu pendant sept jours consécutifs (Sans et Fontguyon, 2010). Ces enquêtes présentent deux atouts : l'observation exhaustive des consommations et le relevé au niveau individuel.

I.3.1.3. Les données de panel d'achat des ménages

En France et pour les viandes, le panel le plus utilisé est celui des « produits frais » de TNS (société de référence en matière d'études marketing et d'opinion). Il est constitué d'un échantillon de 12 000 ménages qui déclarent les caractéristiques des produits qu'ils achètent pour leur consommation habituelle à domicile (quantités achetées, sommes dépensées, lieux d'achat, etc.). Les données sont centralisées et traitées par TNS qui propose toutes les quatre semaines une compilation d'indicateurs permettant de suivre l'évolution de la consommation en volume et en valeur, pour l'ensemble de la population ou selon les caractéristiques sociologiques et géographiques des ménages, ou encore selon différents canaux de distribution (Caillavet *et al* 2006, Sans et Fontguyon, 2010).

I.3.2. La consommation de viande en France

I.3.2.1. Évolution de la consommation des viandes

En 2010, la population adulte (âgée de 18 ans et plus) consomme en moyenne 390 g/semaine (55 g/jour) de viande de boucherie (**Figure 4**). La diminution des consommations de viande de boucherie, amorcée depuis plusieurs années, s'est poursuivie entre 2003 et 2010 (-15%) à la différence de celles de volaille et de charcuterie qui ont progressé sur cette même période, selon l'enquête sur les comportements et les consommations alimentaires en France du Crédoc (Hébel, 2012).

Selon les enquêtes INCA 1 (Individuelle et Nationale sur les Consommations Alimentaires) 1999 et CCAF (Comportements et Consommations Alimentaires en France) 2004, 2007, la consommation moyenne de produits carnés des adultes français diminue régulièrement depuis plusieurs années : elle a baissé de 20% entre 1999 et 2007 (-30 g/j), avec

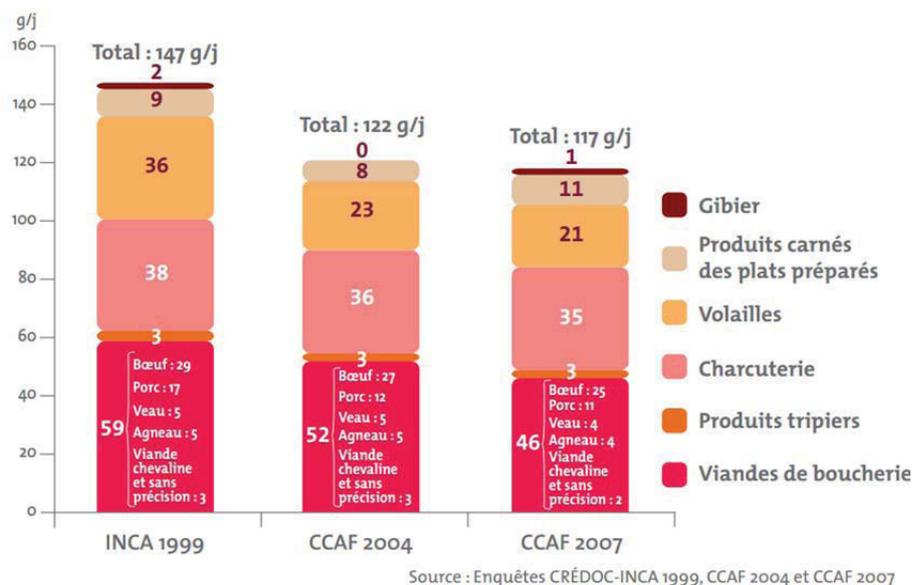


Figure 5 : Évolution de la consommation moyenne de produits carnés des adultes (15 ans et plus) (g/j) (CIV, 2009).

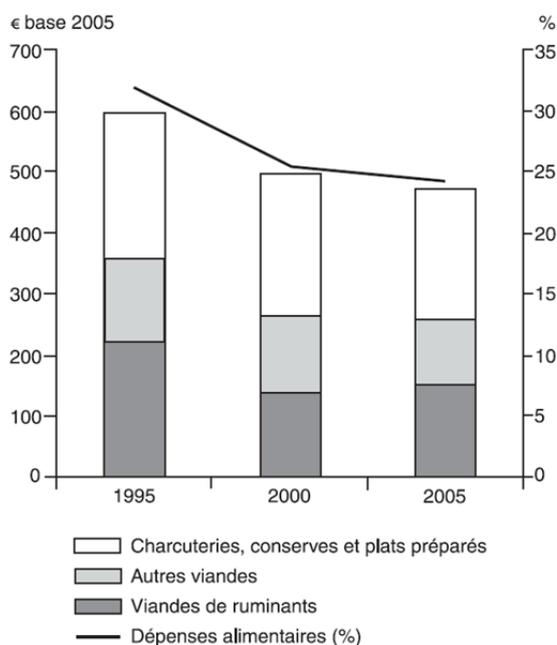


Figure 6 : Dépenses annuelles par personne pour la consommation à domicile de produits carnés (en € base 2005) et part dans les dépenses d'alimentation (hors boissons alcoolisées) (Sans et Fontguyon, 2008).

une diminution plus importante sur la première période, de 1999 à 2003 (-24 g/j) (**Figure 5**) (CIV 2009, Hocquette et Chatellier, 2011). Par ailleurs, en 2003 un Français adulte consomme 26,6 g/j de viande de gros bovin, 4,9 g de viande de veau et 4,8 g de viande ovine (Raude, 2008).

En dépit de ces baisses, les Français restent parmi les premiers consommateurs de viande bovine de l'Union européenne avec 1,65 million de tec en 2002, soit 22,2 % du total communautaire (Chatellier *et al* 2003).

Par ailleurs, la consommation de la viande bovine a été dépassée par les préparations à base de viande (bovine et autres viandes). Celles-ci représentent actuellement la part la plus importante, avec 44% des dépenses en produits carnés (CIV, 2009). En effet, les préparations à base de viande⁶ s'inscrivent dans une orientation de plus en plus marquée vers des produits à image pratique (comme la viande hachée de bœuf et les différents plats contenant des morceaux de viande...) et répondent à la recherche d'aliments-services (CIV, 2009).

I.3.2.2. Comportement des consommateurs et niveau des dépenses en produits carnés

Depuis 1960, la part des dépenses consacrée à l'alimentation à domicile dans le budget de consommation des ménages a baissé de moitié en France, passant de 25% à 12% en 2009 (Besson, 2008, FranceAgrimer, 2011a).

D'après le SNIV SNP (Le Syndicat National des Industries de la Viande : <http://www.sniv.fr/>) et FranceAgrimer (2011a), le français moyen consacre 12,5% de ses dépenses mensuelles pour les produits alimentaires parmi lesquels 23,6% sont réservés aux viandes en 2009 (contre 24,3% en 2005 et 32% en 1995). De ce fait, en 2009, le français moyen consacre 3% de ses dépenses mensuelles pour son alimentation carnée. D'après FranceAgrimer (2011a) « la viande n'apparaît plus comme un aliment incontournable à chaque repas ».

Selon les données de l'enquête Budget de famille (BDF), la dépense en produits carnés pour la consommation à domicile, exprimée en € base 2005, a diminué entre 1995 et 2005, passant de 601 € à 475 € par personne (**Figure 6**). La baisse est marquée entre 1995 et 2000

⁶ Selon la directive 77/99/CEE du Conseil (21 décembre 1976), on désigne par les « produits à base de viande » les « produits qui ont été élaborés à partir ou avec de la viande qui a subi un traitement en vue d'assurer une certaine conservation » de sorte que la surface découpée montre que le produit ne présente plus les caractéristiques de la viande fraîche.

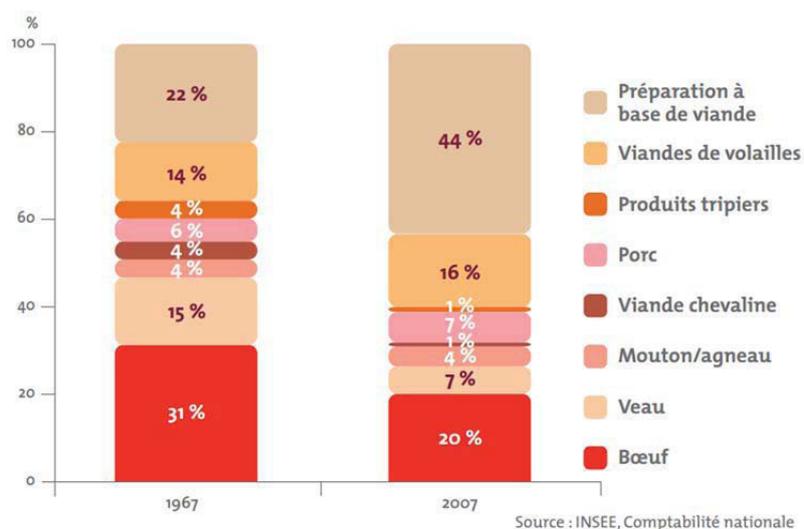


Figure 7 : Poids des dépenses par type de viande en € sur le total des dépenses en viande (%) (CIV, 2009)*.

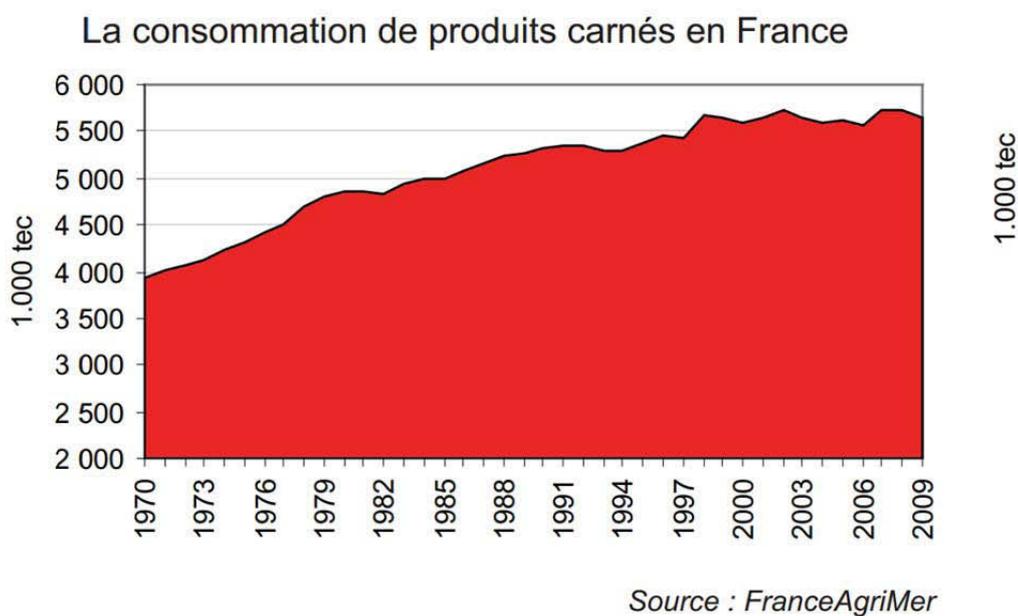


Figure 8 : La consommation de produits carnés en France (FranceAgrimer, 2010a).

* (<http://www.civ-viande.org/file/documents/dossier-sante-alimentation-francais.pdf>)

en lien avec la crise sanitaire de l'encéphalopathie spongiforme bovine (ESB, 1996 et 2000-2001) (Sans et Fontguyon, 2008).

La structure des dépenses en produits carnés pour la consommation à domicile a évolué légèrement : la part consacrée aux achats de viande de ruminant a diminué (passant de 36,9% à 31,8% des dépenses en produits carnés de 1995 à 2005) au profit du poste « charcuteries, conserves et plats préparés ». La part de dépenses annuelles du poste « autres viandes » (cheval, porc, volaille, lapin et gibier) est resté stable sur la période (22,7% en 2005 contre 22,8% en 1995) (Sans et Fontguyon, 2010).

Pour la viande bovine (bœuf et veau), le poids des dépenses est passé de 46% à 27%, soit 19 points de baisse entre 1967 et 2007 (**Figure 7**) (CIV, 2009).

I.3.2.3. Facteurs explicatifs des baisses de consommation de viande

En fait, au cours des quarante dernières années, la consommation française de produits carnés (bovin, ovin, cheval, porc et volaille) a connu deux phases bien distinctes (**Figure 8**).

De 1970 jusqu'à la fin des années 90, elle a enregistré une hausse régulière passant de 3,93 millions de tec (tonnes équivalent carcasse) en 1970 à 5,56 millions de tec en 1998, ce qui correspond à une progression annuelle de 1,6%. Cette augmentation révèle un accroissement de la consommation individuelle de viande : en 1970, un Français moyen en consommait 77,6 kg.ec (kilo équivalent carcasse), contre 94,5 kg.ec en 1998 (+ 17 kg.ec).

Depuis, la consommation totale française s'est stabilisée au niveau de 1998 jusqu'à 2009 (2^{ème} phase). En 2009, la consommation individuelle a atteint 87,8 kg.ec (FranceAgrimer, 2010a).

Joseph Culioli (auteur de la préface du livre *Muscle et viande de ruminant*⁷, 2010) a, comme suit, résumé les raisons de baisse de la consommation de la viande du ruminant (bovine et ovine essentiellement). « *Outre le prix élevé de la viande de ruminant et la variabilité de sa qualité sensorielle, la dégradation de l'image de cette viande pour des raisons de santé (incidence sur les maladies cardio-vasculaires et le cancer colorectal), éthiques (utilisation passée d'hormones et de farines animales dans l'alimentation, souffrance à l'abattage), de sécurité sanitaire (toxi-infections alimentaires par *Escherichia coli* entéro-hémorragiques) et plus récemment d'impact environnemental, a certainement joué un rôle majeur dans la diminution de sa consommation* ».

⁷ Coordination de Dominique Bauchart et Brigitte Picard, INRA de Theix, Ed QUAE.

En effet, ce phénomène de baisse de consommation de viandes, s'inscrit dans une diminution régulière de la consommation des produits frais peu élaborés (-20% de fruits et légumes frais, par exemple, entre 1999 et 2007) au profit des produits très transformés (plats composés : + 50% ; sandwichs + 43% ; pizzas-quiches et tartes salées + 12%) (Besson, 2008, FranceAgrimer, 2010a). Des tendances similaires sont observées dans les autres pays industrialisés comme les pays de l'UE et les USA (Robitaille, 2012).

En plus de la crise économique (telle que celle de 2008), depuis plusieurs années, le consommateur français est sensibilisé à la qualité nutritionnelle de son alimentation. Des discours privilégiant (i) les produits aquatiques apportant des acides gras polyinsaturés favorables à la santé ou les viandes blanches, moins grasses (Abbas *et al* 2009), et/ou (ii) des portions carnées quotidiennes moins importantes, voire des régimes sans viande, contribuent à la réduction de la consommation de viande (WCRF-AICR 2007). Ces effets ont été renforcés par l'encouragement des nutritionnistes et des différents plans nationaux visant à l'amélioration de la santé publique par une alimentation équilibrée (le **PNNS** – Programme National Nutrition Santé – lancé en 2001 et les recommandations de 2007 du **GEMRCN** – Groupe d'Étude des Marchés de Restauration Collective et de Nutrition).

En outre, depuis peu, les discours décrivant l'élevage comme une activité non durable (Dollé *et al* 2011), polluante, consommant des céréales alors que certaines populations ne peuvent s'en nourrir... finissent par marquer les esprits. Par exemple, le rapport de la FAO (Gerber *et al* 2010) indiquant que l'élevage contribue à **18%** de la production des gaz à effet de serre à l'échelle de la planète a été fortement médiatisé avec une forte dégradation de l'image de la viande, notamment celle issue des herbivores pour lesquels la production de méthane a été soulignée (Guyomard *et al* 2013, Smith *et al* 2013, Wheeler et Reynolds, 2013). De plus, les "aspects culturels" ont joué un rôle important ces dernières années, favorisant la diminution progressive de l'appétit pour la viande et les tendances à la baisse de sa consommation. En effet, les consommateurs perçoivent à tort ou à raison, une certaine incompatibilité entre la technologie alimentaire et le maintien de la saveur propre des aliments (Contreras, 2008, Gruhier, 1989). Ils considèrent que la technologie est plus au service du producteur, du transporteur, du vendeur qu'au service de leurs papilles (Gruhier, 1989) induisant une perte de contact du consommateur avec le cycle de production des aliments. En effet, ils estiment que l'industrie alimentaire bouleverse la relation de l'homme à son alimentation (Contreras, 2008).

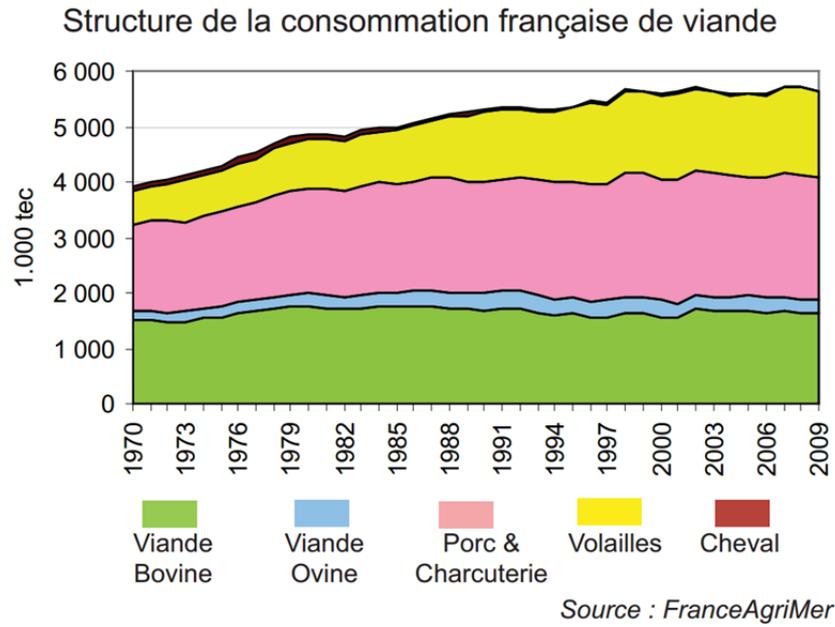


Figure 9 : Structure de la consommation française de viande (FranceAgriMer, 2010a).

De façon résumée, l'ensemble des aspects économiques, nutritionnels, environnementaux et sociaux, bien que de nature différente, concourent tous vers une diminution de la consommation individuelle de produits carnés.

I.3.2.4. Consommation en baisse et prix en augmentation

Malgré la baisse de la consommation des viandes, toutes espèces confondues, le prix de la viande bovine ne cesse pas d'augmenter ces dernières années. En effet, le prix en grande distribution entre 2000 et 2010, est passé de 5,37 €⁸/kg à 6,64 €/kg. Pour le consommateur, en raisonnant en termes de prix moyens de la viande en rayon boucherie, la hausse ressentie a été de 2 euros. Remarquons d'ailleurs des évolutions très contrastées suivant les morceaux au stade de détail : le prix du steak haché surgelé est ainsi pratiquement stable alors que le morceau le plus cher – le filet – a pu à certains moments augmenter de près de 10 €/kg (FranceAgrimer, 2010b).

I.3.3. La nature des viandes consommées

Depuis 1970, la structure de la consommation française de viande s'est largement modifiée (**Figure 8**). Ces changements ont bénéficié aux viandes blanches, et tout particulièrement aux volailles. En effet, alors que la part de viande bovine (bœuf et veau) dans la consommation française était de 39% en 1970, elle n'est plus que de 29% en 2009, soit 25,4 kg.ec, ce qui correspond à une diminution de 4,7 kg.ec (FranceAgrimer, 2010a,2011b) (**Figure 9**).

La part de viande ovine (4%) est identique en 2009 par rapport à ce qu'elle était en 1970 ; mais après avoir augmenté autour des années 90 (à environ 6%), elle a ensuite diminué inexorablement. En 2009, un Français a consommé 3,6 kg.ec de viande ovine.

De même, la quantité de viande de cheval consommée ne cesse de diminuer au cours du temps : elle ne représentait plus que 0,3 kg.ec en 2009, soit moins de 1% de la consommation totale de viande (**Figure 9**).

A l'inverse, la consommation des viandes blanches s'est développée. La consommation de la viande de porc et de la charcuterie, qui représentent 39% de la consommation carnée, a augmenté de 3,6 kg.ec entre 1970 et 2009 pour atteindre 34,3 kg.ec et ce, en dépit des critiques répétées sur les caractéristiques nutritionnelles des charcuteries durant cette période.

⁸ On parle d'Euro courant

Par ailleurs, la consommation de viande de volailles a explosé depuis 40 ans passant de 16% à 28% de la consommation totale de viande. Un Français a mangé en 2009 24,2 kg.ec de volailles contre seulement près de la moitié en 1970 (12,2 kg.ec) (FranceAgrimer 2010a,2011b) (**Figure 9**).

	Label Rouge	Label Rouge + IGP	IGP	AOC	Bio	Conventionnel	Total
Tonnages bovins	21 305	5 017	610	1 842	13 143	1 322 583	1 364 500
Evolution 2011/2010	+5,1%		-	+30%	+20%	-	+3,2%
	+1,8%						

Source : FranceAgriMer

Figure 10 : La production de bœuf sous signes officiels de qualité (Fil Rouge, 2011)

IGP : Indication Géographique Protégée

AOC : Appellation d'Origine Contrôlée

STG : Spécialité Traditionnelle Garantie

Bio : Agriculture Biologique

I.4. Les signes d'identification de la qualité et de l'origine

La politique de la qualité et de l'origine des produits agricoles et agroalimentaires a été initiée par le ministère chargé de l'agriculture depuis plus d'un siècle. Le dispositif français qui encadre cette politique s'articule avec le dispositif européen mis en place depuis 1991 et 1992.

Il a été profondément modifié par la loi d'orientation agricole du 5 janvier 2006 pour :

- offrir aux consommateurs une vision globale et claire de l'ensemble du dispositif français et européen de reconnaissance officielle de la qualité des produits agricoles et alimentaires ;
- accroître la crédibilité de cette reconnaissance en renforçant la garantie de l'État et les contrôles qui assurent la légitimité du dispositif ;
- permettre aux producteurs et acteurs économiques de mieux valoriser leurs produits.

Dans le domaine alimentaire⁹, les signes de qualité sont :

- les signes d'identification de la qualité et de l'origine
- les mentions valorisantes
- la certification de conformité

Ces signes sont tous gérés par le Ministère de l'Agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt, mais par forcément par les mêmes services.

En effet, les appellations d'origine ainsi que tous les autres signes d'identification de la qualité et de l'origine (indication géographique protégée, label rouge, spécialité traditionnelle garantie et agriculture biologique) sont les ambassadeurs d'un héritage et d'un patrimoine collectifs qui se sont forgés au fil des années.

Parce qu'ils sont le fruit d'une interaction durable entre un groupe humain, son savoir-faire, son histoire collective, son milieu naturel, ces signes sont résolument tournés vers la qualité des produits alimentaires avec l'objectif d'assurer l'avenir des filières concernées.

Aujourd'hui, en France, ces produits concernent près d'un agriculteur sur deux et représentaient un chiffre d'affaires d'environ 19 milliards d'euros en 2009 (tous produits confondus) (INAO, 2008-2009). Ils sont un outil de segmentation du marché et permettent aux professionnels de bénéficier d'un partage de la valeur ajoutée plus équilibré. Grâce à ces signes, les consommateurs bénéficient de produits diversifiés pour lesquels les promesses d'origine ou de qualité supérieure sont vérifiées par des organismes indépendants agréés par l'Institut National de l'Origine et de la qualité (INAO 2008-2009) (**Figure 10**).

⁹ Voir aussi <http://agriculture.gouv.fr/signes-de-qualite>

La part de la production de viande bovine sous démarche de qualité représente moins de 3% de la production française (Fil Rouge, 2011).

I.4.1. Garantie de l'origine

I.4.1.1. L'appellation d'origine contrôlée (AOC)

L'appellation d'origine contrôlée désigne un produit dont toutes les étapes de fabrication (la production, la transformation et l'élaboration) sont réalisées selon un savoir-faire reconnu dans une même zone géographique, l'ensemble conférant ses caractéristiques au produit (INAO 2008-2009).

I.4.1.2. L'appellation d'origine protégée (AOP)

Elle est l'équivalent européen de l'AOC. Elle protège le nom d'un produit dans tous les pays de l'Union européenne (Ex. : Chablis, Bordeaux, Roquefort, Comté, brie de Meaux, huile d'olive de Corse, poulet de Bresse...). Ainsi, le Saint-Nectaire ne peut être fabriqué selon des critères bien définis que dans une partie de l'Auvergne à partir de lait issu de la zone (INAO, 2008-2009).

Il est important de savoir que la politique française de valorisation des produits agricoles a inspiré l'élaboration d'une réglementation européenne. Celle-ci a pour objectif d'harmoniser les labels régionaux : ainsi l'AOC a pour équivalent européen l'AOP. Depuis le 1er mai 2009¹⁰, l'AOP figure sur tous les produits européens dont la production, la transformation et l'élaboration sont réalisées dans une zone géographique déterminée, selon un savoir-faire reconnu et un cahier des charges particulier.

Afin de clarifier l'offre au consommateur, depuis le 1er janvier 2012, les produits concernés ne doivent porter que la mention AOP, seuls les vins sont autorisés à porter l'AOC française.

La viande bovine compte quatre AOP (anciennement AOC) qui sont, dans l'ordre chronologique, le Taureau de Camargue (depuis 1996), la Maine-Anjou (depuis 2003), le Fin Gras du Mézenc (depuis 2006) et le Bœuf de Charolles (reconnu depuis 2010) (Detaillé, 2012).

¹⁰ Voir <http://alimentation.gouv.fr/les-appellations-d-origine>

I.4.1.3. L'indication géographique protégée (IGP)

Elle désigne un produit dont les caractéristiques sont liées au lieu géographique dans lequel se déroule au moins sa production ou sa transformation selon des conditions bien déterminées (Ex. : riz de Camargue, pruneau d'Agen, Jambon de Bayonne, Côtes de Gascogne, cidre de Bretagne...). C'est un signe européen qui protège le nom du produit dans toute l'Union européenne. Ainsi, la Raviole du Dauphiné ¹¹ ne peut être fabriquée que dans le Dauphiné selon un savoir-faire local (INAO, 2008-2009).

La viande bovine compte plusieurs IGP¹², qui sont : Veau fermier du Limousin, Veau d'Aveyron et du Ségala pour la viande de veau et Bœuf du Bourbonnais, Bœuf de Chalosse, Bœuf du Maine, Bœuf de Bazas pour la viande de bœuf (INAO, 2008-2009).

I.4.2. Garantie de la qualité supérieure

I.4.2.1. Le Label Rouge (LR)

Le Label rouge est un signe français qui désigne des produits qui, par leurs conditions de production ou de fabrication, ont un niveau de qualité supérieur par rapport aux autres produits courants similaires (INAO 2008-2009).

Le Label rouge s'applique aux volailles, aux viandes, à la charcuterie, aux produits laitiers, aux produits de la mer, aux fruits et légumes, etc.

D'après le Ministère de l'Agriculture (<http://agriculture.gouv.fr/signes-de-qualite>), la vocation d'un produit Label Rouge est de répondre aux attentes de plaisir des consommateurs, grâce à des produits au goût et aux saveurs de qualité supérieure. Cette qualité gustative est déterminée par des analyses sensorielles effectuées chaque année auprès des consommateurs. Pour les espèces élevées dans le cadre d'une démarche Label Rouge, dans le respect de pratiques d'élevage traditionnelles, les critères du cahier des charges portent entre autres sur la sélection des animaux, sur leur alimentation et leur bien-être.

Le Label Rouge, propriété du ministère de l'Agriculture, est une démarche de filière associant les partenaires de la chaîne alimentaire, de l'éleveur au distributeur, dans le respect d'un cahier des charges strict. Cette démarche fait l'objet de contrôles complémentaires par des organismes certificateurs indépendants, agréés par les pouvoirs publics (Billon, 2008).

¹¹ Pâte de farine de blé tendre, d'œuf et d'eau qui entoure une farce à base de Comté, de fromage blanc et de persil

¹² Voir <http://www.la-viande.fr/les-signes-officiels-de-qualite-de-la-viande>

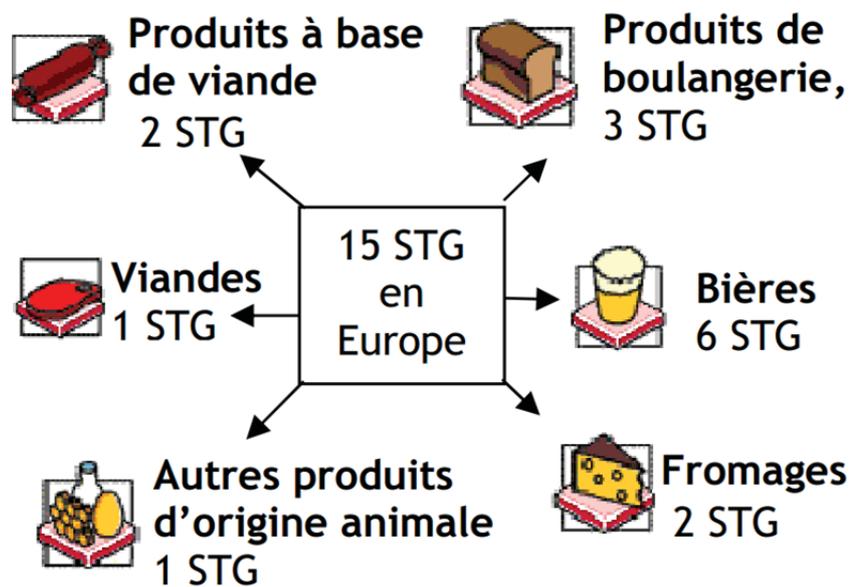


Figure 11 : Catégories de produits spécialité traditionnelle garantie (STG) enregistrés en Europe (Joyet et Delobel, 2006).

Le Label Rouge représente 1,9 % des bovins abattus en France et progresse davantage que l'ensemble de la filière (Fil Rouge, 2011). La viande bovine compte aux alentours de 23 Label Rouge¹³, qui sont par exemple, Tendre Charolais, Viande Salers, Charolais Label Rouge...

I.4.3. Garantie d'une recette traditionnelle

La spécialité traditionnelle garantie (STG) protège un savoir-faire traditionnel ou une recette traditionnelle (INAO 2008-2009). En effet, elle ne fait pas référence à une origine géographique, mais aux caractéristiques traditionnelles du produit par sa composition ou son mode de production [Ex. : Mozzarella, Kalakukko (biscuit de Finlande), etc]. En Europe, il existe une STG pour la viande et deux pour les produits à base de viandes (**Figure 11**) (Joyet et Delobel, 2006) : En 2009, le « Bœuf de tradition élevé à l'herbe » a été reconnu comme une STG. Il s'agit d'une STG commune entre le Royaume-Uni, l'Irlande et la France (INAO, 2008-2009).

I.4.4. Garantie du respect de l'environnement

I.4.4.1. Agriculture Biologique (AB)

La mention « Agriculture biologique » atteste que le produit est issu d'un mode de production et de transformation respectueux des équilibres naturels et garant de normes élevées de bien-être animal défini dans un cahier des charges très strict et assorti de contrôles systématiques. Ce mode de production exclut l'usage des produits chimiques de synthèse, des OGM (Organismes génétiquement modifiés) et limite l'emploi des intrants (engrais, phytosanitaires...). Les règles qui encadrent le mode de production biologique sont les mêmes dans toute l'Europe, et les produits importés sont soumis aux mêmes exigences (Billon, 2008, INAO, 2008-2009). De plus, pour être commercialisé comme étant un produit AB, le produit doit avoir été contrôlé et certifié par un organisme certificateur indépendant, agréé par les pouvoirs publics.

Ce signe AB ne concerne que les produits agricoles et agroalimentaires tels que les fruits et légumes, viandes, lait et produits laitiers, œufs, céréales... (INAO 2008-2009). Par ailleurs, le

¹³ Voir tous les exemples sur :

http://www.label-viande.com/index.php?option=com_content&view=article&id=5&Itemid=126

marché de la viande bovine biologique est en pleine expansion. Par exemple, en Basse-Normandie, environ 214 élevages **Bio** (AB) sont spécialisés en bovins viande...

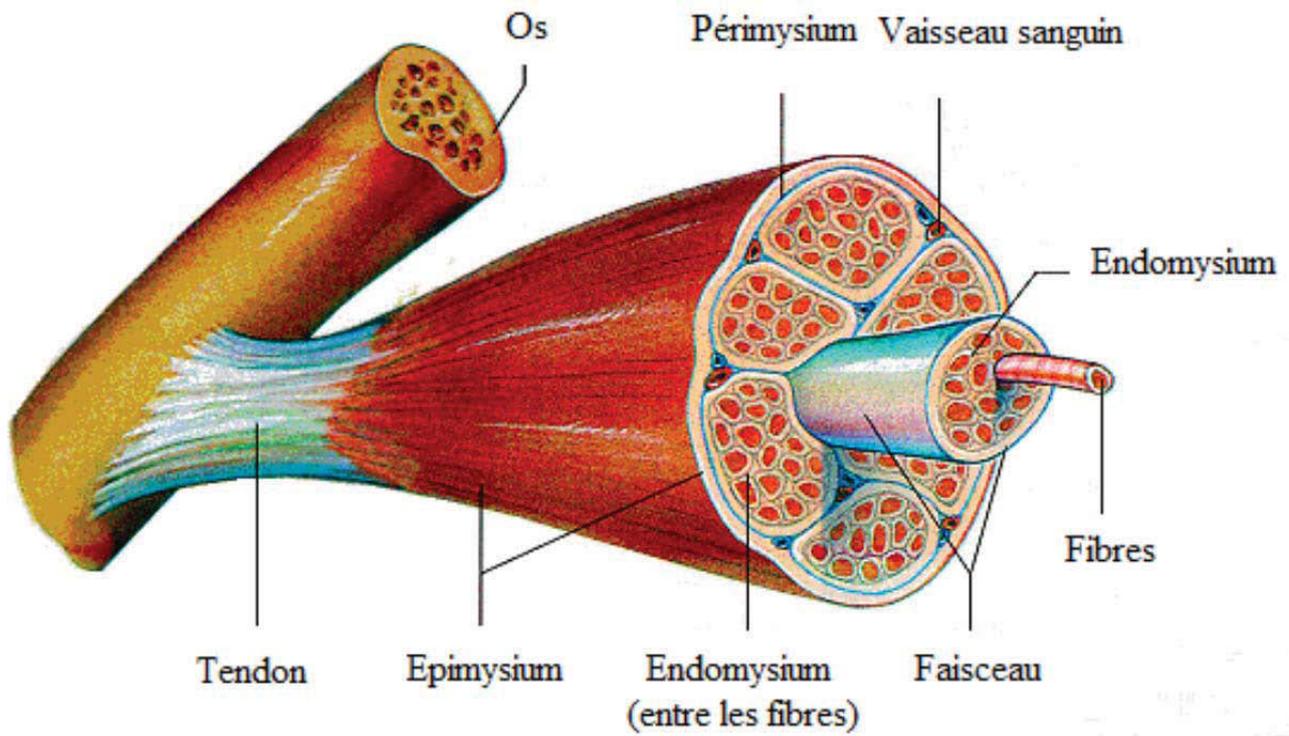


Figure 12 : Organisation anatomique du muscle squelettique (<http://cours.cegep-st-jerome.qc.ca/101-nya-m.b/Organisationcellulaire/photomusclstrie.htm>).

II. Du muscle à la viande : propriétés et qualités

II.1. Le tissu musculaire squelettique

Le tissu musculaire squelettique représente environ 40% du poids corporel chez le bovin avec toutefois des différences entre races en fonction de leur potentiel de croissance musculaire (Robelin et Geay, 1975). Ce tissu représente aussi le tissu noble des animaux domestiques élevés pour la production de viande. Il se présente sous la forme de muscles squelettiques, organes bien délimités qui recouvrent le squelette osseux et qui lui sont rattachés par l'intermédiaire des tendons. Le muscle squelettique est constitué de milliers de fibres musculaires, cellules de forme allongée contenant plusieurs noyaux mais également du tissu conjonctif, des vaisseaux sanguins et des neurofibres (**Figure 12**). Sa composition chimique est caractérisée par une forte teneur en eau (75%) et en protéines (19%) dont 60% sont des protéines myofibrillaires et 10% des protéines du tissu conjonctif, et par une teneur en lipides faible et variable (1 à 10%) (revues de Bauchart et al., 2008 et Jurie et Listrat, 2010).

Le tissu conjonctif assure le maintien de la structure du muscle et permet la transmission de la force développée aux pièces osseuses. Afin de garantir son bon fonctionnement, le muscle a besoin de s'approvisionner en oxygène et nutriments via des vaisseaux sanguins. Enfin, les neurofibres régissent l'activité musculaire.

Les muscles squelettiques jouent un rôle fondamental dans l'organisme : ils assurent le soutien de l'organisme, produisent le mouvement et assurent la locomotion par un mécanisme moléculaire utilisant de l'énergie : la contraction musculaire. Ils assurent une thermorégulation par dégagement de chaleur notamment au cours de la contraction musculaire (Hocquette *et al* 1998).

L'activité contractile est assurée par les fibres musculaires et notamment par deux protéines : l'actine et la myosine, constitutives des unités répétitives sarcomériques des myofibrilles (**Figure 13**). Par ailleurs, le muscle a un rôle métabolique puisqu'il constitue une véritable réserve de protéines et participe à l'équilibre de la balance énergétique au niveau du corps entier (Cortright *et al* 1997, Wolfe 2006). Enfin, chez les animaux d'intérêt agronomique, le muscle est le tissu précurseur de la viande. Celui-ci subira différentes transformations biochimiques post-mortem contribuant au développement des qualités sensorielles de la viande.

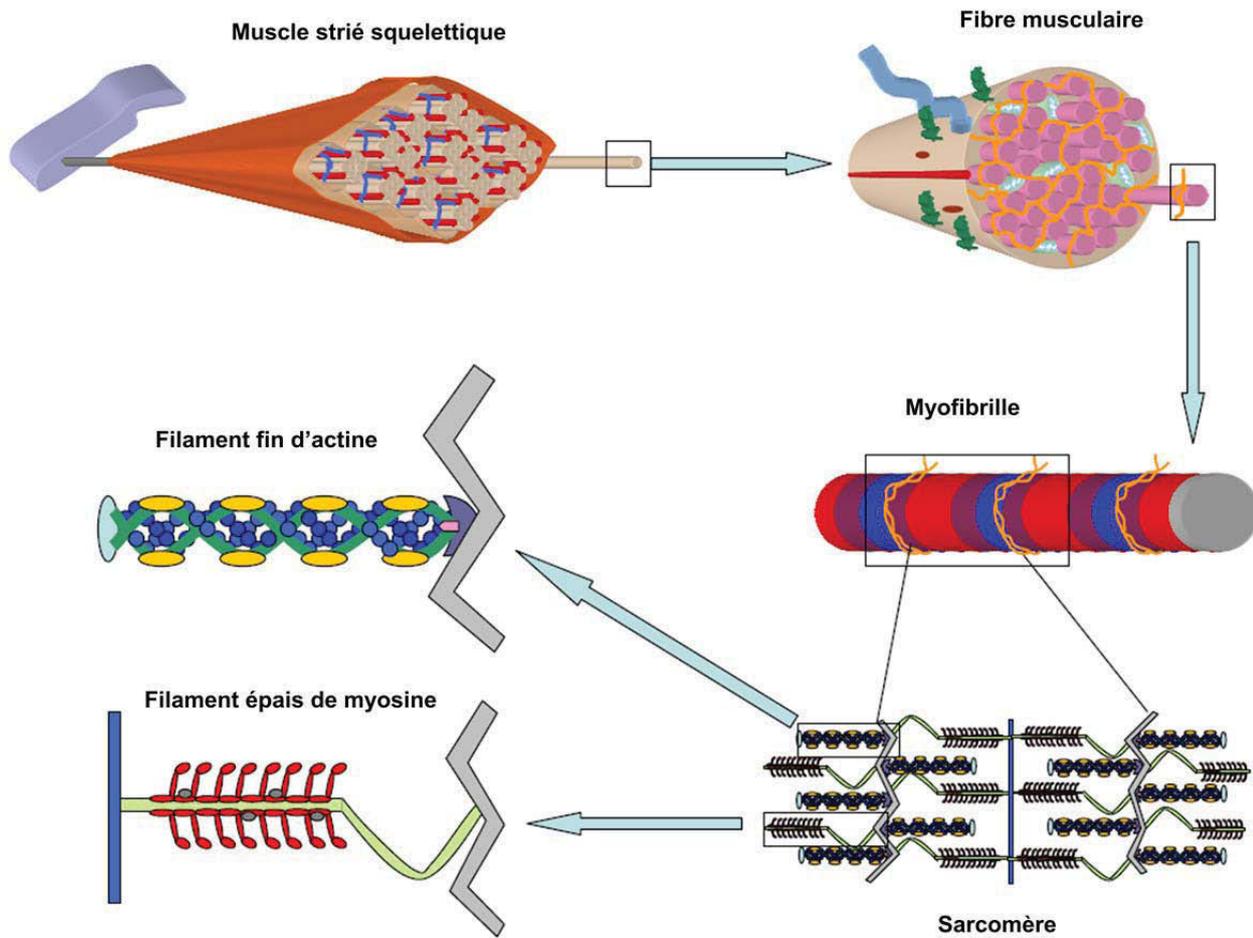


Figure 13 : Organisation hiérarchique du muscle strié squelettique (Guillemin, 2010).

II.1.1. Tissu conjonctif

Le tissu conjonctif, distribué en trois enveloppes (épimysium, périmysium et endomysium) (**Figure 12**), est composé d'une matrice extra cellulaire (MEC) et de cellules (fibroblastes, adipocytes...). La MEC est constituée majoritairement de molécules des familles des collagènes et des protéoglycanes, l'ensemble de ces molécules interagissant entre elles pour réaliser un réseau complexe qui va lui-même interagir avec les fibres musculaires (revue de Jurie et Listrat, 2010).

Le collagène, constituant essentiel du tissu conjonctif, est une protéine qui présente des propriétés de rigidités mécaniques et de résistance au cisaillement et à la compression, composant principal les trois enveloppes du muscles : endomysium, perimysium et epimysium. La force de tension et la stabilité mécanique du collagène sont conférées par la quantité et le type de liaisons entre les molécules de collagène (McCormick, 1999).

II.1.2. Tissu adipeux

Le tissu adipeux est le principal organe de stockage d'énergie permettant d'assurer un équilibre entre les besoins et les apports chez de nombreux animaux. Il se développe dans différents sites anatomiques, au niveau des couches les plus externes (dépôts sous-cutanés) comme au niveau des organes plus profonds (estomacs, intestins..). Il ne représente que 4 % à 7 % du poids de l'animal à la naissance (Robelin et Casteilla, 1990) et entre 7 % et 35 % à l'âge adulte en fonction des races bovines (Bonnet *et al* 2010, Gotoh *et al* 2009). Toutefois, ce tissu a un intérêt particulier chez les animaux producteurs de viande, car il détermine en partie la valeur commerciale de la carcasse et la qualité de la viande (Robelin et Casteilla, 1990).

Le tissu adipeux est constitué de cellules, les adipocytes, dont la particularité principale est de stocker des lipides et de les restituer. Les lipides, qui composent les tissus adipeux, sont essentiellement des triglycérides (en moyenne 85 % des lipides totaux) et, pour une moindre part, des phospholipides (12 % des lipides totaux) et du cholestérol (3 % des lipides totaux) (Bauchart *et al* 2008).

Tableau 2 : Caractéristiques structurales, contractiles et métaboliques des principaux types de fibres du muscle squelettique adulte (Bacou et Vigneron, 1976). Nomenclature selon (1) Brooke et al (1970), (2) Peter et al (1972) [adapté de Jurie et Listrat, 2010].

	Types de fibres		
(1)	I	IIA	IIX*
(2)	SO	FOG	FG
<i>Structure</i>			
Surface de section	+	++	+++
Vascularisation	+++	+++	+
Mitochondries	+++	+++	+
Myoglobine	+++	+++	+
Couleur	rouge	rouge	blanche
<i>Contraction</i>			
Vitesse de contraction	lente	rapide	rapide
Résistance à la fatigue	élevée	intermédiaire	faible
Activité de la myosine ATPase	lente	rapide	rapide
<i>Métabolisme</i>			
Métabolisme prépondérant	oxydatif	oxydo-glycolytique	glycolytique
Réserve en glycogène	+	+++	+++
Réserve en triglycérides	+++	++	+
Activité enzymes glycolytiques	+	++	+++
Activité enzymes oxydatives	+++	++	+

*Fibres appelées précédemment IIB

SO : « slow oxidative », pour lente oxydative

FOG : « fast oxido-glycolytic », pour rapide oxydo-glycolytique

FG : « fast glycolytic », pour rapide glycolytique

II.1.3. Caractéristiques des fibres musculaires

II.1.3.1. Les fibres musculaires

Les fibres musculaires qui occupent de 75 à 90% du volume musculaire, sont des cellules multinucléées de 10 à 100 μm de diamètre, et dont la longueur peut varier de plusieurs millimètres à plus de 30 cm (revue de Jurie et Listrat 2010). Chaque fibre musculaire est constituée de myofibrilles de 1 à 2 μm de diamètre, chaque myofibrille étant elle-même constituée d'unités répétées appelées sarcomères (Choi et Kim, 2009). Observée en microscope électronique, la structure ordonnée de chaque sarcomère est basée sur l'alignement des filaments épais et des filaments fins, ces derniers s'interpénétrant entre les filaments épais.

La myosine et l'actine sont les protéines majoritaires respectivement dans les filaments épais et fins (**Figure 13**). La myosine, qui représente à elle seule 50% des protéines myofibrillaires, est composée de 2 chaînes lourdes (MyHC, pour *myosin heavy chain*) et de 4 chaînes légères (MyLC, pour *myosin light chain*). Elle joue un rôle majeur dans la contraction musculaire, en particulier les MyHC, qui existent sous différentes isoformes, permettent de définir les principaux types de fibres musculaires. Outre l'actine, les filaments fins sont composés de la tropomyosine (TM), du complexe troponine [troponine C (Tn-C), troponine I (Tn-I) et troponine T (Tn-T)], de la nébuline et de protéines de régulation (Bottinelli et Reggiani, 2000).

II.1.3.2. Identification et classification des fibres musculaires

La classification des fibres musculaires repose sur un critère fonctionnel (la vitesse de contraction) et sur un critère métabolique (le type de métabolisme énergétique) (revue de Picard, 2012) correspondant respectivement à la vitesse d'utilisation de l'énergie au cours de la contraction, et à la source principale d'énergie. Les caractéristiques fonctionnelles, structurales et métaboliques des trois grands types fondamentaux de fibres du muscle squelettique adulte sont présentées dans le **Tableau 2**.

La plupart des classifications décrivent au moins trois principaux types de fibres dans le muscle squelettique adulte que l'on peut distinguer selon des techniques histochimiques, immunohistochimiques ou électrophorétiques (revue de Jurie et Listrat, 2010).

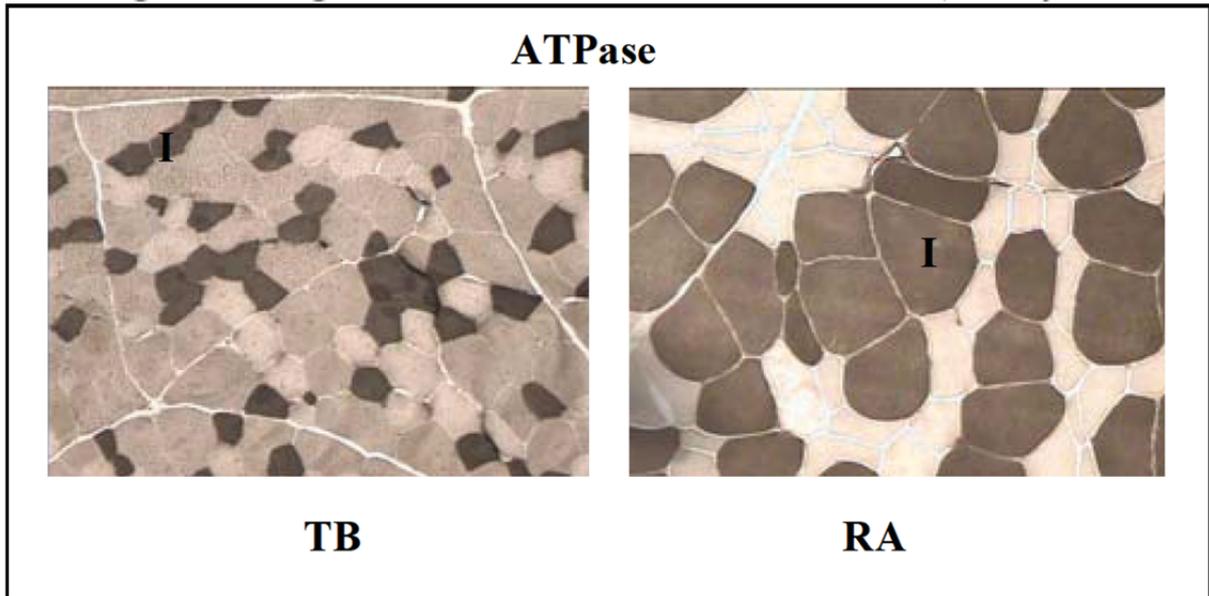


Figure 14 : Illustration de la surface moyenne de section transversale des fibres musculaire dans le muscle *Triceps brachii* (TB) et *Rectus abdominis* (RA). Avec une révélation ATPase, les fibres lentes sont en noire (Oury *et al* 2009a).

Le choix de la technique est très important car il a été montré chez le bovin (Picard *et al* 1998) comme dans d'autres espèces, que les classifications basées sur les techniques histochimiques, ou histochimique et immunohistochimique, ne sont pas compatibles entre elles (revue de Jurie et Listrat, 2010).

Toutefois, sur des nombres d'animaux trop importants pour lesquels les techniques histologiques ne peuvent être appliquées (car elles sont coûteuses et fastidieuses à réaliser), les propriétés contractiles et métaboliques du muscle peuvent être déterminées à partir d'un homogénat respectivement par électrophorèse ou dosage ELISA, et par mesure des activités d'enzymes représentatives des métabolismes glycolytique et/ou oxydatif (Hocquette *et al* 2007b, Jurie *et al* 2009). Les enzymes glycolytiques les plus couramment dosées sont la lactate déshydrogénase (LDH) et la phosphofructokinase (PFK). Les enzymes du métabolisme oxydatif sont plus nombreuses car représentatives de différentes voies métaboliques : (i) l'hydrolyse des triglycérides circulants par la lipoprotéine-lipase (LPL), (ii) le catabolisme des acides gras à chaîne longue jusqu'à l'acétyl-CoA (enzymes de la β -oxydation), (iii) le cycle de Krebs (impliqué dans le catabolisme de l'acétyl-CoA produit à partir des acides gras ou du glucose) représenté par l'isocitrate déshydrogénase (ICDH) et la citrate synthase (CS) ou (iv) de la chaîne respiratoire intervenant dans la synthèse d'énergie (représentée par la cytochrome-*c* oxydase : COX) (Jurie *et al* 2006).

Par ailleurs, la surface moyenne des fibres musculaires est déterminée par histochimie sur coupes colorées suivie d'une analyse d'images réalisée sur 200 fibres en moyenne, à l'aide du logiciel Visilog qui permet de calculer la surface moyenne des fibres (Picard *et al* 1998).

Dans la majorité des muscles, la surface de section des fibres est classée de la façon suivante : IIX > IIA > I. Toutefois, dans le muscle *Rectus abdominis*, la classification inverse est observée, ce sont les fibres I qui présentent les surfaces les plus élevées (Oury *et al* 2009a) (**Figure 14**). Les différents types de fibres peuvent donc présenter des propriétés différentes selon le muscle.

Schiaffino et Reggiani (2011) puis Picard (2012) ont récemment synthétisé l'ensemble des résultats concernant les caractéristiques des fibres musculaires.

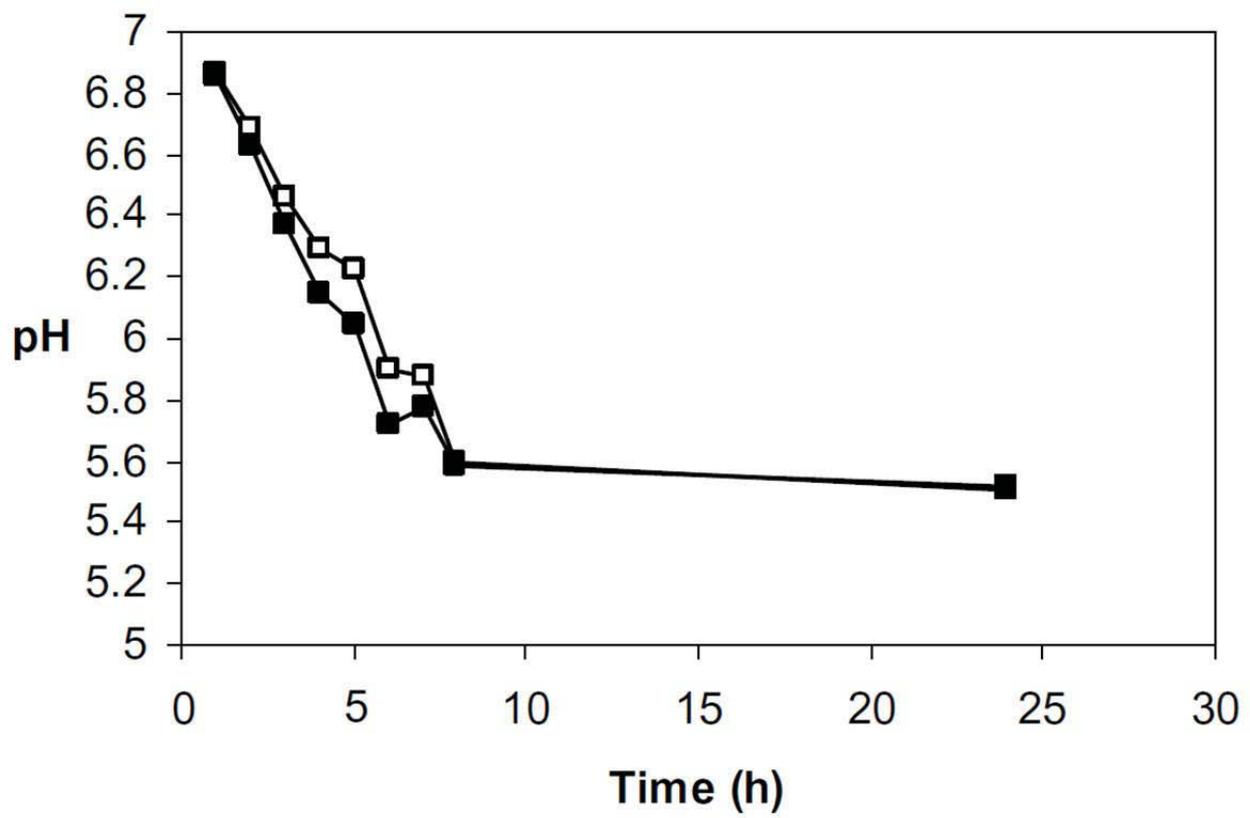


Figure 15 : Évolution classique du pH post-mortem (Moloney *et al* 2008).

II.2. Transformation du muscle en viande

Parmi les abus de langage souvent rencontrés, il y a la confusion entre le muscle et la viande. Le muscle est un tissu d'un organisme vivant animal ou humain caractérisé par sa capacité à se contracter, alors que la viande désigne l'ensemble des aliments d'origine animale élaborés à partir des tissus musculaires et destinés à l'alimentation notamment humaine (Denoyelle, 2008). Il y a donc nécessité d'appréhender les processus de transformation du muscle en viande.

En effet, après la mort de l'animal, le muscle est le siège de nombreuses transformations qui conditionnent largement les qualités finales de la viande.

L'évolution de la viande se fait en trois phases (Ouali, 1991) :

- phase de pantelance
- phase de rigidité cadavérique
- phase de maturation

La phase de pantelance suit directement l'abattage. Malgré l'interruption du courant sanguin, on observe une succession de contractions et relaxations musculaires pendant une courte période de 20 à 30 minutes. Cet état correspond à la durée de survie du système nerveux où le muscle dépense encore ses réserves en glycogène. L'accumulation d'acide lactique qui s'en suit provoque ainsi une baisse du pH qui passe, selon le muscle, de 7 à environ 5,5 (Maltin *et al* 2003) (**Figure 15**).

II.2.1. La rigidité cadavérique (ou *rigor mortis*)

La seconde phase caractérisant « l'état rigide » du muscle correspond à la phase de rigidité cadavérique ou « *rigor mortis* ». L'installation de la rigidité cadavérique (24 à 48h après l'abattage) est directement perceptible sur la carcasse : la musculature devient progressivement raide et inextensible dans les heures qui suivent la mort de l'animal. Ce phénomène résulte de l'épuisement du composé qui permet au muscle vivant de conserver son élasticité et qui par ailleurs fournit l'énergie nécessaire au travail musculaire, l'adénosine triphosphate (ATP) (Ouali, 1991).

II.2.2. Acidification du tissu musculaire

Après l'abattage et la saignée, en l'absence d'oxygène, divers mécanismes de resynthèse s'opposent à la dégradation de l'ATP. Le premier est constitué par la réaction catalysée par la créatine kinase (Coibion 2008, Maltin *et al* 2003, Moloney *et al* 2008):



Intervient également la myokinase :



Mais la réaction la plus importante, car elle conditionne l'évolution du pH (**Figure 15**) (Moloney *et al* 2008) et des caractéristiques physicochimiques pendant l'établissement de la rigidité, est la lyse du glycogène :



L'acidification est due au turn-over de l'ATP. Ainsi l'acidification sera fonction de la vitesse du turn-over de l'ATP. Après la mort, le turn-over de l'ATP est assuré tant que les réserves de phosphocréatine et de glycogène le permettent et que la baisse du pH n'inhibe pas la voie glycolytique. L'amplitude de la baisse du pH est donc fonction des réserves énergétiques dans le muscle (Coibion 2008, Maltin *et al* 2003, Renner 1997).

II.2.3. La maturation

Classiquement, il a été admis que la maturation (Ouali, 1991, Shackelford *et al* 1991) constituait la phase d'évolution *post mortem* survenant après l'installation de la rigidité cadavérique, encore que la plupart des phénomènes hydrolytiques qui s'y développent débutent dans les premiers instants suivant l'abattage. La maturation est un processus multifactoriel très complexe affectant principalement la structure myofibrillaire et dépendant de plusieurs facteurs *ante* et *post mortem*. C'est un processus essentiellement enzymatique (Ouali, 1992). Après la rigidité, le muscle va être progressivement dégradé dans une suite de processus complexes au cours desquels s'élaborent en grande partie les divers facteurs qui conditionnent les qualités organoleptiques de la viande et en particulier la tendreté.

La texture de la viande est définie par l'état et l'organisation du cytosquelette (protéines de structure du muscle, protéines myofibrillaires et collagène). Toutefois, le collagène, n'étant pas ou très peu affecté par la protéolyse, la teneur en collagène du muscle va définir une

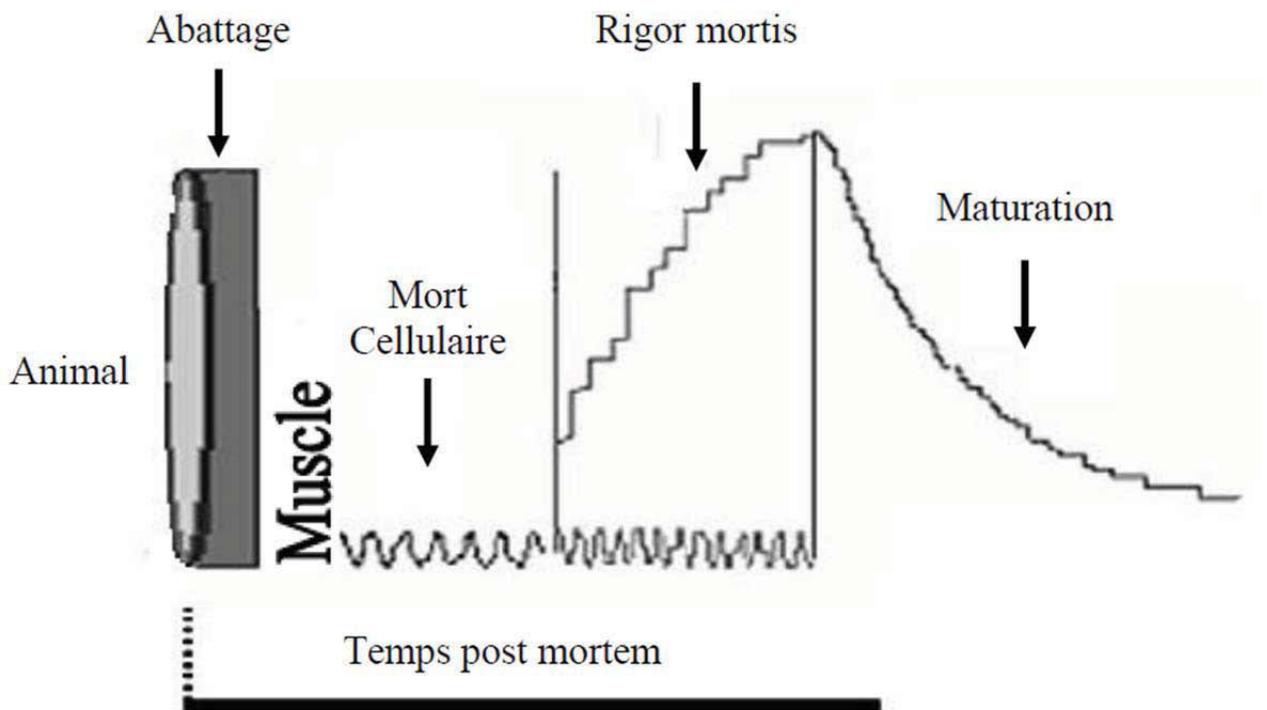


Figure 16 : Différentes phases de la transformation du muscle en viande comprenant la phase de mort cellulaire programmée (Ouali, 1991, Ouali *et al* 2006).

dureté de base (**Figure 16**) qui limite la tendreté maximale de la viande crue essentiellement (revue de Guillemin *et al* 2009).

Durant la maturation, l'attendrissage est dû à des modifications des myofibrilles et du cytosquelette. Compte tenu de l'épuisement des réserves énergétiques du muscle dans les instants suivant la mort, il ne va plus subsister que des phénomènes hydrolytiques qui vont tendre à désorganiser progressivement les différentes structures du muscle, et ainsi à rendre la viande plus tendre. La disparition des réserves énergétiques du muscle et l'acidification du milieu placent les différentes fractions protéiques dans des conditions favorables à leur dénaturation.

La dénaturation des protéines peut se traduire, entre autres, par des changements de conformation provoquant des démasquages de groupes, des modifications de propriété de solubilité et une augmentation de la sensibilité aux enzymes protéolytiques (Coibion, 2008).

II.2.3.1. Les systèmes protéolytiques

Les systèmes protéolytiques identifiés dans le muscle et impliqués dans l'attendrissage de la viande comprennent les cathepsines, les calpaïnes, le protéasome, les métallopeptidases (Matrix Metallopeptidases ou MMP's) et les peptidases à sérine (Ouali *et al* 2006). Deux d'entre eux ont été particulièrement étudiés. Il s'agit des calpaïnes (Goll *et al* 2003) et des cathepsines (Ouali, 1992). L'activité des calpaïnes est régulée par les ions calcium Ca^{2+} , les phospholipides, et des inhibiteurs spécifiques, les calpastatines (Thomas *et al* 2004). Certains auteurs estiment que les calpaïnes (dont l'activité est inhibée par les calpastatines) sont responsables de l'essentiel de l'activité protéolytique totale lors de la maturation de la viande (Koohmaraie et Geesink 2006). Ainsi, le rapport calpaïne/calpastatine serait un bon marqueur de la tendreté de la viande (revue de Guillemain *et al* 2009).

- *Les calpaïnes*

Les calpaïnes constituent une grande famille de protéases à cystéine intracellulaires calcium-dépendantes (Goll *et al* 2003). Cette famille a été très étudiée, notamment dans la recherche agronomique sur la viande. Son implication dans le processus protéolytique de la maturation des viandes (bovines, ovines et porcines) est largement acceptée aujourd'hui (Koohmaraie et Geesink 2006). Les calpaïnes les plus étudiées sont la μ -calpaïne, et la m-calpaïne.

La calpastatine agit comme un inhibiteur compétitif sur les calpaïnes en se fixant sur les sous-unités régulatrices et catalytiques, sous la dépendance des ions calcium (Dargelos *et al* 2008). En effet, la calpastatine inhibe les calpaïnes μ et m et ce processus requiert des concentrations en calcium proches ou inférieures à celles nécessaires à l'activation des calpaïnes (Goll *et al* 2003). Le système calpaïnes/ calpastatines joue un rôle important dans la protéolyse *post mortem* des protéines myofibrillaires (Ouali et Talmant, 1990) et certains auteurs (Shackelford *et al* 1994) ont montré que les variations de l'activité de la calpastatine participent pour 40% dans la variabilité de la tendreté. Toutefois, ce rôle des calpaïnes est controversé et remis en question par différents auteurs (revue de Guillemain *et al* 2009). D'une manière plus générale, les changements de la structure myofibrillaire lors de la protéolyse ne peuvent être expliqués par un seul système protéolytique. C'est pourquoi une action synergique des calpaïnes et des cathepsines est envisagée lors de la phase de maturation.

- *Les cathepsines lysosomales*

Actives à pH acide (de 3 à 6,5), les cathepsines sont des enzymes endo et exoprotéasiques et font partie des protéases à cystéine (cathepsines B, H, L et X), des protéases à aspartate (cathepsines D et E) et des protéases à sérine (cathepsine G) (Sentandreu *et al* 2002).

Le rôle des cathepsines dans la mise en place de la tendreté est sujet à controverse (revue de Guillemain *et al* 2009). Toutefois, des études récentes ont permis de corrélérer les activités des cathepsines B, H et L avec la tendreté de la viande bovine (Thomas *et al* 2004). Cependant, les cathepsines étant accumulées à l'intérieur des lysosomes, leur recrutement nécessite qu'elles soient au préalable libérées pour accéder aux protéines myofibrillaires (Hopkins et Taylor 2004). Les cathepsines sont régulées par les cystatines, qui forment un groupe d'inhibiteurs de protéases à cystéine. 4 familles peuvent être distinguées sur la base de leur structure primaire. Les cystatines sont présentes dans le cytoplasme, et préviennent donc d'une activité extra-lysosomiale des cathepsines. La présence des cystatines dans le cytoplasme inhibe l'activité des cathepsines ainsi libérées, c'est pourquoi le rapport cathepsines/cystatines serait un bon indice de l'activité de ces enzymes (revue de Kemp et Parr 2012).

- *Le protéasome*

Le protéasome est un complexe protéasique ubiquitaire multi-catalytique impliqué dans de nombreuses voies cellulaires en dégradant de nombreuses protéines cytoplasmiques et nucléaires. Ce complexe (26S) est constitué d'une sous-unité régulatrice (19S) et d'un complexe multi-catalytique (20S) (Dahlmann *et al* 2001).

Le protéasome 20S est un complexe de 700 kDa, une structure cylindrique constituée de 4 anneaux. Il possède plusieurs activités catalytiques : une activité chymotrypsine, trypsine et peptidyl-glutamyle (Sentandreu *et al* 2002). Dans la cellule, le protéasome 20S est soit sous forme libre, soit associé avec de grands complexes régulateurs. De nombreux polymorphismes du protéasome 20S existent et les isoformes sont différemment distribués dans tous les tissus et sont retrouvés chez tous les mammifères.

Le protéasome 20S a un rôle important dans la protéolyse non lysosomiale. Il dégraderait plus précisément la troponine C et les chaînes légères de myosine. Sa concentration dans les fibres oxydatives est plus importante que dans les fibres glycolytiques.

A l'instar des calpaïnes, le protéasome 20S cause une dégradation des disques M et Z. Il serait un acteur important de la protéolyse des disques Z dans les fibres oxydatives.

- *Les métallopeptidases (Matrix Metallopeptidases ou MMP's)*

Jouant un rôle important dans l'embryogenèse, les MMP's forment une grande famille de metalloendopeptidases à zinc, impliquées dans le catabolisme du tissu conjonctif. Dix-huit MMP's, d'un poids moléculaire allant de 25 à 75 kDa ont été identifiées (Sentandreu *et al* 2002).

Les MMP's et leurs inhibiteurs auraient un rôle dans l'apoptose (mort cellulaire programmée). Chacune de ces MMP's ont une fonction spécifique, en particulier envers un substrat collagénique. L'activité de ces MMP's est contrôlée par l'activation de leurs précurseurs et par l'interaction avec leurs inhibiteurs. Il existe plusieurs isoformes d'inhibiteurs de MMP's, ayant plusieurs degrés de glycosylation. L'expression des MMP's et de leurs inhibiteurs serait dépendante du type de fibre. Leur fonction précise dans la dégradation du tissu conjonctif est encore inconnue (revue de Guillemain *et al* 2009), mais les MMP's sont capables de dégrader les fibres de collagène (Balcerzak *et al* 2001). Toutefois, les MMP's restent peu étudiées dans le cadre des sciences de la viande.

- *Les peptidases à sérine*

Elles forment un grand groupe d'enzymes protéolytiques dont les plus connues sont les peptidases digestives (trypsine, chymotrypsine) et les thrombines plasmines (Sentandreu *et al* 2002). La présence de peptidases à sérine a été rapportée dans les muscles squelettiques et celles-ci auraient un rôle dans la régulation du métabolisme des cellules musculaires et l'homéostasie.

Des peptidases à sérine sont présentes également dans la matrice extracellulaire. Les inhibiteurs de peptidases à sérine forment une famille complexe dont la plus importante est la famille des serpinines (Péré Brissaud, 2012), acronyme pour inhibiteurs de protéases à sérine (Péré Brissaud, 2012).

Les serpinines sont des acteurs importants du processus de transformation du muscle en viande. Une étude réalisée par Zamora *et al* (1996b) montre l'existence d'une corrélation négative entre l'activité des serpinines (ou inhibiteurs de protéases à sérine) et la tendreté de la viande bovine.

- *Les caspases*

Les caspases sont des peptidases à cystéines capables de cliver des protéines après un résidu d'acide aspartique (Sentandreu *et al* 2002). Elles ont un rôle dans l'apoptose (mort

cellulaire programmée), et pourraient en avoir d'autres dans différents mécanismes cellulaires (notamment dans l'inflammation). Actives, après avoir subi divers clivages protéolytiques, les caspases dégradent des protéines de structure de la fibre musculaire (la desmine et la vimentine) (Chen *et al* 2003). Cette dégradation produit un signal d'inhibition de la synthèse du filament intermédiaire (structure de soutien et d'ancrage des myofibrilles dans la fibre musculaire) (Chen *et al* 2003).

II.2.3.2. L'apoptose et l'implication des caspases dans la maturation

Par ailleurs, depuis six ans, Ouali *et al* (2006) ont proposé un nouveau concept impliquant des enzymes de la famille des caspases jouant un rôle important dans les processus d'apoptose et plus particulièrement dans le clivage des protéines cellulaires *in vivo* (Kemp et Parr, 2012). En effet, l'apoptose est un mécanisme physiologique de mort cellulaire programmée qui permet d'éliminer les cellules endommagées ou dangereuses pour les autres cellules. Il s'agit d'un phénomène essentiel à la vie d'un organisme, notamment au cours de son développement (Taylor *et al* 2008).

Lors de l'abattage, l'exsanguination de la carcasse prive les cellules de nutriments et d'oxygène, et ces dernières s'engagent alors dans la mort cellulaire programmée. L'apoptose constitue une première étape du phénomène de maturation (revue de Guillemin *et al* 2009). En effet, selon la théorie de Ouali *et al* (2006), il existe une étape supplémentaire dans l'évolution de la tendreté, avant la phase de *rigos mortis*, durant laquelle l'apoptose a un rôle prépondérant (**Figure 16**). Par contre, cette implication de l'apoptose dans la tendreté est remise en cause par certaines études (Underwood *et al* 2008). Kemp et Parr (2012) ont récemment synthétisé l'ensemble des résultats concernant le rôle possible des caspases dans l'attendrissage de la viande et ont souligné l'interaction probable entre le système calpaïne/calpastatine et les caspases.

Tableau 3 : Teneurs moyennes en matière sèche, protéines et lipides totaux, en minéraux (fer total et hémérique, zinc, sélénium) et vitamines du groupe B (B3, B6, B12) de neuf morceaux de viande bovine issus de vaches de réforme de races Charolaise (1^{ère} valeur) et Holstein (2^{ème} valeur) (pour 100 g de tissu frais) (Bauchart *et al* 2008).

	Faux filet	Entrecôte	Tende de tranche	Plat de côte	Paleron	Macreuse	Bavette	Joue	Hampe
Nutriments majeurs									
Matière sèche (g)	29,0/29,9	30,1/31,5	25,6/25,1	28,9/29,2	28,4/26,9	25,6/25,3	26,1/26,5	27,4/26,2	29,9/27,2
Protéines (g)	22,6/22,1	21,5/20,1	23,3/22,8	21,3/21,1	21,4/21,0	22,5/21,2	20,7/20,1	22,7/21,9	19,1/19,0
Lipides (g)	6,2/7,3	7,6/9,8	2,4/2,3	7,4/7,7	7,1/6,0	3,1/3,7	5,1/6,2	4,9/5,2	9,8/7,4
Minéraux majeurs									
Fer total (mg)	2,38/2,16	2,39/2,62	2,74/2,64	2,30/2,04	2,49/2,51	2,72/2,99	3,39/3,21	3,28/3,08	3,59/3,77
Fer hémérique (mg)	1,75/1,38	1,83/1,69	1,78/1,71	1,58/1,41	1,89/1,84	1,94/1,86	2,39/2,14	2,09/2,04	2,46/2,33
Zinc (mg)	3,56/2,95	5,23/5,13	3,67/3,25	5,23/4,67	4,45/5,48	4,56/4,62	7,04/6,55	2,87/2,53	4,52/4,49
Sélénium (µg)	10,8/10,5	9,8/10,4	9,8/10,3	10,4/10,5	10,0/10,4	10,5/10,8	11,1/11,1	14,2/14,6	11,5/12,0
Vitamines du groupe B									
Vit. B ₃ (mg)	5,9/5,7	4,6/4,2	5,3/5,1	5,1/4,7	3,7/3,6	4,4/4,4	4,2/4,2	4,6/4,7	4,0/3,9
Vit. B ₆ (mg)	0,44/0,51	0,30/0,38	0,47/0,53	0,31/0,40	0,26/0,26	0,42/0,46	0,24/0,28	0,15/0,15	0,24/0,32
Vit. B ₁₂ (µg)	1,15/1,23	1,56/1,60	1,02/1,30	1,84/1,77	2,82/2,73	1,81/1,97	3,16/3,08	7,80/6,68	4,38/4,83

II.3. Les qualités de la viande bovine

La qualité est l'ensemble des propriétés et caractéristiques d'un service ou d'un produit qui lui confèrent l'aptitude à satisfaire les besoins exprimés ou implicites des consommateurs de ce service ou de ce produit (Luning *et al* 2002, Touraille, 1994). La qualité perçue est donc considérée comme un concept social car basé sur la satisfaction du consommateur. Autrement dit, un produit de bonne qualité perçue est un produit qui répond aux tendances sociales du consommateur. En effet, la « qualité perçue » donne du sens et de la valeur aux produits, elle limite les risques d'échec par la séduction, la confiance et la satisfaction qu'elle leur confère (Giordano, 2006). De nombreux auteurs font une distinction entre les critères de qualité intrinsèque et de qualité extrinsèque d'un produit, l'ensemble de ces critères ayant vocation à être combinés ensemble par des approches multicritères pour mieux satisfaire le consommateur (Hocquette *et al* 2012b). La qualité intrinsèque fait référence aux caractéristiques propres du produit et comprend notamment, dans le cas de la viande, la qualité nutritionnelle, bactériologique et sensorielle (tendreté, flaveur, jutosité, etc.) de même que la praticité. La qualité extrinsèque fait référence à des caractéristiques associées au produit telles que celles concernant le système de production (y compris le bien-être animal, l'empreinte carbone, etc) ou les conditions de commercialisation (prix, marque, distribution, origine, traçabilité, labels, etc) (Grunert *et al* 2004, Luning *et al* 2002). Nous détaillerons dans ce chapitre les principales caractéristiques intrinsèques de la viande, et en particulier les qualités nutritionnelles et sensorielles.

II.3.1. Les qualités nutritionnelles de la viande bovine

Depuis plusieurs années, les Français sont de plus en plus sensibles à la valeur nutritionnelle des aliments qu'ils consomment. La viande bovine n'échappe pas à ce phénomène. De plus, la consommation française de la viande bovine reste importante d'où la nécessité de produire une viande saine et bien appréciée par le consommateur (Salter, 2013).

Contrairement à ce que certains croient, la viande bovine est une viande très riche sur le plan nutritionnel. En effet, c'est une source privilégiée (**Tableau 3**) :

- de protéines (17 à 22% du tissu frais) bien équilibrées en acides aminés indispensables et très digestes chez l'homme (Rémond *et al* 2010) ;
- de fer, en particulier de fer héminique (3 à 4 fois supérieure par rapport à la viande de volailles et de porc) (Geay *et al* 2001), très bien assimilé ;

– de zinc et de vitamines B 3, B 6 et B12.

Elle constitue également une source majeure de sélénium¹⁴ (essentiellement trouvé dans les produits animaux et possédant des propriétés anti-oxydantes et fongicides). Elle apporte une quantité faible ou modeste car variable de lipides (Bauchart et Gandemer, 2010) riches en acides gras saturés et monoinsaturés. Elle reste une source importante d'acides gras polyinsaturés (AGPI) à chaîne longue bien équilibrée pour l'homme entre les séries n-6 et n-3, mais est déficitaire en DHA (l'acide docosahexaénoïque, 22:6 n-3).

Il est important de préciser qu'en France, la teneur en lipides dans les morceaux nobles de viande bovine est de l'ordre de 5 % ($4,8 \pm 3,11$ par rapport au poids frais) avant cuisson (revue de Bas et Sauvart, 2001). Dans les pays anglo-saxons, et surtout au Japon, les teneurs en lipides de la viande bovine sont plus élevées (8 à 11 % de lipides dans la catégorie prime aux Etats-Unis, et beaucoup plus dans le cas du bœuf de Kobé). Pour cela, des bœufs de race précoce sont engraisés en élevage intensif avec un niveau d'alimentation élevé basé sur un régime riche en céréales (système des « feedlots »). En France, ces régimes sont peu utilisés, notamment pour les bovins allaitants pour lesquels une alimentation à base de fourrages est privilégiée (plus de 80% d'herbe dans les rations des bovins de races à viande françaises d'après les travaux de Devun et Guino, 2012). De plus, contrairement aux races bovines anglo-saxonnes et japonaises, les races bovines françaises à viande sont plus maigres, car à maturité physiologique tardive. De plus, elles ont été sélectionnées sur leur potentiel de croissance musculaire aux dépens de l'engraissement des carcasses et des muscles (Hocquette, 2004).

II.3.1.1. Contribution de la viande de boucherie aux apports nutritionnels

Comme dit précédemment, les viandes contribuent significativement aux apports alimentaires en protéines, lipides dont les acides gras mono-insaturés, le fer, le zinc, les vitamines du groupe B et notamment la vitamine B12 (Salter, 2013, Volatier et Dufour, 2006).

Il a été calculé que la consommation journalière de 100 g de viande bovine couvre 20-30% des ANC (Apports Nutritionnels Conseillés) en micronutriments minéraux (fer, zinc et sélénium) et 20-40% des ANC en micronutriments vitaminiques du groupe B. De plus, la consommation journalière de 100 g de viande bovine couvre, respectivement, 5%, 20% et 8%

¹⁴ Voir <http://fr.wikipedia.org/wiki/S%C3%A9l%C3%A9nium> et le site de l'ANSES (anciennement appelée AFSSA) <http://www.anses.fr/index.htm>

des ANC en AGPI (acides gras poly-insaturés), AGMI (acides gras mono-insaturés) et AGS (acides gras saturés) (Bauchart *et al* 2008, Bauchart et Gandemer, 2010, Bourre, 2011). Enfin, la consommation journalière de 100 g de viande bovine couvre aux alentours de 40% des ANC en protéines (Bauchart et Gandemer, 2010, Rémond *et al* 2010).

En moyenne, compte tenu des consommations réelles, les viandes de boucherie contribuent quantitativement à 5% des apports énergétiques quotidiens, à 8% des apports en lipides, 16% de ceux en protéines, et 11% de ceux en fer, selon l'enquête sur les comportements et les consommations alimentaires en France du Crédoc (Hébel, 2012).

En conclusion, il est beaucoup plus difficile d'assurer la couverture des besoins nutritionnels moyens de l'homme en absence de consommation de viande ou dans le cas de faibles consommations de protéines animales, au moins pour certains éléments.

II.3.1.2. Est-il dangereux de manger de la viande ?

Une augmentation excessive (consommation > 150-200 g/j, notamment de viandes grasses) conduit à l'élévation de la quantité de certains nutriments dont la viande est riche, comme le fer, les acides gras saturés, le cholestérol. Pour ces raisons, certains décrivent les viandes rouges comme dangereuses et prometteuses de cancer du colon (Corpet, 2011). Mais, les études sont souvent contradictoires sur les relations entre consommation de viande de boucherie et certaines pathologies comme le cancer colorectal (Corpet, 2011, Ferguson, 2010). Les recommandations officielles actuelles prennent en compte ce risque : afin de réduire le risque de cancer, le rapport 2007 du World Cancer Research Fund (WCRF) recommande de limiter la consommation de viande rouge (cuite) à moins de 500 g par semaine (en moyenne pour la population), soit 70 g par jour (équivalent à 100 g de viande crue), et de surtout limiter la consommation de viandes transformées (charcuteries) (WCRF-AICR 2007). Or les enquêtes INCA et CCAF -mentionnées précédemment (INCA 2 2006-2007, Raude, 2008)- ont montré que dans leur grande majorité les consommateurs français suivent ces recommandations, puisque seuls 20% des français sont de gros consommateurs avec plus de 70 g par jour de viande rouge. Mais pour ces gros mangeurs, la viande n'est pas seule en cause des éventuels problèmes de santé (Laporte et Mainsant, 2012, Salter, 2013).

D'autres études (Laporte et Mainsant, 2012, Salter, 2013) ont aussi constaté l'effet inhibant ou protecteur de certains nutriments vis-à-vis du cancer de côlon : le calcium (Corpet, 2011) ainsi que la chlorophylle ou les fibres (Khayat, 2010)... L'équilibre alimentaire avec une variété d'aliments sans excès de l'un ou de l'autre est donc à recommander. Or cela ressemble

à un repas français typique: viande avec salade (fibres et chlorophylle) puis fromage (calcium).

II.3.2. Les qualités sensorielles de la viande bovine

Les propriétés sensorielles d'un aliment sont les caractéristiques que le consommateur peut percevoir directement grâce à ses sens. En effet, notre cerveau est capable d'évaluer et de dissocier 3 dimensions de la perception sensorielle qui sont évoquées dans la norme AFNOR XP V 09-501 d'août 99 intitulée : « Analyse sensorielle. Guide général pour l'évaluation sensorielle. Description, différenciation et mesure hédonique » (AFNOR, 1999) :

- qualitative, qui est la caractéristique de ce qui est perçu (goût salé, arôme de fraise, etc.) ;
- quantitative, qui représente l'intensité de la sensation (peu, beaucoup, intensément) ;
- hédonique, qui caractérise le plaisir global ressenti par le consommateur (j'aime, je n'aime pas).

La vue et les perceptions en bouche sont particulièrement importantes pour le produit viande. Les principales caractéristiques sensorielles sont : la couleur, la tendreté, la jutosité et la flaveur (Touraille, 1994).

II.3.2.1. La couleur

La couleur est la première caractéristique perçue par le consommateur. C'est souvent la seule dont il dispose pour choisir la viande au moment de l'achat, en particulier dans les GMS. De fait, la couleur de la viande influence les décisions d'achat plus que tout autre facteur de qualité. De plus, les consommateurs utilisent à tort ou à raison la décoloration comme un indicateur de la nature et de la détérioration éventuelle de la qualité du produit. En conséquence, près de 15% de la vente de viande bovine en détail est vendue, dans les GMS, à des prix bas (Smith *et al* 2000) voire détruite sans être ni vendue ni consommée, alors même que le produit serait souvent encore consommable au plan bactériologique. Ceci est dû à la décoloration de la surface. Ce phénomène correspond à des pertes de recettes annuelles de 1 milliard de dollars aux États-Unis (Smith *et al* 2000).

La couleur rouge de la viande, notamment chez le bovin, lui est conférée par un pigment musculaire, la myoglobine, dont le rôle est de capter l'oxygène véhiculé par l'hémoglobine sanguine et de le transporter dans le muscle (Monin, 1991). La myoglobine contient un noyau héminique qui possède un noyau de fer central permettant le dosage quantitatif du pigment.

Au sein du muscle, la myoglobine est sous forme réduite, de couleur pourpre, en raison de l'absence d'oxygène. En surface, au contact de l'air, elle se trouve sous forme oxygénée (oxymyoglobine), de couleur rouge vif, couleur appréciée lors de l'achat. Après une exposition prolongée à l'air, cette couleur est instable car le pigment s'oxyde en metmyoglobine, de couleur brunâtre, désagréable à l'œil de l'acheteur, qui finit par induire une réaction de rejet de l'acte d'achat (Touraille, 1994). Heureusement, les principales causes de variation de la couleur des viandes sont connues ; elles comprennent de nombreux facteurs d'ordre biologique ou zootechnique (Oury *et al* 2009b) et technologique (conditionnements sous atmosphères modifiées, sous-vide...) (Balev *et al* 2011), sur lesquels il est plus ou moins facile d'agir.

II.3.2.2. La flaveur

La flaveur de la viande (abusivement appelée goût en langage courant) est le résultat complexe des sensations olfactives, gustatives et trigéminales. Ces dernières représentent l'ensemble des sensations résultant d'une irritation provoquée par des stimuli chimiques dans la cavité buccale, le nez ou la gorge (Ex : le piquant du raifort, le froid de la menthe...). En effet, il y a classiquement une grande confusion autour du terme de « goût » ; qu'il est préférable d'éviter. Il est recommandé de parler de flaveur qui représente ce qui est perçu par le nez interne (arômes), la langue et les muqueuses buccales qui elles mêmes détectent les stimuli gustatifs dont les saveurs sont peu nombreuses, et les stimuli irritants (piquant, froid, chaud...). La perception de l'odeur (par voie interne ou rétronasale, une fois le produit en bouche) est produite par des composés chimiques volatils de faible poids moléculaire qui stimulent les récepteurs de l'épithélium nasal : ce sont les arômes. Le goût est généralement sollicité par des substances solubles dans l'eau et d'un poids moléculaire plus élevé que les composés volatils (Micol *et al* 2010b). Il y a 4 saveurs bien identifiées dans la culture occidentale : le salé, le sucré, l'amer, et l'acide. La viande crue a une flaveur peu prononcée. La cuisson, par son action sur les précurseurs d'arômes formés pendant la maturation, développe la flaveur caractéristique des différentes viandes. Les composés aromatiques responsables de la flaveur de la viande cuite sont issus de deux grands types de réaction induits par le chauffage : d'une part, les réactions de Maillard entre les acides aminés et les sucres et, d'autre part, la dégradation des lipides. La dégradation des lipides (composés de triglycérides et de phospholipides) conduit à une large gamme de composés aromatiques. C'est ainsi que la quantité et la nature des lipides, modulables selon le type d'animal et sa

conduite d'élevage, sont souvent en relation avec l'appréciation de la saveur des viandes (Micol *et al* 2010b).

La saveur est très différente d'un muscle à un autre (Monin, 1991) et dépend du type métabolique du muscle (revues de Hocquette *et al* 2005a, et Touraille, 1994). Enfin, il est important de préciser que le déterminisme exact de la saveur est complexe et non totalement élucidé, notamment en raison des nombreux composés impliqués.

II.3.2.3. La jutosité

La jutosité représente le caractère plus ou moins sec de la viande au cours de la consommation (Micol *et al* 2010b). On distingue la jutosité initiale, celle qui est perçue au premier coup de dent, de la jutosité soutenue. La première est surtout liée à la quantité d'eau présente et libérée lors de la mastication, la seconde est plutôt en relation avec la teneur en lipides de la viande, qui induit une plus ou moins grande salivation. Le facteur essentiel qui va jouer sur la première jutosité est la capacité de rétention d'eau du muscle. Le pH de la viande est déterminant pour la jutosité, car il impacte la structure musculaire qui possède un pouvoir de rétention d'eau variable. Une viande à pH très bas a tendance à perdre son eau (viande exsudative à l'œil) et à être sèche en bouche. Par contre, les viandes à pH élevé ont une très bonne rétention d'eau et présentent une jutosité supérieure (Touraille, 1994).

II.3.2.4. La tendreté

La tendreté peut être définie comme la facilité avec laquelle une viande se laisse trancher et mastiquer, au contraire d'une viande dure, difficile à mastiquer (Touraille, 1994). D'autres la définissent comme « une somme de sensations perçues lors de la mastication » (Evrat-Georgel, 2008).

La tendreté est un facteur important de la qualité de la viande bovine, toutes les enquêtes consommateurs le démontrent (Dransfield et Zamora, 1997, Grunert *et al* 2004). C'est la qualité sensorielle la plus déterminante pour le consommateur de viande bovine. En effet, les consommateurs sont prêts à payer plus cher pour avoir une viande de meilleure tendreté (Boleman *et al* 1997). C'est aussi l'un des critères de qualité d'origine multifactorielle le plus variable, et donc le plus difficile à maîtriser ou à prédire (Culioli, 1998, Geay *et al* 2001, Morgan *et al* 1991). Or, en regard d'un prix élevé, la qualité de la viande bovine est souvent jugée décevante et irrégulière, notamment la tendreté. Ce point représente un problème majeur de la filière bovine, confrontée à la concurrence des viandes blanches offrant un

rapport qualité/prix plus attractif pour les consommateurs. Et cela pourrait être l'une des raisons de la baisse tendancielle de la consommation de viande bovine observée en France et dans d'autres pays industrialisés au cours de ces dernières années. Dans ce contexte, l'Institut de l'Elevage, financé par Interbev et FranceAgriMer, a conduit une « enquête nationale tendreté » dont l'objectif était de donner à la filière une vision concrète et réaliste de la perception de la tendreté de la viande bovine par les consommateurs (Normand *et al* 2009). Les auteurs de l'étude ont conclu que les consommateurs étaient relativement satisfaits de la tendreté de la viande bovine qui leur était proposée en France. Cependant, il existe des degrés de satisfaction différents selon le type de produit dégusté. Il convient donc de mieux informer le consommateur du niveau de qualité, et en particulier de tendreté, qu'il peut espérer au regard des caractéristiques affichées dont le type de produit et le prix (Normand *et al* 2009). Généralement, au niveau européen, les consommateurs sont demandeurs d'un système de prédiction de la qualité fiable (Verbeke *et al* 2010). Par conséquent, les opérateurs de la filière doivent faire en sorte de fournir au consommateur un produit correspondant à ses attentes. En maîtrisant la qualité de la viande, la filière pourrait orienter les différents morceaux de la carcasse vers le bon choix (steak haché pour une qualité inférieure et un score de qualité élevé pour les morceaux les plus nobles de la carcasse).

- *Méthodes de mesure de la tendreté*

La tendreté est appréciée soit par des méthodes d'analyse sensorielle faisant appel à des jurys entraînés ou des tests consommateurs, soit par des méthodes instrumentales qui reposent sur les propriétés physiques ou rhéologiques de la viande (cisaillement, compression) (Evrat-Georgel, 2008, Guillemin *et al* 2009). Dans cette bibliographie, sauf les méthodes d'évaluation de la tendreté présentes dans la base de données BIF-Beef seront décrites.

Le test sensoriel

L'analyse sensorielle permet d'apprécier, par les sens (toucher, goût, odorat...), l'ensemble des paramètres qui détermine la tendreté. En effet, la tendreté de la viande est une variable multicritère, et donc son évaluation peut varier en fonction des paramètres mécaniques ou rhéologiques mesurés. C'est pourquoi dans de nombreuses études, le test sensoriel, faisant intervenir un jury de dégustateurs (6 à 12 dégustateurs) entraînés à juger de la qualité des viandes dont la tendreté, est préférentiellement employé (Evrat-Georgel, 2008). L'analyse sensorielle reste, en effet, la seule méthode qui permette de rendre de la tendreté telle qu'elle



Figure 17 : Type de cellule majoritairement utilisée pour l'analyse de profil de texture (Evrat-Georgel, 2008).

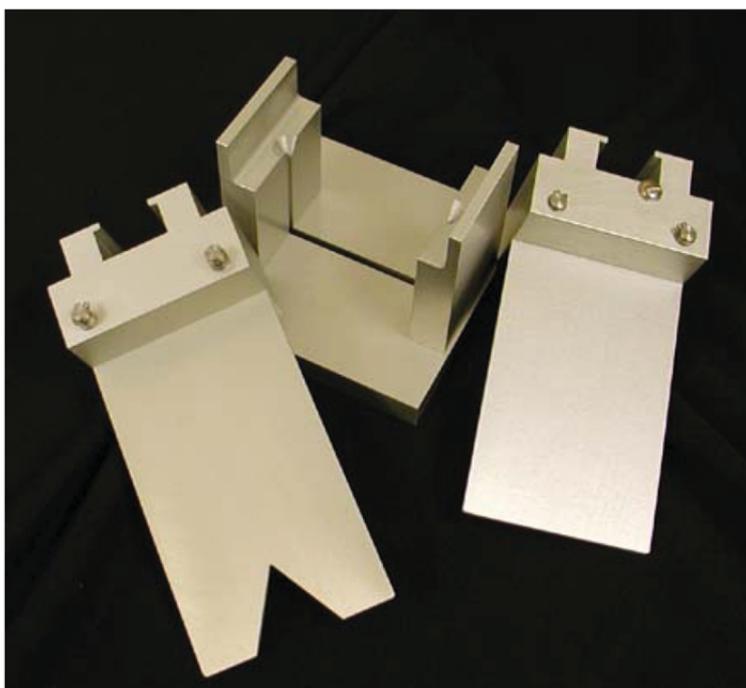


Figure 18 : Cellule de type Warner-Bratzler avec les deux lames utilisables (Evrat-Georgel, 2008).

est perçue par le consommateur. Le détail de ce test sensoriel est décrit par de nombreux auteurs (revues de Evrat-Georgel, 2008, et Guillemain *et al* 2009).

L'analyse sensorielle est la méthode la plus directe d'évaluation de la tendreté de la viande. Malgré les contraintes qu'elle implique (nombre de juges, quantité de viande à tester, coût élevé, répétabilité moyenne), elle est considérée comme la méthode de référence la plus fiable, à laquelle les méthodes instrumentales sont comparées (revue de Guillemain *et al* 2009). Toutefois, selon les protocoles utilisés ou les pays, les modes de cuisson diffèrent (four, grill ou bouilli) ainsi que les températures de cuisson : les échantillons étudiés peuvent être cuits avec une température à cœur de 55-60°C comme en France (Allais *et al* 2010, Dransfield *et al* 2003) ou à 70°C comme aux USA (Wheeler *et al* 1997) et au Royaume-Uni (Nute 2002) induisant ainsi des différences dans les résultats lorsque différents échantillons sont comparés (Micol *et al* 2010a).

Le test de compression

A l'aide d'un texturomètre (**Figure 17**), et à partir de viande crue ou cuite, la tendreté peut être évaluée par des mesures de compression longitudinale, qui correspondent à l'application d'une déformation perpendiculairement aux fibres musculaires (Lepetit et Salé, 1985) avec une limitation de la déformation libre de la viande au seul axe parallèle aux myofibrilles. L'échantillon se déforme alors librement dans le sens des fibres musculaires et la mesure de compression exprime leur résistance, qui diminue au cours de la maturation de la viande. A 20% de déformation, les fibres de collagène n'étant pas totalement « dépliées », leur résistance n'est pas mise en jeu. Plus la déformation augmente, plus le nombre de fibres conjonctives sollicitées augmente, et ce, jusqu'au taux de déformation critique où l'ensemble des fibres est en tension, donnant à la viande une élasticité maximale (Lepetit et Culioli, 1994). La mesure de la force de compression à 20% de déformation donne donc une indication sur le degré de maturation du morceau considéré, alors qu'aux fortes valeurs de déformation, elle dépend également de la teneur et de l'état du collagène (Lepetit 2004).

La force de cisaillement ou le test de Warner-Bratzler

La force de cisaillement mesure la contrainte nécessaire pour faire passer une arête tranchante (**Figure 18**) à travers un morceau de viande perpendiculairement aux fibres musculaires. Déterminée sur une viande crue maturée, elle correspond à la résistance du tissu conjonctif. Le pic obtenu lors de la mesure avec l'appareil de Salé (Lepetit et Salé, 1985) ou avec l'appareil de Warner-Bratzler (Bratzler, 1958), le plus répandu, correspond à la valeur de

la force maximale nécessaire au cisaillement de l'échantillon (Wheeler *et al* 1997). Mais, le test de Warner-Bratzler est surtout employé sur de la viande maturée cuite pour déterminer une note de dureté mécanique. La mesure de la force de cisaillement de la viande cuite permet de se rapprocher des attentes et de la perception des consommateurs.

A ce jour, l'analyse sensorielle reste pour beaucoup « la méthode de référence » pour évaluer la tendreté et à laquelle doivent se référer les autres méthodes afin de vérifier leur fiabilité. En effet, de nombreuses corrélations (Chambaz *et al* 2003, Lorenzen *et al* 2003, Rhee *et al* 2004, Shackelford *et al* 1991, Silva *et al* 1999, Wheeler *et al* 1997, Whipple *et al* 1990) ont ainsi été mises en évidence entre les résultats obtenus par les mesures mécaniques et sensorielles sur viande cuite. Les corrélations, jugées fortes (Lorenzen *et al* 2003), entre tendreté et force de cisaillement (appareil de Warner-Bratzler) sont évidemment négatives, - 0,60 en moyenne, allant de - 0,26 à - 0,95 selon les expérimentations (Guillemin *et al* 2009). Toutefois, la corrélation génétique entre force de cisaillement et tendreté est généralement plus élevée (-0,91) (Hocquette *et al* 2006, Johnston *et al* 2003, Marshall 1999). D'une manière générale, les corrélations phénotypiques sont plus faibles que les corrélations génétiques (Johnston *et al* 2003, Wheeler *et al* 2010). Par ailleurs, certains auteurs (Brouard *et al* 2001) ont observé que la force de cisaillement Warner-Bratzler peut expliquer jusqu'à 48% de la variation de la tendreté évaluée par un jury de consommateurs. Mais, ils estiment que cette variable mécanique reste insuffisante pour une gestion individuelle de la tendreté (Brouard *et al* 2001). De plus, Brouard *et al* (2001) estiment que les mesures de compression ne présentent que des relations médiocres ($-0,22 < r < 0,09$) avec la tendreté n'expliquant, au maximum, que 22% de sa variabilité.

II.4. Caractéristiques musculaires liées à la tendreté

Les progrès accomplis depuis des décennies ont clairement montré que la tendreté dépend, entre autres (revues de Guillemain *et al* 2009, Hocquette *et al* 2005a) :

- i) des caractéristiques de la trame conjonctive (collagène surtout) responsables de la dureté de base de la viande ;
- ii) des propriétés contractiles et métaboliques des fibres musculaires, des activités des protéases et de leurs inhibiteurs qui conditionnent ensemble la maturation de la viande ;
- iii) et des teneurs en lipides intramusculaires qui diluent les structures les plus dures du tissu musculaire.

En effet, de nombreux travaux ont mis en évidence des relations entre les propriétés des fibres musculaires (diamètre de section transversale des fibres et type contractile et métabolique) et la tendreté (Karlsson *et al* 1993, Koch *et al* 1995, Zamora *et al* 1996a). Toutefois, ces relations sont très variables selon le type d'étude (Picard *et al* 2010b).

Certains auteurs (Crouse *et al* 1991, Dransfield *et al* 2003, Jurie *et al* 2007, Therkildsen *et al* 2002, Zamora *et al* 1996b) indiquent que le métabolisme oxydatif favorise la tendreté de la viande bovine. Cependant, cette relation est controversée dans d'autres études et diffère d'un muscle à l'autre. Par exemple, Maltin *et al* (2003) montre que plus le muscle *Longissimus lumborum* est oxydatif, plus il est tendre, à l'inverse de ce qui est observé pour le muscle *Vastus lateralis*. L'étude de Picard *et al* (2006) montre le même type de résultats sur les muscles *Longissimus thoracis* (LT, oxydatif) et *Semitendinosus* (ST, glycolytique). Le muscle LT des vaches apparaît le plus tendre lorsqu'il est riche en lipides totaux et notamment en triglycérides, qu'il présente les propriétés les plus lentes et oxydatives et les teneurs en collagène total et insoluble les plus faibles (Picard *et al* 2007). De manière opposée, les muscles ST les plus tendres sont ceux dont les activités glycolytiques (lactate déshydrogénase, LDH) sont les plus élevées. Il n'y a d'ailleurs que cette propriété qui apparaît être significativement corrélée à la tendreté dans ce muscle.

Ceci démontre que selon le type de muscle considéré et sans doute aussi selon le type d'animal et le mode d'élevage (Hocquette *et al* 2005a), la tendreté de la viande peut être expliquée par des caractéristiques différentes. Ceci permet de comprendre les nombreuses contradictions rencontrées dans la bibliographie sur les relations entre caractéristiques biochimiques du muscle et qualité sensorielle de la viande. En effet, selon les auteurs, les

études sont conduites sur des types de muscles ou des types d'animaux différents (Guillemin *et al* 2009, Picard *et al* 2006). Ceci montre également qu'aucune caractéristique d'un muscle donné ne peut être, à elle seule, un prédicteur de la qualité sensorielle de l'ensemble des autres muscles de la carcasse.

De plus, le pourcentage d'explication de la tendreté à partir de ces caractéristiques musculaires (diamètre de section transversale des fibres et type contractile et métabolique) est plus élevé chez les vaches que chez les taurillons, avec 11% de la tendreté globale et 13% de la mesure de contrainte maximale expliqués chez les taurillons, contre 32% de variabilité de la tendreté globale et 22,5% de variabilité de la mesure de contrainte expliqués chez les vaches (Picard *et al* 2006). De plus, une étude réalisée sur 242 jeunes bovins de trois rustiques n'a permis d'expliquer que 15 à 26% de la variabilité de la tendreté sensorielle par des caractéristiques musculaires (Brouard *et al* 2001).

Par ailleurs, un effet du diamètre des fibres sur la dureté de la viande, expliquant à lui seul 12% de la tendreté de la variation de la tendreté, a été trouvé dans certaines études, en particulier celle de Renand *et al* (2001) dans le muscle LT de 106 taurillons âgés de 14 à 21 mois, mais cette relation est contestée par d'autres auteurs (Oury *et al* 2010, Seideman *et al* 1986). Les valeurs de pH *post mortem*, en particulier le pH à 3 heures *post mortem*, apparaissent bien corrélées à la tendreté, surtout chez les vaches (Dransfield *et al* 2003). Selon Marsh *et al* (1988), le pH à 3 heures pourrait être un indicateur de la tendreté, une valeur de pH voisine de 6,1 conduisant à la viande la plus tendre. En revanche, dans une étude plus récente portant sur 444 bovins (Shakelford *et al* 1994), le pH mesuré très tôt après l'abattage n'apparaît pas bien corrélé avec la tendreté. Les résultats de Dransfield *et al* (2003) montrent que les échantillons les plus tendres ont eu une chute lente de pH, ce qui confirme l'importance de ce facteur.

Ainsi, il apparaît clairement que la tendreté de la viande est très difficile à expliquer et donc à maîtriser, en raison de son origine multifactorielle non totalement expliquée jusqu'à présent.

Il en est de même pour la flaveur, qui dépend principalement mais dans des proportions variables de la quantité et des caractéristiques des lipides intramusculaires (Guillemin *et al* 2009, Hocquette *et al* 2005a, Hocquette *et al* 2011b, Picard *et al* 2010b).

Toutefois, même si les proportions de variance expliquée restent faibles à modérées, connaître les caractéristiques musculaires qui contribuent au déterminisme de la qualité de la viande revêt une importance particulière pour certains objectifs notamment la sélection

génétique. En effet, il n'existe pas au jour d'aujourd'hui de méthode de sélection génétique permettant d'améliorer la tendreté de la viande. Une approche est d'identifier des marqueurs génétiques afin de développer une sélection assistée par marqueurs ou des méthodes de sélection génomique (revue de Hocquette *et al* 2008). Une autre approche est de sélectionner en faveur de caractéristiques musculaires faciles à mesurer en routine et prédictive de la tendreté comme par exemple les caractéristiques du tissu conjonctif, des lipides et des fibres musculaires. Une approche complémentaire serait de sélectionner sur la base de biomarqueurs prédictifs de ces caractéristiques musculaires importantes pour la tendreté comme expliqué dans le chapitre suivant.

II.5. Biomarqueurs de la tendreté

Comme il a été clairement détaillé dans des chapitres précédents de cette introduction bibliographique, de nombreuses recherches conduites durant ces dernières années ont bien montré que la variabilité de la tendreté est la conséquence de facteurs propres à l'animal (race, sexe, âge) et à ses conditions de production (Hocquette *et al* 2005b, Oury *et al* 2007), mais aussi propres aux conditions d'abattage, de maturation et de cuisson de la viande (Culioli *et al* 2003). La filière bovine est à la recherche d'indicateurs biologiques ou moléculaires permettant d'identifier les animaux susceptibles de produire une viande de qualité, en particulier tendre, afin de les orienter vers les systèmes de production les plus appropriés afin que les animaux puissent pleinement exprimer leur potentiel.

Plusieurs revues de synthèse (Guillemin *et al* 2009, Picard *et al* 2010b), ont résumé les connaissances actuelles sur les marqueurs biologiques de la qualité sensorielle et plus particulièrement la tendreté de la viande bovine.

En effet, il est important de savoir que depuis quelques années, les techniques de génomique ont été exploitées, notamment en France, à l'INRA, et dans d'autres pays (Australie, États-Unis, etc.), afin de rechercher sans a priori des marqueurs biologiques de la qualité sensorielle, principalement de la tendreté (Hocquette *et al* 2007a). Le séquençage du génome bovin est également source de nouvelles informations et de nouveaux outils moléculaires susceptibles d'accélérer les recherches en génomique¹⁵ bovine (Hocquette *et al* 2007c). Plus particulièrement, les approches de génomique fonctionnelle ont permis d'établir une liste de candidats potentiels marqueurs de la tendreté de la viande bovine qui sont impliqués principalement dans plusieurs grandes fonctions biologiques, notamment dans les propriétés contractiles et métaboliques des fibres musculaires, le métabolisme des lipides, la structure du muscle, le métabolisme du calcium et le stress cellulaire (famille des *heat shock protein*, HSP) (Guillemin *et al* 2009, Picard *et al* 2010a, Picard *et al* 2010b).

De façon générale, l'ensemble des résultats obtenus dans plusieurs études en comparant deux lots extrêmes de tendreté (élevée ou faible) montre, pour le muscle *Longissimus thoracis* que des protéines représentatives du type rapide glycolytique [phosphoglucomutase, β -enolase] sont plus abondantes dans les viandes les plus dures (Bouley *et al* 2005, Hocquette *et al* 2007c). Au contraire, les protéines caractéristiques du type lent oxydatif [α -enolase, une

¹⁵ Cf. l'ouvrage « La révolution génomique animale » coordonné par l'Institut de l'Élevage et l'INRA, Éd. France Agricole, 2011.

isoforme de troponine T lente et des isoformes lentes de chaînes légères de myosine ; la créatine kinase M] sont plus abondantes dans les viandes les plus tendres (Bouley *et al* 2005).

Par ailleurs, plusieurs protéines impliquées dans le métabolisme du calcium ont été identifiées comme marqueurs positifs de la tendreté. A titre d'illustration, la parvalbumine est fortement augmentée dans le lot de tendreté supérieure dans des races à viandes (Charolaise et Limousine) (Bouley *et al* 2004). Cette protéine a une forte affinité pour les ions calcium. Elle participe, particulièrement dans les fibres rapides, au cycle du calcium entre le cytoplasme et le réticulum sarcoplasmique (Berchtold *et al* 2000).

Enfin, il est important de mentionner les *heat shock proteins* (HSP), appelées aussi les protéines de choc ou de stress thermique (HSP). Dans le cadre du programme de recherche MUGENE, visant à identifier des marqueurs biologiques des qualités sensorielles au moyen de la génomique fonctionnelle, l'un des résultats majeurs était la mise en évidence, pour la première fois, d'une relation négative entre l'expression du gène *DNAJ1* codant pour la HSP40 (protéine chaperonne appartenant à la familles des HSP), et la tendreté de la viande bovine. Il s'agit d'un marqueur de dureté de la viande. Le niveau d'expression de ce gène explique jusqu'à 63% de la variabilité de la tendreté avec la population d'animaux étudiés. La protéine HSP40 intervient dans l'entrée des protéines dans la mitochondrie et inhibe le mécanisme d'apoptose en interaction avec une autre protéine chaperonne (HSP70). Cette activité anti-apoptotique pourrait ralentir le processus de mort cellulaire durant les premières phases de la maturation, en accord avec la théorie proposée par Ouali *et al* (2006). Ce gène constitue donc un bon candidat pour être un marqueur négatif de tendreté. Ce résultat a donné lieu à un dépôt de brevet (Bernard 2007, Bernard *et al* 2007). D'autres protéines, notamment la HSP27 et l' α -crystalline appartenant également à la même famille des HSP, ont été identifiées comme marqueurs de tendreté dans plusieurs programmes (Morzel *et al* 2008). Toutefois, même si les HSP interviennent dans la prédiction de la qualité de la viande, leur contribution à la variabilité de la tendreté dépend des caractéristiques des groupes de bovins étudiés (Hocquette *et al* 2012a).

En guise de conclusion, avec cette brève description de certains marqueurs biologiques de la tendreté de la viande bovine, il apparaît que de nombreux progrès ont été accomplis récemment dans la compréhension des processus biologiques impliqués dans la détermination de la qualité de la viande.

II.6. Impacts des facteurs d'élevage sur la tendreté

Ce chapitre a pour objectif de décrire l'influence des principaux facteurs d'élevage sur la tendreté de la viande bovine.

II.6.1. Effet des caractéristiques propres à l'animal

II.6.1.1. Effet de l'âge

Il est connu depuis quelques décennies que la tendreté de la viande bovine évolue peu dans le jeune âge de l'animal et a tendance à diminuer lorsque les animaux atteignent le stade adulte (Micol *et al* 2010b, Oury *et al* 2007). Dans nos conditions de production, entre les âges de 12 à 24 mois chez le mâle entier ou castré, la plupart des essais répertoriés récemment ne mettent pas en évidence d'augmentation de la dureté de la viande appréciée par l'analyse sensorielle ou par la force de cisaillement (Oury *et al* 2007). Cependant, au sein du même essai, entre 15 et 19 mois, on note une augmentation de la dureté (+ 20%) chez le mâle entier lourd (Dransfield *et al* 2003, Renand *et al* 1997). Au-delà de l'âge de 2 ans, la tendreté peut se dégrader, en particulier chez des mâles entiers (33 mois) ou chez des bœufs (33 *versus* 24 mois) (Touraille 1982). Chez les femelles, entre 12 et 35 mois, la tendreté n'est pas altérée par l'augmentation de l'âge. Ceci semble être accrédité par des teneurs en collagène total et soluble voisines dans les viandes de génisses dans ces tranches d'âge. Chez les vaches de réforme, les résultats d'analyse sensorielle ne montrent pas d'effet significatif de l'âge de 4, 7 ou 9 ans sur les notes de tendreté obtenues à partir de races à viande (Jurie *et al* 2002).

II.6.1.2. Effet de la race

Les comparaisons entre races sur la tendreté de la viande sont délicates à interpréter (Micol *et al* 2010b). En effet, chaque génotype a son potentiel de développement musculaire et sa maturité physiologique qui lui sont propres, ce qui amène à comparer des animaux à des stades physiologiques différents. De l'ensemble des études disponibles (revue de Oury *et al* 2007), il ressort que pour les qualités de la viande, les différences entre races ne sont généralement pas significatives compte tenu de la forte variabilité observée intra-race entre animaux (Dransfield *et al* 2003). Les seules différences qui sont nettes concernent la moindre tendreté de la viande d'animaux avec du sang zébu (*Bos indicus*) (Highfill *et al* 2012). A contrario, le gène culard induit une moindre quantité et une modification du réseau conjonctif

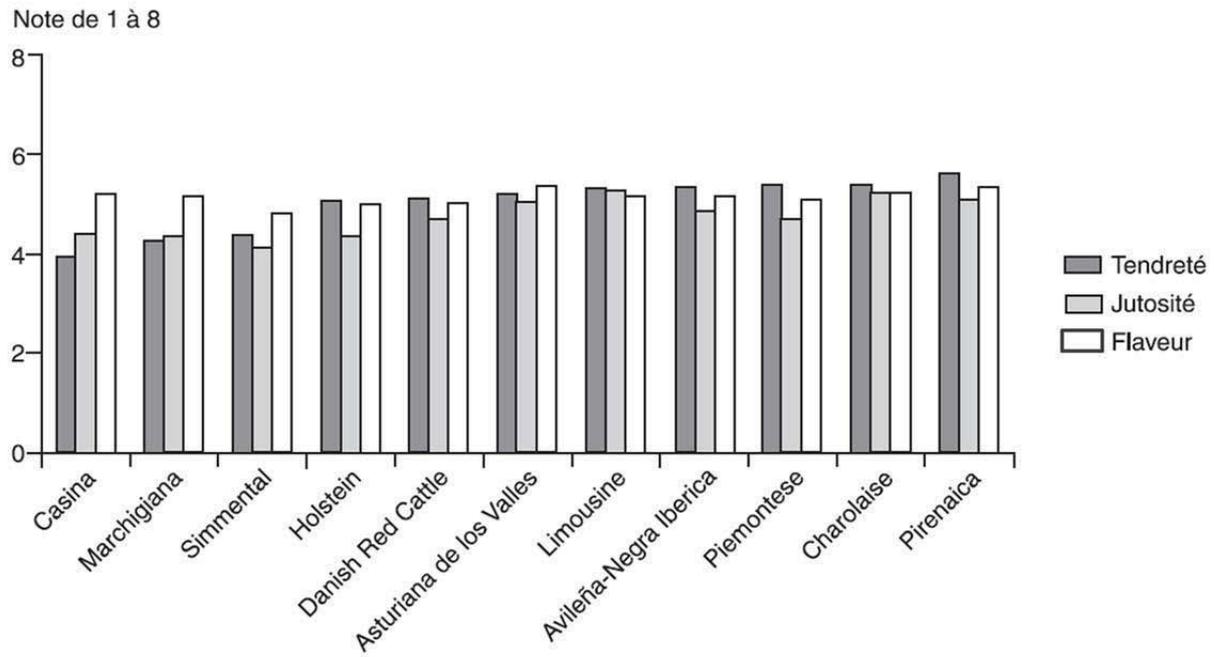


Figure 19 : Appréciations des qualités sensorielles du muscle *Longissimus thoracis* issu de onze races bovines européennes (Olleta *et al* 2006).

favorisant la tendreté ainsi qu'une orientation vers le métabolisme glycolytique des fibres musculaires, qui conduisent à une maturation plus rapide favorisant ainsi de nouveau la tendreté (Hocquette *et al* 2005b).

Globalement, les races à viande semblent présenter des qualités sensorielles équivalentes à celles des races laitières malgré quelques différences mineures (Olleta *et al* 2006). Ceci est illustré dans la **Figure 19** qui présente les appréciations des qualités sensorielles de la viande issue de onze races bovines européennes (projet Gemqual, Genetics of Meat Quality) (Olleta *et al* 2006).

II.6.1.3. Effet du statut physiologique

Pour des animaux de même âge et de même race, le sexe du bovin (mâle entier, mâle castré ou femelle) conduit à des différences de qualités organoleptiques. La tendreté des femelles et des mâles castrés est toujours supérieure à celle des mâles entiers (Hanzelková *et al* 2011). Ces différences sont toujours importantes et significatives pour différents muscles (Touraille, 1982). Ce résultat a pu être expliqué par des teneurs en lipides intramusculaires plus élevées et par des teneurs en collagène total significativement inférieures pour les muscles de femelle comparativement aux mâles (Hocquette *et al* 2005b, Oury *et al* 2007).

II.6.2. Effet de la conduite de l'animal

La conduite d'un animal donné (conduite alimentaire principalement, modulation de sa courbe de croissance et stress à l'abattage) influe plus ou moins fortement sur les différentes qualités sensorielles de sa viande. Ces effets s'expliquent par la nature et la quantité des nutriments ingérés qui peuvent modifier les caractéristiques et la composition du muscle (Micol *et al* 2010b, Oury *et al* 2007).

II.6.2.1. Effet du niveau alimentaire

Certains auteurs ont montré que la réduction du niveau alimentaire avant l'abattage détériore les qualités sensorielles de la viande, en particulier la tendreté en raison de la mise en œuvre de différents mécanismes. La réduction du niveau alimentaire s'accompagne chez le ruminant d'une réduction de la proportion de fibres glycolytiques, à vitesse de maturation rapide (Picard *et al* 1995). De plus, la proportion de tissu conjonctif peut s'accroître et la solubilité du collagène diminuer (Fishell *et al* 1985). En outre, il est connu que la réduction du niveau alimentaire s'accompagne d'une réduction de l'adiposité de la carcasse et du dépôt

lipidique du muscle, qui peut entrer en interaction avec la contracture au froid *post mortem* et le processus de maturation de la viande conduisant potentiellement à une détérioration de la tendreté. La réduction du taux de lipides intramusculaires réduit la tendreté, bien que cette teneur en lipides n'intervienne que pour 3% à 10% dans les différences de tendreté entre échantillons (Dransfield *et al* 2003).

II.6.2.2. Effet de la croissance compensatrice

La réalimentation des ruminants après une période de restriction entraîne une reprise de la croissance à un niveau supérieur à celui atteint si les animaux n'avaient pas été restreints (Hoch *et al* 2003). Cette croissance, dite compensatrice, peut se traduire par une amélioration chez les ruminants de la tendreté de la viande (Geay *et al* 2001). Cette amélioration s'explique en partie par une augmentation de la synthèse en collagène jeune, de solubilité plus élevée ou de nature différente (Listrat *et al* 1998). L'accroissement de la tendreté pourrait également être relié à l'augmentation de la proportion de fibres musculaires glycolytiques, à maturation plus rapide, aux dépens de la proportion de fibres lentes (Picard *et al* 1995). Enfin, cet accroissement de tendreté pourrait être relié à l'augmentation de la teneur en lipides intramusculaires, importante selon l'âge physiologique de l'animal au moment de sa réalimentation et de sa finition (Micol *et al* 2010b).

II.6.2.3. Effet de la nature et de la composition de la ration

Les variations de composition de la ration entraînent des modifications des processus digestifs qui régulent la nature et les proportions des nutriments absorbés par le ruminant. Elles sont donc susceptibles de modifier les qualités sensorielles de la viande. De nombreux essais ont évalué l'effet de la nature des aliments distribués aux animaux en finition sur la tendreté de la viande à niveau d'apport alimentaire identique ou différent. Les résultats sont ainsi souvent liés à l'effet combiné de la nature des aliments et du niveau alimentaire pratiqué (Oury *et al* 2007). À même niveau alimentaire, il ne semble pas ressortir de différences nettes de tendreté de la viande entre la nature des aliments, fourrages secs ou humides, régimes mixtes avec des céréales (Oury *et al* 2007). Des travaux complémentaires sont donc nécessaires pour mieux cerner l'effet strict de la nature et de la composition de la ration sur la tendreté de la viande (Geay *et al* 2001).

Toutefois, il convient ici d'indiquer une spécificité de l'élevage français. En effet, tous systèmes d'élevage confondus, la ration moyenne des bovins français est composée aux 2/3

d'herbe (offerte en vert ou conservée) et de 20 % d'ensilage de maïs, ces 2 fourrages étant produits sur l'exploitation. Plus spécifiquement, il y a plus de 80% d'herbe dans les rations des bovins de races à viande françaises d'après les travaux de Devun et Guino (2012). Les céréales et protéines végétales distribuées pour compléter les fourrages (comptant pour 12 % de la ration) sont produites pour 30 % sur l'exploitation, le reste provenant pour la plus grande part de l'agriculture française. Seul le tourteau de soja est importé. Ces systèmes de production sont donc très différents de ceux rencontrés dans les pays anglo-saxons et contribuent à l'image naturelle de la viande bovine produite en France.

II.6.2.4. Effet du stress à l'abattage

Chez les bovins, il est bien établi que certaines conditions d'abattage, telles que le mélange d'animaux ou le transport de longue durée, augmentent le risque de production de viandes à pH ultime élevé (Terlouw et Rybarczyk, 2008). Des résultats récents indiquent que le stress avant l'abattage pourrait également influencer la tendreté de la viande (Terlouw *et al* 2012). Ces résultats suggèrent que, lorsqu'elles sont abattues en conditions de stress, les vaches plus réactives à l'Homme et à l'éloignement des congénères sont également plus stressées pendant l'abattage et présentent un risque supérieur de détérioration de la tendreté de la viande. Les réactions de stress à l'abattage chez le bovin sont en partie prévisibles en fonction de leur réactivité à d'autres situations de stress, ces réactions pouvant influencer l'évolution *post-mortem* du pH. A l'heure actuelle, les liens entre l'évolution du pH et la tendreté pourtant largement étudiés ne sont pas complètement compris, potentiellement parce que les mécanismes sous-jacents varient en fonction de l'état physiologique de l'animal. Une meilleure compréhension des effets du stress à l'abattage sur ces mécanismes permettra une meilleure maîtrise de la tendreté de la viande de bœuf (Terlouw *et al* 2012).

En guise de conclusion, la tendreté de la viande, et principalement celle des ruminants, est le fruit de mécanismes biologiques complexes dont certains de nature physico-chimique et métabolique qui interviennent dans l'élaboration de ce critère de qualité. Les caractéristiques du muscle et leurs implications dans le déterminisme de la tendreté dépendent du sexe, de l'âge et du type racial des animaux. L'augmentation de l'âge semble être défavorable à la tendreté de la viande. Les femelles fournissent généralement des viandes plus tendres que celles et des mâles entiers. Les conduites d'élevage jouent également un rôle, principalement par le niveau des apports alimentaires, mais aussi par la nature des apports alimentaires. Une

restriction alimentaire est défavorable à la tendreté de la viande. Un niveau alimentaire élevé avant l'abattage favorise la tendreté de la viande. L'effet favorable de l'élévation du niveau alimentaire est d'autant plus sensible que l'animal réalise une croissance compensatrice après une période de sous-alimentation.

Mon sujet de thèse, ayant pour but d'améliorer la prédiction de la qualité de la viande bovine, s'appuie sur des approches de méta-analyses que je décrirai dans chapitre suivant.

III. Approche de modélisation et de méta-analyse de la qualité de la viande bovine

La prédiction de la qualité de la viande bovine proposée au consommateur a fait l'objet de différents travaux de par le monde. En effet, depuis de nombreuses années, comme décrit précédemment, les chercheurs ont réalisé de nombreuses expériences afin de préciser l'effet de différents facteurs sur les caractéristiques du muscle et la qualité de la viande bovine (Hocquette *et al* 2005a). Cependant, d'après Verbeke *et al* (2010), il y a une réelle demande de la part des consommateurs européens pour mettre en place un système de modélisation pour prédire de façon fiable la qualité de la viande bovine.

Par ailleurs, aujourd'hui, les chercheurs recherchent une information possédant un caractère prédictif plus marqué et avec une meilleure précision. De plus, ce type d'information doit être facilement intégrable dans des logiciels d'aide à la prévision, à la recommandation et à la décision. Les méta-analyses sont particulièrement adaptées à ce type de travail (Sauvant *et al* 2005).

III.1. Rappels sur quelques procédures statistiques

La statistique permet de décrire, de synthétiser, de prédire et de modéliser des phénomènes à partir de données recueillies sur des variables. D'où l'importance de rappeler, avant de définir et décrire les différents types de méta-analyses, quelques notions au sujet des différentes procédures statistiques utilisées lors de mon travail de thèse. Ces approches sont : l'analyse de la variance (ANOVA), l'analyse par classes ou « clustering » (segmentation ou typologie) et les régressions (simple et multiple).

III.1.1. Analyse de la variance (ANOVA)

L'analyse de la variance ou ANOVA (pour **A**nalysis **O**f **V**ariance) à un ou plusieurs facteurs permet d'étudier l'influence de ce ou ces facteurs sur une réponse quantitative continue (contrairement à une variable discrète qui ne peut revêtir qu'un nombre défini de valeurs réelles). On parle d'analyse à un facteur lorsque l'analyse porte sur un modèle décrit par un facteur de variabilité, d'analyse à deux facteurs ou d'analyse multifactorielle quand le modèle comporte deux ou plusieurs facteurs de variabilité. On cherche donc à savoir si le fait de faire varier les niveaux des facteurs (ex : âges, sexes, races...) est susceptible d'entraîner une modification de la moyenne de la réponse (ex : notes de tendreté). On peut par ailleurs

étudier la présence ou non d'interactions significatives entre ces différents facteurs (Bruckner et Slanger, 1986).

III.1.2. Le clustering

Le clustering ou l'analyse en classes (clusters) appelée également segmentation ou partitionnement ou typologie, est une technique de classification non hiérarchique. En premier lieu, on choisit un nombre (n) de classes à obtenir. C'est pourquoi, cette technique est souvent précédée d'une ACP (Analyse en Composante Principale, pour les variables quantitatives) (Destefanis *et al* 2000, Jerez-Timaure *et al* 2013) qui permet de visualiser la structure d'une population afin de choisir le nombre de classes le plus pertinent. De plus, il est nécessaire d'éliminer les valeurs aberrantes appelées également « outliers » avant de commencer l'analyse sinon les résultats risquent d'être biaisés. La classification s'effectue ensuite selon un processus itératif (Jurie *et al* 2007). Tout d'abord, le logiciel mesure la distance de chaque observation avec les k points initialement choisis afin de les affecter à une des k classes, en fonction de sa proximité avec chacune de ces classes. Les barycentres (centres de gravité) de chaque classe sont calculés, puis le logiciel mesure à nouveau les distances de chaque observation mais cette fois par rapport à ces barycentres. Certains points changent donc de classe. Ce processus itératif s'arrête quand les différentes observations ne changent plus de classes.

III.1.3. Régressions : simple et multiple

Si on considère une variable Y et un certain nombre de variables X (X_1, X_2, \dots, X_n), la technique de la régression consiste à trouver le modèle mathématique $Y = f(X_1, X_2, \dots, X_n)$ définissant au mieux la relation entre la variable simple dépendante (Y) expliquée et les variables indépendantes (X_1, X_2, \dots, X_n) explicatives (Jerez-Timaure *et al* 2013).

Le modèle issu de la régression peut être linéaire ($Y = aX_1 + bX_2 + cX_3 + \dots + e$), ou encore polynomial ($Y = aX_1^2 + bX_1 + cX_2^2 + dX_2 + \dots + e$) où e représente l'erreur résiduelle. L'intérêt de la régression est de trouver le modèle le plus pertinent de façon à pouvoir effectuer ultérieurement des prédictions de la valeur Y en fonction des valeurs de X .

De même, l'intérêt est de pouvoir offrir une vision condensée de l'information contenue dans les données. Les n coefficients (a, b, c, d, \dots, n) suffisent à synthétiser l'information.

Si on considère par exemple un modèle linéaire, une modélisation de type $Y = ax + b$ est appelée régression linéaire simple et une modélisation de type $Y = ax_1 + bx_2 + \dots + cx_i + \dots + e$ est appelée régression linéaire multiple.

Une modélisation de type $Y = ax_1^2 + bx_1 + cx_2^2 + dx_2 + \dots + e$ est appelée régression polynomiale multiple.

Pour résumer, la régression linéaire est une analyse statistique qui décrit les variations d'une variable à expliquer par les variations d'une ou plusieurs variables explicatives (Renand *et al* 2001). La régression linéaire multiple est une généralisation, à p variables explicatives, de la régression linéaire simple. Son principe est basé sur l'estimation des moindres carrés : la somme des distances au carré de chaque point à la droite de régression doit être minimum.

III.2. Qu'est-ce qu'une méta-analyse ?

Avant de définir la méta-analyse, il est important de rappeler que la méta-analyse se distingue de la modélisation qui est la conception d'un modèle, un modèle étant la représentation d'un objet (par exemple d'un phénomène biologique). La méta-analyse et la modélisation sont deux notions différentes car on peut établir un modèle sans forcément passer par une approche de méta-analyse (Sauvant *et al* 2005). En effet, « une méta-analyse consiste à réaliser des études statistiques d'ensemble de données, à partir de résultats publiés ou non, afin d'améliorer et de quantifier la connaissance sur un sujet » (Sauvant *et al* 2005). La méta-analyse est donc une démarche consistant à rassembler les résultats de plusieurs essais conduits séparément sur un problème donné. Elle est justifiée par la disponibilité de données de qualité, provenant de différentes sources et dont les résultats ne concordent pas. « Après vérification de la similitude des essais, il s'agit de réunir leurs résultats d'ensemble et de détail, en obtenant des responsables des études des informations individualisées et éventuellement mises à jour, pour les associer autant que possible et en tirer une conclusion globale dotée d'une signification statistique plus grande. Ainsi, on obtient des informations qu'aucune des études prises isolément ne pourrait fournir » (Salmi, 2011).

Dans le domaine des études cliniques, des auteurs (Cucherat *et al* 1997) définissent la méta-analyse comme étant « une démarche, plus qu'une simple technique, qui a pour but de combiner les résultats de plusieurs essais thérapeutiques, pour en faire une synthèse reproductible et quantifiée. Cette synthèse produit un gain de puissance statistique dans la recherche de l'effet d'un traitement, une précision optimale dans l'estimation de la taille de l'effet et permet en cas de résultats apparemment discordants d'obtenir une vue globale de la situation ».

Ainsi, la méta-analyse permet en particulier de réaliser une estimation des effets de différents facteurs qui est générale, c'est-à-dire indépendante de l'effet de l'expérimentation considérée.

Trois types de méta-analyses sont distingués (Cucherat *et al* 1997), en fonction des données utilisées:

1. La méta-analyse des données résumées de la littérature, donc uniquement des essais publiés (ce qui expose au biais de publication) [ex. la base Flora qui concerne les flux de nutriments, INRA, Theix] (Vernet et Ortigues-Marty, 2006).

2. La méta-analyse exhaustive sur données résumées se basant sur les études publiées et sur les travaux non publiés.
3. La méta-analyse sur données individuelles se basant sur les données de tous les individus inclus dans les essais pris en considération dans la méta-analyse [ex. la base BIF-Beef utilisée pour ce travail de thèse] (Meurice *et al* 2008). Ces données sont en général contenues dans les fichiers d'analyse des essais. Ce type de méta-analyse sera considérée comme la méthode de référence (Oxman *et al* 1995) pour différentes raisons notamment l'absence de biais de publication et l'accès aux données de chaque individu.

Plusieurs approches peuvent être employées suivant la nature des données et des paramètres. Si les données sont considérées comme des groupes de résultats issus de populations différentes et indépendantes, on utilisera une méthode d'analyse fixe. A l'inverse, si les données sont considérées comme des échantillons aléatoires d'une même population, on utilisera une méthode d'analyse mixte (Liais, 2006).

Le modèle fixe est utilisé quand on analyse les données d'une expérience. Il permet de dégager les effets des facteurs de variation sur les variables d'intérêt (Liais, 2006).

Quant au **modèle mixte**, il permet de prendre en compte les variations dues à un facteur tel que l'expérience dont on ne maîtrise pas l'effet. Il permet ainsi de tenir compte des conditions expérimentales différentes. On peut utiliser plusieurs expérimentations dans le même modèle et ainsi déterminer une évolution générale indépendante de l'effet de l'expérimentation (Liais, 2006).

III.3. Exemples d'approche par modélisation appliquée à la qualité de la viande bovine

Plusieurs pays (USA, Norvège, Australie) ont initié des travaux de modélisation de la qualité de la viande bovine en utilisant des bases de données conséquentes (revue de Polkinghorne et Thompson, 2010).

III.3.1. Le « muscle profiling »

Depuis les années 1950, de nombreux travaux de recherche sur différents muscles bovins ont été réalisés. Afin d'augmenter la consommation de la viande, les professionnels de la viande bovine aux USA ont essayé de mieux étudier et caractériser la carcasse et les muscles bovins. En effet, les chercheurs, de l'université de Nebraska et de l'université de Floride en collaboration avec l'association nationale de la viande bovine Cattlemen à Centennia, ont construit une base de données contenant différentes caractéristiques de muscles issus du rond et du paleron. Cette base, qui inclut 142 carcasses et plus de 500 muscles, a été mise en place afin de valoriser les morceaux de viande bovine sous-consommés (Von Seggern *et al* 2005).

Le site internet « **BOVINE MYOLOGY** » (<http://bovine.unl.edu/>) indique les résultats de nombreuses mesures concernant plusieurs variables décrivant les caractéristiques du muscle bovin précédemment mentionnées (concernant par exemple le tissu conjonctif, les fibres et les lipides intramusculaires). De plus, ce site permet d'avoir des graphiques illustrant des comparaisons entre les différents muscles étudiés (Von Seggern *et al* 2005).

Poursuivant cette voie, des chercheurs norvégiens, partenaires du programme européen ProSafeBeef, ont également essayé d'évaluer la qualité sensorielle de la viande bovine par une approche de modélisation. En effet, en regroupant des résultats provenant de plusieurs expériences, ils ont comparé plusieurs muscles bovins issus de différentes races et sexes afin de déterminer les facteurs les plus discriminants de la qualité sensorielle de la viande bovine (Narum *et al* 2012, Rødbotten *et al* 2010).

III.3.2. Le Meat Standards Australia (MSA)

Le programme MSA « *Meat Standards Australia* » (MSA) est un système construit en Australie pour mieux prédire la qualité de la viande bovine offerte aux consommateurs. Il est basé sur des milliers d'évaluations sensorielles de consommateurs (entre 1996 et fin 2011, 647 080 bouchées de viande dégustées ont été testés, auprès de 78 040 consommateurs australiens et de 14 400 consommateurs d'autres pays). Il permet à la viande d'être commercialisée selon son réel niveau de qualité de bouche.

Le système MSA a été étudié par l'Irlande et la France dans le cadre du projet européen ProSafeBeef (2007-2011), auquel les partenaires français (INRA, UNCEIA...) ont participé. L'Europe et notamment la France s'interrogeaient sur ses atouts, ses limites et son adéquation avec les préoccupations et particularités de leurs filières bovines. Dans ce contexte, l'Institut de l'Élevage et l'INRA de Theix ont été mandatés par Interbev et l'Office de l'Élevage pour expertiser ce système aux plans scientifique et professionnel.

III.3.2.1. Description du système MSA

Développé depuis 1996, **le système MSA est un système de garantie de la qualité sensorielle de la viande bovine, destiné aux consommateurs.** Il permet de commercialiser la viande selon son niveau réel de qualité en bouche. Ce système forme un tout complet, cohérent et scientifiquement étayé. Il est basé sur le développement et l'exploitation d'une vaste base de données, comprenant les résultats de dégustations consommateurs d'une quarantaine de muscles de la carcasse cuisinés de différentes manières, ainsi que des informations sur les animaux correspondants. Des traitements statistiques permettent d'identifier et de hiérarchiser les principaux facteurs expliquant le degré de satisfaction des consommateurs, puis d'élaborer un modèle de prédiction de cette satisfaction. Le modèle fournit le niveau de qualité de chaque combinaison **muscle × mode de cuisson**, à partir des caractéristiques pré- et post-abattage enregistrées à l'abattoir pour l'animal considéré, et de la durée de maturation pratiquée par la suite (Thompson et Polkinghorne, 2008, Watson *et al* 2008).

III.3.2.2. Points forts identifiés

Les personnalités interrogées en France (chercheurs et industriels) reconnaissent nombre de qualités au système MSA. Il est ainsi qualifié de pertinent dans sa problématique, finalisé et sérieux, original dans sa conception, innovant au regard de la segmentation de marché qu'il

propose, sans « a priori » concernant les moyens de maîtrise de la qualité qu'il retient, crédible auprès des autorités et des consommateurs, souple, facilement accessible et ouvert car potentiellement évolutif (Moëvi *et al* 2008a, Moëvi *et al* 2008b).

III.3.2.3. Points faibles identifiés

Le système MSA possède certes quelques points faibles, notamment quant à son développement réel en Australie, ou à son adaptabilité à un contexte de filière plus complexe que celui de l'Australie, à l'instar du contexte français. De nombreux freins, notamment d'ordre politique tels que l'existence préalable de signes officiels de qualité, existent effectivement à une éventuelle utilisation, même partielle, d'un système « façon MSA » en France (Moëvi *et al* 2008a, Moëvi *et al* 2008b).

Comme il est mentionné dans l'introduction, mon travail de thèse s'appuie sur la base de données « Biologie Intégrative et Fonctionnelle de la Viande Bovine » (BIF-Beef) préalablement mise en place à l'Unité Mixte de Recherches sur les Herbivores (UMRH) et complétée par d'autres données issues de différents programmes de recherche notamment le programme français Qualvigène.

Le volet 1 de ce travail a pour objectif de valoriser la base BIF-Beef sous forme d'une publication visant à la présenter à la communauté scientifique internationale (en termes de nature et volumes des données).

Volet 1

Description de la base de données BIF-Beef (Nature et volume des données).

Volet 1 : Description de la base de données BIF-Beef

(Nature et volume des données).

I. Introduction

La base de données BIF-Beef (Biologie Intégrative et Fonctionnelle de la viande bovine) regroupe des mesures allant de l'animal, la carcasse, le muscle et la viande issues de plusieurs programmes de recherches. Actuellement, cet entrepôt de données, rassemble 330 351 données qui renseignent 621 variables issues de 43 expérimentations. Elles proviennent d'animaux âgés de 1 mois à 10 ans, qui sont des mâles entiers, des mâles castrés et des femelles de 20 races bovines différentes.

A partir de cette base volumineuse tant par le nombre que la nature des mesures, certains jeux spécifiques de variables liées à l'animal et la carcasse (poids et notes de gras), à la biochimie (taux de lipides intramusculaires, collagène total et insoluble, surface moyenne et propriétés contractiles et métaboliques des fibres musculaires) et aux propriétés mécaniques et sensorielles de différents muscles bovins, ont été extraits, analysés et interprétés.

Cette première partie de thèse a pour objectif de décrire les potentialités (nature et volume des données) de cette base BIF-Beef.

PAPER

A data warehouse of muscle characteristics and beef quality in France and a demonstration of potential applications

Sghaier Chriki,^{1,2,3} Brigitte Picard,^{1,2}
Yannick Faulconnier,^{1,2} Didier Micol,^{1,2}
Jean-Paul Brun,^{1,2} Matthieu Reichstadt,^{1,2}
Catherine Jurie,^{1,2} Denys Durand,^{1,2}
Gilles Renand,^{4,5} Laurent Journaux,³
Jean-François Hocquette^{1,2}

¹Unité Mixte de Recherches sur les Herbivores, Institut National de la Recherche Agronomique, Saint Genès Champanelle, France

²Unité Mixte de Recherches sur les Herbivores, VetAgro Sup, Saint Genès Champanelle, France

³Union Nationale des coopératives d'élevage et d'insémination animale, Paris, France

⁴Unité Mixte de Recherches Génétique Animale et Biologie Intégrative, Institut National de la Recherche Agronomique, Jouy-en-Josas, France

⁵Institut des sciences et industries du vivant et de l'environnement, Unité Mixte de Recherches Génétique Animale et Biologie Intégrative, Jouy-en-Josas, France

Abstract

The BIF-Beef (Beef Integrated and Functional Biology) database contains animal, carcass, muscle and meat data (331,745 entries) collected from 43 experiments over the last 20 years and a great number of variables (621) characterising muscles (fat and collagen contents, cross-section and types of fibres, metabolic activity), making it a relevant tool to relate muscle characteristics to beef quality. Wide variation was observed in all described traits according to muscle type, sex and breed. The BIF-Beef database was mainly composed of data from young bulls of late-maturing beef breeds, which is why live weight and carcass weights of the animals were greater, and beef was leaner and lighter than results from other existing databases. Average cross-sectional area of fibres was greater in *Semiteminosus* than in *Longissimus thoracis*

muscle and, for *Longissimus*, greater in steers than in young bulls. Intramuscular fat content was in descending order: Charolais > Limousin > Blond d'Aquitaine and females > steers > young bulls. *Semiteminosus* muscle was less oxidative and contained more collagen than *Longissimus* muscle. Collagen content in *Longissimus* was higher in Charolais than in Blond d'Aquitaine and Limousin young bulls. Within the Charolais breed, collagen content in *Longissimus* was higher in young bulls and steers than in females. *Longissimus* samples from young bulls were less tender than from females. Based on the above results, this database is a prerequisite for meta-analysis of relationships between muscle characteristics and beef quality in the European context.

Introduction

Beef is a major type of meat in the human diet of many countries mainly Europe, Australia and America. Indeed, beef is one of the most nutrient-rich foods, an excellent natural source of protein (17 to 22% fresh tissue), rich in essential amino acids and containing the full range of essential amino acids required for an adult's or child's diet (Rémond *et al.*, 2010). Beef is also an excellent source of haemic iron (3 to 4 times greater than that in pork or chicken) (Geay *et al.*, 2001), zinc, vitamin B3, selenium, and also other B-vitamins (Bauchart and Gandemer, 2010). Generally, beef contributes to a healthy, varied and well-balanced diet (Wyness, 2011).

Quality has been defined as: product performance that results in consumer satisfaction and freedom from deficiencies, and which avoids consumer dissatisfaction. Other definitions state that quality refers to characteristics of products, *e.g.* that bear on themselves ability to satisfy given needs (Luning *et al.*, 2002). Whatever the definition, most of the experts have also made a distinction between intrinsic qualities (such as texture, flavour, shelf life, chemical and nutritional attributes, reliability and convenience) and extrinsic quality attributes (production system characteristics including animal welfare and environmental aspects, marketing variables including price, brand name, distribution, origin, packaging, labelling, and traceability) (Grunert *et al.*, 2004; Luning *et al.*, 2002). Consumer studies have shown that beef meets many of these criteria since consumer rating of beef is high especially for palatability, health and nutrient content (Pethick *et al.*, 2009). In addition, beef products from pasture-raised cattle were eval-

Corresponding author: Dr. Jean-François Hocquette, INRA, UMR 1213, Recherches sur les Herbivores, F-63122 Saint Genès Champanelle, France.
Tel. +33.473.624253 – Fax: +33.473.624639.
E-mail: jean-francois.hocquette@clermont.inra.fr

Key words: Beef, Database, Carcass, Muscle characteristics, Tenderness.

Acknowledgments: this study was carried out in the context of the European ProSafeBeef programme (contract no. FOOD-CT-2006-36241) and the e-nnovergne LifeGrid regional innovating action programme (PRAI) co-financed by the European Regional Development Fund. The authors thank all the partners in the QUALVI-GENE, GEMQUAL and FiLiCol programmes for access to the data. The authors express their thanks to all scientists and personnel who participated in incrementing the BIF-Beef data warehouse.

Received for publication: 15 September 2012.
Last revision received: 20 March 2013.
Accepted for publication: 26 March 2013

This work is licensed under a Creative Commons Attribution NonCommercial 3.0 License (CC BY-NC 3.0).

©Copyright S. Chriki, *et al.*, 2013
Licensee PAGEPress, Italy
Italian Journal of Animal Science 2013; 12:e41
doi:10.4081/ijas.2013.e41

uated very positively (Grunert *et al.*, 2011) reflecting the good image of herbivores in grass-fed systems perceived as natural farming systems which respect environmental and welfare issues. However, the prediction of intrinsic qualities of beef, especially tenderness, still remains imprecise since, at least in Europe, reliable eating-quality guarantee systems are lacking (Verbeke *et al.*, 2010). Several groups in different countries have started beef quality modelling studies using very large databases, with different strategies according to the country. The Meat Standards Australia (MSA) system uses a total quality management approach to predict beef palatability combining animal traits and technological factors with extensive consumer sensory testing (Thompson and Polkinghorne, 2008). In Florida, a strategy known as muscle profiling (Von Seggern *et al.*, 2005) relies on a profile of the most noteworthy characteristics of muscles from the bovine carcass based on the fact that the differences in muscle characteristics among cuts explain most of the variability in beef quality. Recently, a survey was carried out

among beef consumers in France, Spain, the United Kingdom and Germany by partners of the European ProSafeBeef programme (www.prosafebeef.eu) to assess opinions on beef muscle profiling and interest in a beef eating-quality guarantee such as the MSA system. It is clear that both concepts would be well accepted by European beef consumers despite some minor questions and limitations (Verbeke *et al.*, 2010). Generally, beef quality score depends partially on differences in muscle characteristics of live animals at the time of slaughtering (Renand *et al.*, 2001). Variations in beef quality between and within animals are partly attributed to genetic factors, muscle type, breed, and sex. Research so far has identified that muscle characteristics such as muscle fibre cross-sectional area, metabolic enzyme activity, collagen content and solubility, and lipid content change as cattle mature (Jurie *et al.*, 1995a; Wegner *et al.*, 2000), and also differ between muscle types (Jurie *et al.*, 1995b; Von Seggern *et al.*, 2005), breeds (Christensen *et al.*, 2011) and sexes (Picard *et al.*, 1995a).

Given this, French scientists, French professionals and European partners of the ProSafeBeef programme have taken the initiative to bring together all the data they had accumulated over many years. The BIF-Beef (Beef Integrated and Functional Biology) data warehouse, which gathers all these data, is thus a new tool to analyse the available phenotypes of animal growth, carcass composition, muscle tissue characteristics and beef quality scores specific for European and, more precisely, French characteristics of beef production. This BIF-Beef data warehouse is a large-volume database in terms of characteristics of recorded data and animals in different experiments over years. Other publications with specific targeted aims have previously used this database for specific purposes (Chriki *et al.*, 2012a; Chriki *et al.*, 2012b; Hocquette *et al.*, 2011; Schreurs *et al.*,

2008). Besides providing a detailed description of the BIF-Beef database, another aim of our study is to illustrate by a few examples its usefulness by describing breed, sex and muscle effects on the variability of some animal, carcass and muscle traits (live and carcass weights, fatness score, average area of muscular fibres, muscular fibre metabolism, lipid content, total collagen content, and shear force).

Materials and methods

Database description

The data come from the BIF-Beef database (Chriki *et al.*, 2012a, 2012b; Hocquette *et al.*, 2011) combining data from different projects including three major sources: the INRA database named FiLiCol, the European GEMQUAL programme and the French QUALVIGENE project database. The BIF-Beef data warehouse was initiated by the creation of an internal database, named FiLiCol (for Fibres, Lipids and Collagen), containing data from numerous experiments where animal, carcass, muscle and meat quality measurements were collected (Schreurs *et al.*, 2008). Then, data from several research programmes including QUALVIGENE (Allais *et al.*, 2010; Allais *et al.*, 2011) and GEMQUAL (Christensen *et al.*, 2011) were added. FiLiCol contains some 50,000 measurements obtained on 9 muscles from 394 animals (young bulls, heifers, adult cows and steers) belonging to 7 different breeds (Schreurs *et al.*, 2008). GEMQUAL is based on 435 young bulls from 15 different bovine breeds (Alberti *et al.*, 2008) and was initially developed to study polymorphisms in genes in relation to beef quality. All the phenotype data (about 56,000 measurements) recorded for the *Longissimus thoracis* muscle were entered in the BIF-Beef data warehouse. QUALVIGENE addresses genes which, due to their polymorphisms, are liable to have an impact on beef quality in the Blonde

d'Aquitaine, Charolais and Limousin beef breeds (Allais *et al.*, 2010). The phenotype data concerning *Longissimus thoracis* muscle from 3350 young bulls were included in the database (some 160,000 measurements).

Currently, the BIF-Beef database contains 331,153 measurements (including more than 15,764 measurements related to animal growth) from 43 different experiments and related to 621 variables obtained on nine muscles from 5197 animals (1-120 months of age). New data are continuously being added. The BIF-Beef database contains information on animals from 20 genetic types, the majority of which is represented by 3 French beef breeds: Charolais (34%), Limousin (32%) and Blonde d'Aquitaine (19%). Other breeds (which represent 15% of the data) include Montbéliard, Salers, Aubrac, Jersey, Aberdeen Angus, Highland, South Devon, Red Cattle, Simmental, Asturiana de los Valles, Casina, Avilena, Pirenaica, Marchigiana, Holstein crossed Charolais × Salers and Piemontese.

The BIF-Beef database contains data from 9 muscles. Both *Longissimus thoracis* (LT) and *Semitenidosus* (ST) with 128,654 and 21,341 measurements respectively (equivalent to 39% and 6% of the total number of measurements) are the most represented muscles. Other muscle types (representing 59% of the data) include *Triceps brachii*, *Rectus abdominis*, *Semimembranosus*, *Serratus ventralis thoracis*, *Tensor fascia latae*, *Biceps femoris*, *Cutaneus trunci*.

Experiments represented in the BIF-Beef database

As indicated earlier, data present in the BIF-beef database originate from 43 different experiments which have been previously published. Table 1 indicates the initial objectives of the experiments and the corresponding publications.

Table 1. Main bibliographic references of the different experiments reported in the BIF-Beef data warehouse.

Experiments	Bibliographic references
Nutritional value of beef: effects of n-6 or n-3 PUFA enriched diets thanks to supplementation with sunflower oil, linseed seed or linseed oil	Bauchart <i>et al.</i> , 2001, 2008, 2010a, 2010b; Bauchart and Gandemer, 2010; Bouhraoua <i>et al.</i> , 2001; Durand <i>et al.</i> , 2001.
Effect of the type of diet on muscle characteristics and meat quality	Bauchart <i>et al.</i> , 2001; Dozias and Picard, 1997; Faulconnier <i>et al.</i> , 2007; Hoch <i>et al.</i> , 2005; Jurie <i>et al.</i> , 1995a, 2006; Listrat <i>et al.</i> , 1999, 2001.
Effect of livestock practices (castration, age, housing methods and compensatory growth) on muscle characteristics and meat quality	Brandstetter <i>et al.</i> , 1998a, 1998b; Cassar-Malek <i>et al.</i> , 2004; Hocquette <i>et al.</i> , 1997, 2001; Jurie <i>et al.</i> , 1995a, 1998, 2007b; Picard <i>et al.</i> , 1995a, 1995b.
Genetic selection of cattle in France and genomic markers of beef quality	Allais <i>et al.</i> , 2010, 2011; Bernard <i>et al.</i> , 2007, 2009; Hocquette <i>et al.</i> , 2007, 2009; Renand <i>et al.</i> , 2001.
Effect of breed on muscle and meat characteristics from the main European breeds and from local French breeds	Alberti <i>et al.</i> , 2008; Bauchart <i>et al.</i> , 2002; Christensen <i>et al.</i> , 2011; Dransfield <i>et al.</i> , 2003; Jurie <i>et al.</i> , 2006; Picard <i>et al.</i> , 2007, 2010; Serrano <i>et al.</i> , 2007.

Methods used for the different measurements in the BIF-Beef data warehouse

Methods for live weight and body size measurements were reported by Alberti *et al.* (2008). Carcass conformation score was graded according to the EUROP classification (European Commission, 1991), with a scale range from 1 (very poor conformation) to 18 (very good conformation). Fatness score was measured by EU classification, with a 15-point scale (1, very low fat to 15, very high fat).

Morphological measures were determined according to the methodology described by De Boer *et al.* (1974). Carcass composition was estimated by the method described by Robelin and Geay (1975) combining the weight of internal fat with the results of the 6th rib dissection. Objective colour (CIE L^* , a^* and b^* [L^* : light-dark; a^* : red-green; b^* : yellow-blue]) of the external surface of muscles was measured with the method described by Torrescano *et al.* (2003). Determination of total, insoluble and soluble collagen contents was determined using the method of Listrat *et al.* (1999) slightly modified by Listrat and Hocquette (2004).

Intramuscular fat was extracted by the method of Folch (1957) with occasional modifications (Scollan *et al.*, 2001). Identification, proportion and cross-sectional area of the different muscle fibre types were determined by histochemical (Picard *et al.*, 1998) and electrophoretic methods (Picard *et al.*, 1999). Aerobic oxidative metabolism was assessed by cytochrome-*c* oxidase (COX) activity as described by Piot *et al.* (1998) and Jurie *et al.* (2006). The mechanical properties (shear force and compression of meat) were measured instrumentally (Boccard, 1981; Chrystall *et al.*, 1994; Kamoun and Culioli, 1988; Lepetit *et al.*, 1986). To assess sensory quality (sensory tenderness, flavour and juiciness), meat samples were presented to trained taste panelists (0-10 scale) as described by Nute (2002), Dransfield *et al.* (2003) and Allais *et al.* (2010).

Statistical analysis

Data were analysed with Statistical Analysis Systems (SAS, 1987). Analysis of variance was carried out using the GLM procedure of SAS, including the effects of sex and muscle plus the sex \times muscle interaction. A second analysis including the effects of breed was also performed when possible. It was not possible to test the effects of breed and sex in the same analysis because each sex was not present in all studied breeds. Therefore, breed and sex were analysed separately with different sets of data. To compare breeds, we used only data from young bulls (valid for all tables, except

Table 4) and to compare sexes, we used only data from the Charolais breed. Differences between means were compared in the ANOVA model using the PDIFF option of SAS. More details on each analysis are indicated in the relevant Tables.

Results and discussion

Considering the high amount of data in the BIF-Beef data warehouse, only results about the three main French beef breeds: Charolais

(Ch), Limousin (Li) and Blonde d'Aquitaine (BA) will be described here as examples. Indeed, data for these breeds are the most abundant (85%) in the BIF-Beef database.

Live weight and carcass characteristics

Animals were weighed prior to slaughter. Mean weight (kg) and standard deviation for Li, Ch and BA breeds were 636 ± 65 , 712 ± 58 and 621 ± 54 , respectively. Ch young bulls were heavier than Li ones, which in turn were heavier than the BA young bulls (Table 2). Mean

Table 2. Results of one way ANOVA carried out on slaughter weight (kg) of different breeds (young bulls only) and of different sexes (Charolais breed only) with data from the BIF-Beef data warehouse. The average age at slaughter (months) for animals analysed in each sub-dataset is also reported.

	Animal, no.	Mean \pm SD	Age at slaughter ^o
Breed			
Limousin	1369	636 ± 65^b	16
Charolais	1447	712 ± 58^a	17
Blonde d'Aquitaine	1000	621 ± 54^c	14
Sex			
Young bulls	1447	712 ± 58^b	17
Females	36	719 ± 98^b	59
Steers	289	689 ± 75^a	28

^oOnly mean values are reported. ^{abc}Mean differences at $P < 0.05$ between means across breeds or across sexes.

Table 3. Results of one way ANOVA carried out on carcass weight (kg) of animals of different breeds (young bulls only) and of different sexes (Charolais breed only) with data from the BIF-Beef data warehouse. The average age at slaughter (months) for animals analysed in each sub-dataset is also reported.

	Animal, no.	Mean \pm SD	Age at slaughter ^o
Breed			
Limousin	1509	400 ± 42^c	16
Charolais	1473	423 ± 36^a	16
Blonde d'Aquitaine	993	412 ± 38^b	14
Sex			
Young bulls	1473	423 ± 36^a	16
Steers	289	414 ± 48^b	29

^oOnly mean values are reported. ^{abc}Mean differences at $P < 0.05$ between means across breeds or across sexes.

Table 4. Results of one way ANOVA carried out on fatness score (from 1 to 15) of animals of different breeds (females only) and of different sexes (Charolais breed only) with data from the BIF-Beef data warehouse. The average age at slaughter (months) for animals analysed in each sub-dataset is also reported.

	Animal, no.	Mean \pm SD	Age at slaughter ^o
Breed			
Limousin	119	8.4 ± 1.5^a	76
Charolais	166	8.7 ± 1.0^a	56
Sex			
Females	166	8.7 ± 1.0^a	56
Steers	133	8.1 ± 1.5^b	24

^oOnly mean values are reported. ^{ab}Mean differences at $P < 0.05$ between means across breeds or across sexes.

weight (kg) and standard deviation for young bulls, steers and females of the Ch breed were 712 ± 58 , 689 ± 75 and 719 ± 98 , respectively (Table 2). Females and young bulls were significantly ($P < 0.05$) heavier animals (Table 2, $P < 0.05$). In the Charolais breed, the average carcass weights of young bulls were significantly ($P < 0.05$) greater than average carcass weights of steers (Table 3).

Due to this difference between young bulls and steers, the comparison between breeds in Table 3 was done for young bulls only. Ch young bulls had a significantly ($P < 0.05$) heavier carcass weight and Li the lowest carcass weight. Since fat score depends markedly on both sex and breed, a comparison was made between Li and Ch females and between steers and females in the Ch breed, taking into account available and comparable data present in the data warehouse. Mean fatness scores in females did not significantly differ between the two studied breeds. As expected, there was a significant difference ($P < 0.05$) between females and steers in Ch animals, with greater ($P < 0.05$) fatness scores in females (Table 4). Body weight of animals varies to a great extent among age, breed and sex. The fact that animals of the BA breed were young compared to those from other breeds explains why BA animals in our database were the lightest (Table 2), in agreement with many studies which classify BA as a late-maturing breed. The fact that Ch young bulls were heavier than Li young bulls (Table 2) is in concordance with the work of Alberti *et al.* (2008) with 15 European breeds (Ch: 634 and Li: 565 kg), with young bulls of the same age (15 months).

Generally speaking, differences in animal characteristics such as sex, age and breed influence carcass characteristics (Choat *et al.*, 2006; Crouse *et al.*, 1985; Field, 1971; Garcia-Launay and Micol, 2010; Marchello *et al.*, 1970; Seideman *et al.*, 1982; Zhang *et al.*, 2010). Carcass weights were on average much greater in our data warehouse (about 400-425 kg which corresponds to animals with live weight of 620-720 kg) compared to the animals described by Von Seggern *et al.* (2005) for which carcass weights varied between 250 and 431 kg. This is clearly explained by different factors which correspond to the specificities of the French and the American beef production systems respectively. In France, farmers rear mainly late-maturing beef breeds (Li, Ch and BA) (Micol *et al.*, 1993) with heavier and leaner carcasses compared to early-maturing beef breeds in the United States (Alberti *et al.*, 2008). Furthermore, we have mainly young bulls in our database which produce leaner and heavier carcasses in contrast to steers

described by Von Seggern *et al.* (2005). Indeed, some studies have reported that bulls showed greater muscle development, less fat deposition and were more efficient in producing leaner carcasses than steers (Crouse *et al.*, 1985; Field, 1971; Seideman *et al.*, 1982). It may be mainly attributed to the effects of male hormones (testosterone) on muscle protein anabolism (Morgan *et al.*, 1993).

Conformation and fatness scores constitute the main criteria of qualitative carcass levels (Garcia-Launay and Micol, 2010). The fatness score of Li and Ch breeds was in agreement with results of Alberti *et al.* (2008) for animals at the same age. The latter reported wide variations across 15 different European breeds. However, animals in BIF-Beef were older (24-76 months of age, Table 4) compared to those of Alberti *et al.* (2008, 15 months of age). Micol *et al.* (1993) found that cows were more early-maturing than steers and bulls. Consequently, at the same young age, heifers had a greater fatness score than steers and bulls. Indeed, in this study, steers (24 months of age) had a lower fatness score than cows (56 months of age, Table 4). Moreover, Choat *et al.* (2006) reported, that carcass fatness measured at the 12th rib was similar between steers and heifers. In addition, these authors reported that heifers produced carcasses with better quality grades than steers, contradicting the findings of Marchello *et al.* (1970) and Zinn *et al.* (1970).

Muscle characteristics

Average cross-sectional area of muscle fibres

The mean cross-sectional area of fibres varied greatly, between the different muscles, sexes and breeds (Table 5). For LT muscle in young bulls, there was a significant difference between the three studied breeds with Ch and Li having the largest ($P < 0.05$) fibre cross-sectional area and BA the lowest (Table 5). For LT muscle, in the Ch breed, there was a significant difference ($P < 0.05$) in cross-sectional area between sexes, with a higher fibre size in steers than in young bulls (Table 5). When we compared muscle types for Ch young bulls of the same age (Table 5), we observed that fibre cross-sectional area was significantly ($P < 0.05$) greater in ST muscle than in LT muscle.

The muscular fibre area depends on carcass weight, sex, breed, feed, age and level of physical activity of the individual (Totland and Kryvi, 1991). Moreover, the average cross-sectional area and composition of muscle fibre types varied considerably according to the studied muscles (Totland and Kryvi, 1991) and

the variations influence beef quality (Dransfield *et al.*, 2003). A significant effect of breed was observed in average cross-sectional area, for LT (Table 5). Seideman and Crouse (1986), also observed differences on LT muscle in average cross-sectional area between breeds. In addition, a significant difference in average cross-sectional area between sexes was observed in this study (Table 5). We observed that young bulls had smaller mean fibre muscle size than steers in LT muscle as a consequence of the different age of young bulls and steers: younger animals have smaller cross-section area of fibres in agreement with numerous studies *e.g.*, that of Seideman and Crouse (1986) working on LT. However, in our study, ST muscle in young bulls had larger mean fibre muscle size than steers (data not shown) as observed by Seideman and Crouse (1986).

Average cross-sectional area of ST was greater than LT which is in concordance with results from Totland and Kryvi (1991). Indeed, they found that fast glycolytic fibres had the largest average fibre area in all muscles studied. Therefore, the fast glycolytic fibres of the ST and *Rectus abdominis* (RA) muscles (hindpart muscles) were on average 10% larger than of LT (forepart muscles) (Totland and Kryvi, 1991). This is in agreement with Oury *et al.* (2010), who found that average cross-sectional area of RA was greater than of LT, and with Jurie *et al.* (2005) who found that for all fibre types, cross-sectional areas were larger in ST than in LT.

Furthermore, across all breeds and sexes, a high variability of average cross-sectional area was observed in the ST muscles (22 to 53%, data not shown). This result is in agreement with the conclusions of Totland and Kryvi (1991) who found that hindpart muscles (*e.g.* ST) showed even larger inter- and intramuscular size variations (between superficial and deep layers of muscle). The great variability in average cross-sectional area of muscular fibres may explain the ambiguous results often obtained in comparative studies attempting to correlate muscle fibre characteristics to functional, biochemical or technological (*e.g.* meat quality) properties. In some studies, a greater mean fibre area could be unfavourable to meat quality traits. Indeed, some studies indicated a negative correlation between tenderness and mean fibre area (Renand *et al.*, 2001), which was recently confirmed by meta-analysis (Chriki *et al.*, 2012a).

Fat content

There was a significant difference ($P < 0.05$) between breeds with a greater intra-muscular

fat (IMF) level in Ch than in Li young bulls. In addition, IMF level was greater in Ch and Li breeds than in BA breed (Table 6). In the Ch breed, there was a significant difference ($P<0.05$) between sexes with a greater IMF level in females (24 ± 9 mg/g of wet tissue) than in steers (20 ± 8 mg/g) with an IMF level which, in turn, was greater than in young bulls (16 ± 9 mg/g). In Ch young bulls, there was a significant difference ($P<0.05$) between muscles with a greater IMF level in ST, TB and RA muscles (18 to 21 mg/g of wet tissue) from 19-month-old young bulls than in LT (16 ± 9 mg/g) muscle which was sampled from slightly younger animals.

The chemical composition of muscles is relatively constant (about 75% water, 19-25% proteins, and 1-2% minerals and glycogen). However, lipid levels are highly variable, both between species, between individuals in a given species and between muscles and cuts (Hocquette *et al.*, 2010). As expected, in this study, a significant difference in IMF level was observed in LT between breeds (Ch>Li>BA) and sexes, females being fatter. Von Seggern *et al.* (2005) indicated that IMF level, for American beef, was 77 and 57 mg/g of wet tissue, respectively, for LT and TB muscles. However, in our study we had IMF level lower than or equal to 21 mg/g, for LT, RA, ST and TB muscles in Ch young bulls, confirming that French beef is much leaner than beef from North America. Furthermore, Chambaz *et al.* (2003) reported a greater fat content in LT of Ch and Li than that from BIF-Beef data. These major differences are likely to be explained by the fact that, in our database, we have mainly young bulls which are leaner than steers used in other studies. However, flavour in meat increases with more fat content (Dransfield *et al.*, 2003; Hocquette *et al.*, 2011). Indeed, not only lipids contribute to meat flavour but also *e.g.* heterocyclic, phenolic and S-containing compounds are important flavour-producing end products (Gandemer, 1999).

Muscle metabolism

In this study, we have detailed the variability of COX activity (mole/mm per g) for the assessment of oxidative metabolism of muscles (Piot *et al.*, 1998). The mean COX activity of the muscles varied between the different muscles, the ST muscle being the least oxidative (Table 7). For LT muscle of young bulls, we did not observe any significant difference between breeds (Li and CH). Due to the low amount of data, we could not test the difference between sexes. The absence of difference in COX activity between Li and Ch young bulls

Table 5. Results of one way ANOVA carried out on average cross-sectional area (m²) of muscular fibres of different breeds (*Longissimus thoracis* muscle from young bulls only), of different sexes (*Longissimus thoracis* muscle from Charolais animals only) and of different muscles (Charolais young bulls only) with data from the BIF-Beef data warehouse. The average age at slaughter (months) for animals analysed in each sub-dataset is also reported.

	Animal, no.	Mean±SD	Age at slaughter ^o
Breed			
Limousin	1319	3022±708 ^a	16
Charolais	1537	2986±788 ^a	17
Blonde d'Aquitaine	982	2863±593 ^b	14
Sex			
Young bulls	1537	2986±788 ^b	17
Steers	63	3568±939 ^a	28
Muscle			
<i>Longissimus thoracis</i>	1537	2986±788 ^b	17
<i>Semitendinosus</i>	104	4481±1562 ^a	17

^oOnly mean values are reported. ^{a,b}Mean differences at $P<0.05$ between means across breeds or across sexes.

Table 6. Results of one-way ANOVA carried out on Intra-Muscular Fat (IMF) content (mg/g of wet tissue) of samples of different breeds (*Longissimus thoracis* muscle from young bulls only), of different sexes (*Longissimus thoracis* muscle from Charolais animals only) and of different muscles (Charolais young bulls only) with data from the BIF-Beef data warehouse. The average age at slaughter (months) for animals analysed in each sub-dataset is also reported.

	Animal, no.	Mean±SD	Age at slaughter ^o
Breed			
Limousin	1316	12±5 ^b	16
Charolais	1248	16±9 ^a	17
Blonde d'Aquitaine	1010	6±4 ^c	14
Sex			
Young bulls	1248	16±9 ^c	17
Females	65	24±9 ^a	80
Steers	186	20±8 ^b	27
Muscle			
<i>Longissimus thoracis</i>	1248	16±9 ^b	17
<i>Rectus abdominis</i>	111	18±6 ^a	19
<i>Semitendinosus</i>	131	21±8 ^a	19
<i>Triceps brachii</i>	49	21±8 ^a	19

^oOnly mean values are reported. ^{a,b,c}Mean differences at $P<0.05$ between means across breeds or across sexes.

Table 7. Results of ANOVA carried out on cytochrome-c oxydase (COX) activity (mole / min per g) of samples of different breeds (*Longissimus thoracis* muscle from young bulls only), and of different muscles (Charolais steers only) with data from the BIF-Beef data warehouse. The average age at slaughter (months) for animals analysed in each sub-dataset is also reported.

	Animal, no.	Mean±SD	Age at slaughter ^o
Breed			
Limousin	31	12±3 ^a	14
Charolais	95	13±4 ^a	17
Muscle			
<i>Longissimus thoracis</i>	44	13±5 ^a	31
<i>Rectus abdominis</i>	135	12±6 ^a	28
<i>Semitendinosus</i>	160	9±5 ^b	29

^oOnly mean values are reported. ^{a,b}Mean differences at $P<0.05$ between means across breeds or across muscles.

in LT muscle is in disagreement with Jurie *et al.* (2005), who found that isocitrate dehydrogenase activity [ICDH] (another enzyme representative of oxidative metabolism) was lower in muscles from Li than Ch bulls. A recent study (Hocquette *et al.*, 2012) showed that these two metabolic enzymes (COX and ICDH) are differentially regulated depending on breeding factors.

Oxidative metabolism could be in favour of meat tenderness. Indeed, in LT and RA muscles, tenderness scores increased and shear force decreased with muscle oxidative metabolism. The more oxidative muscles were shown to be of better quality, particularly in terms of tenderness (Renand *et al.*, 2001). However, Strydom *et al.* (2000) observed a negative correlation between oxidative metabolism and meat tenderness. More recently, Chriki *et al.* (2012a), who studied the relationship between muscle metabolism and tenderness, showed that muscle type played a considerable role in these controversies. ST muscle had the lowest oxidative activity compared to LT and RA, in agreement with studies describing ST as a glycolytic muscle (Dransfield *et al.*, 2003; Jurie *et al.*, 2007a; Jurie *et al.*, 2007b; Schreurs *et al.*, 2008). Nevertheless, this is not true for all breeds and all sexes. In fact, this result was inversed in dairy breeds such as Holstein and Montbéliard, and steers (Chriki *et al.*, 2012b). Besides, ST had a high variability compared to other muscles which confirms the results from Brandstetter *et al.* (1998b) demonstrating heterogeneity within the ST muscle.

Total collagen content

In the BIF-Beef data warehouse, collagen was expressed as mg hydroxyproline/g (or $\mu\text{g}/\text{mg}$) of dry matter. In order to express results in international units and to compare data with other results from other publications, collagen content was converted into mg collagen per g of tissue. According to Etherington and Sims (1981), we use the coefficient 7.14 to convert hydroxyproline to collagen content (mg/g). Total collagen content varied between the different muscles and breeds, total collagen content being 52% higher in ST muscle than in LT muscle for Ch young bulls (Table 8). In LT muscle of young bulls, there was a significant difference ($P < 0.05$) between breeds in total collagen content with a greater total collagen content in Ch (25 ± 7 mg/g dry matter) than in Li and BA breeds (21 to 23 mg/g). In LT muscle of the Ch breed, total collagen content means were significantly greater in steers and young bulls (25 to 29 mg/g dry matter) than in females (19 ± 3 mg/g). Collagen is the major component of muscle

connective tissue, and its association with meat tenderness has been the target of numerous studies (Lepetit, 2004, 2007). LT muscle had lower total collagen content than ST muscle, in agreement with Jurie *et al.* (2005). Furthermore, LT is described as being more tender than ST. In addition, some authors (Oury *et al.*, 2010; Rhee *et al.*, 2004) observed a negative correlation between tenderness and collagen content underlying that collagen content plays a major role in meat tenderness. As Jurie *et al.* (2005), we observed that Ch had a greater total collagen content than Li young bulls. However, in disagreement with Prost *et al.* (1975) who failed to find any significant difference in collagen content between the sexes of animals, we observed that for LT muscle from Ch animals, young bulls and steers had a higher total collagen content compared to females.

Tenderness evaluation by Warner-Bratzler shear

Warner-Bratzler shear force (WBSF) was measured on cooked ($55-60^\circ\text{C}$) meat after 14 days of ageing *post-mortem*. Shear force measurements (Warner-Bratzler) varied greatly, between the different muscles and sexes (Table 9). Samples from Ch young bulls were significantly ($P < 0.05$) less tender (higher WBSF: 68 ± 19 N/cm²) than females (lower WBSF: 49 ± 18 N/cm²). In addition, samples from LT were significantly ($P < 0.05$) more tender (lower WBSF: 68 ± 19 N/cm²) than samples from ST and TB muscles (WBSF: 119 to 127 N/cm²).

Destefanis *et al.* (2008) used a sensory panel of 220 people to evaluate 60 samples of LT. The aim of their study was to investigate the consumer's ability to discern different levels of tenderness indirectly established by WBSF. They concluded that beef with WB values greater than 53 N/cm², and lower than 43 N/cm², was perceived by most consumers as tough or tender, respectively.

Table 8. Results of ANOVA carried out on total collagen content (mg/g dry matter) of samples of different breeds (*Longissimus thoracis* muscle from young bulls only), of different sexes (*Longissimus thoracis* muscle from Charolais animals only) and of different muscles (Charolais young bulls only) with data from the BIF-Beef data warehouse. The average age at slaughter (months) for animals analysed in each sub-dataset is also reported.

	Animal, no.	Mean \pm SD	Age at slaughter ^o
Breed			
Limousin	19	21 ± 6^b	19
Charolais	370	25 ± 7^a	17
Blonde d'Aquitaine	11	23 ± 3^b	15
Sex			
Young bulls	370	25 ± 7^a	17
Females	22	19 ± 3^b	80
Steers	52	29 ± 9^a	31
Muscle			
<i>Longissimus thoracis</i>	370	25 ± 7^b	17
<i>Semitendinosus</i>	49	38 ± 7^a	18

^o Only mean values are reported. ^{ab} Mean differences at $P < 0.05$ between means across breeds, across sexes or across muscles.

Table 9. Results of ANOVA carried out on of shear force (Warner Bratzler at 14 days *post-mortem* in N/cm²) of samples of different sexes (*Longissimus thoracis* muscle from Charolais animals only), and of different muscles (Charolais young bulls only) with data from the BIF-Beef data warehouse. The average age at slaughter (months) for animals analysed in each sub-dataset is also reported.

	Animal, no.	Mean \pm SD	Age at slaughter ^o
Sex			
Young bulls	21	68 ± 19^a	19
Females	22	49 ± 18^b	80
Muscle			
<i>Longissimus thoracis</i>	21	68 ± 19^b	19
<i>Semitendinosus</i>	21	127 ± 37^a	19
<i>Triceps brachii</i>	19	119 ± 44^a	19

^o Only mean values are reported. ^{ab} Mean differences at $P < 0.05$ between means across sexes or across muscles.

Across all studied muscles, in Ch breed (Table 9), samples from young bulls were less tender than from females ($P < 0.05$), in agreement with Hanzelková *et al.* (2011) who found that meat from young bulls was significantly less tender than that of heifers. Conversely, Wulf *et al.* (1996) reported that steaks from heifer carcasses had greater shear force values than steaks from steer carcasses. However, in this study, a large amount of androgens was administered to heifers, which could have influenced the meat texture (Wulf *et al.*, 1996). Choat *et al.* (2006) concluded that there is a difference in meat palatability between heifers and steers, whereas, some studies (Gracia *et al.*, 1970; Prost *et al.*, 1975; Zinn *et al.*, 1970) have reported no difference in tenderness between cooked steaks from steers and heifers. Hedrick *et al.* (1969) also found no significant differences in WBSF values between sex groups. Across studied breed and sexes, LT was more tender than TB and ST muscles (Table 9), in agreement with Voges *et al.* (2007) who found that, for retail meat cuts, the three cuts from the round (as ST) had the highest WBSF values compared to cuts from the chuck (as LT and TB).

Conclusions

After this general presentation and description of the BIF-Beef data warehouse, we observed a major variation in all studied traits (animal and carcass measurements, average area of different muscular fibres, lipid content, COX activity and muscular fibre metabolism, total collagen content and shear force values). This variability was observed across breeds, sexes and in the same animal between different muscles.

In fact, we can conclude that a large quantity of data is needed to draw robust conclusions regarding differences between muscle traits according to breed and sex and other factors. Indeed, the amount of data not only brings statistical strength but also a better understanding of the variability according to various criteria (such as breed, age and sex). Therefore, it is important to include more data in the BIF-Beef database in order to understand how the different studied variables may influence meat quality.

References

- Alberti, P., Panea, B., Sanudo, C., Olleta, J.L., Ripoll, G., Ertbjerg, P., Christensen, M., Gigli, S., Failla, S., Concetti, S., Hocquette, J.F., Jailler, R., Rudel, S., Renand, G., Nute, G.R., Richardson, R.I., Williams, J.L., 2008. Live weight, body size and carcass characteristics of young bulls of fifteen european breeds. *Livest. Sci.* 114:19-30.
- Allais, S., Journaux, L., Leveziel, H., Payet-Duprat, N., Raynaud, P., Hocquette, J.F., Lepetit, J., Rousset, S., Denoyelle, C., Bernard-Capel, C., Renand, G., 2011. Effects of polymorphisms in the calpastatin and mu-calpain genes on meat tenderness in 3 french beef breeds. *J. Anim. Sci.* 89:1-11.
- Allais, S., Leveziel, H., Payet-Duprat, N., Hocquette, J.F., Lepetit, J., Rousset, S., Denoyelle, C., Bernard-Capel, C., Journaux, L., Bonnot, A., Renand, G., 2010. The two mutations, q204x and nt821, of the myostatin gene affect carcass and meat quality in young heterozygous bulls of french beef breeds. *J. Anim. Sci.* 88:446-454.
- Bauchart, D., Chantelot, F., Gandemer, G., 2008. Nutritional quality of beef and bovine offal: Recent results for the main nutrients. *Cah. Nutr. Diet.* 43:1S9-1S39.
- Bauchart, D., Durand, D., Martin, J.F., Jailler, R., Geay, Y., Picard, B., 2002. Effects of breed and age on lipids in muscles longissimus thoracis, triceps brachii and semitendinosus of bulls. *Renc. Rech. Ruminants* 9:268.
- Bauchart, D., Durand, D., Mouty, D., Dozias, D., Ortigues-Marty, I., Micol, D., 2001. Concentration and fatty acid composition of lipids in muscles and liver of fattening steers fed a fresh grass based diet. *Renc. Rech. Ruminants* 8:108.
- Bauchart, D., Gandemer, G., 2010. Qualité nutritionnelle des viandes et abats de bovins. In: D. Bauchart and B. Picard (eds.) *Muscle et viande de ruminant*. Quae Publ., Versailles, France, pp 115-130.
- Bauchart, D., Gobert, M., Habeanu, M., Parafita, E., Gruffat, D., Durand, D., 2010a. Effects of dietary n-3 polyunsaturated fatty acids and antioxidants on beef fatty acids and lipoperoxidation in meat-producing cattle. *Cah. Nutr. Diet.* 45:301-309.
- Bauchart, D., Villar, E.B., Thomas, A., Lyan, B., Habeanu, M., Gruffat, D., Durand, D., 2010b. Linseed and rapeseed supplements diversely altered trans 18:1 isomers in total lipids of longissimus thoracis muscle of finishing normand cows. *Archiva Zootechnica* 13:5-11.
- Bernard, C., Cassar-Malek, I., Le Cunff, M., Dubroeuq, H., Renand, G., Hocquette, J.F., 2007. New indicators of beef sensory quality revealed by expression of specific genes. *J. Agric. Food Chem.* 55:5229-5237.
- 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 Sci.* 82:205-212.
- Boccard, R. 1981. Facts and reflections on muscular hypertrophy in cattle: double muscling or culard. *Applied Science Publ., Barking, UK.*
- Bouhraoua, L., Barnola, I., Jadhao, S.B., Durand, D., Bauchart, D., Hocquette, J.F., 2001. Influence de l'apport de l'huile de tournesol ou de lin sur le métabolisme musculaire chez le bouvillon en croissance. Paper No. 86 in *Proc. Congr. AFERO, AFN and SNDLF Nutrition & Obesity 2001*, Paris, France.
- Brandstetter, A.M., Picard, B., Geay, Y., 1998a. Muscle fibre characteristics in four muscles of growing bulls - i. Postnatal differentiation. *Livest. Prod. Sci.* 53:15-23.
- Brandstetter, A.M., Picard, B., Geay, Y., 1998b. Muscle fibre characteristics in four muscles of growing male cattle - ii. Effect of castration and feeding level. *Livest. Prod. Sci.* 53: 25-36.
- Cassar-Malek, I., Hocquette, J.F., Jurie, C., Liestrat, A., Jailler, R., Bauchart, D., Briand, Y., Picard, B., 2004. Muscle-specific metabolic, histochemical and biochemical responses to a nutritionally induced discontinuous growth path. *Anim. Sci.* 79:49-59.
- Chambaz, A., Scheeder, M.R.L., Kreuzer, M., Dufey, P.A., 2003. Meat quality of Angus, Simmental, Charolais and Limousin steers compared at the same intramuscular fat content. *Meat Sci.* 63:491-500.
- Choat, W.T., Paterson, J.A., Rainey, B.M., King, M.C., Smith, G.C., Belk, K.E., Lipsey, R.J., 2006. The effects of cattle sex on carcass characteristics and longissimus muscle palatability. *J. Anim. Sci.* 84:1820-1826.
- Chriki, S., Gardner, G.E., Jurie, C., Piicard, B., Micol, D., Brun, J.P., Journaux, L., Hocquette, J.F., 2012a. Cluster analysis application identifies muscle characteristics of importance for beef tenderness. *BMC Biochem.* 13:29.
- Chriki, S., Picard, B., Jurie, C., Reichstadt, M., Micol, D., Brun, J.P., Journaux, L., Hocquette, J.F., 2012b. Meta-analysis of the comparison of the metabolic and contractile characteristics of two bovine muscles: Longissimus thoracis and semitendinosus. *Meat Sci.* 91: 423-429.
- Christensen, M., Ertbjerg, P., Failla, S., Sanudo,

- C., Richardson, R.I., Nute, G.R., Olleta, J.L., Panea, B., Alberti, P., Juarez, M., Hocquette, J.-F., Williams, J.L., 2011. Relationship between collagen characteristics, lipid content and raw and cooked texture of meat from young bulls of fifteen European breeds. *Meat Sci.* 87:61-65.
- Chrystall, B.B., Culioli, J., Demeyer, D., Honikel, K.O., Moller, A.J., Purslow, P., Schwagele, F., Shorthose, R., Uytterhagen, L., 1994. Recommendation of reference methods for assessment of meat tenderness. Paper S-V.06 in Proc. 40th Int. Congr. Meat Science and Technology, Den Haag, The Netherlands.
- Crouse, J.D., Ferrell, C.L., Cundiff, L.V., 1985. Effects of sex condition, genotype and diet on bovine growth and carcass characteristics. *J. Anim. Sci.* 60:1219-1227.
- De Boer, H., Dumont, B.L., Pomeroy, R.W., Weniger, J.H., 1974. Manual on E.A.A.P. Reference methods for the assessment of carcass characteristics in cattle. *Livest. Prod. Sci.* 1:151-164.
- Destefanis, G., Brugiapaglia, A., Barge, M.T., Dal Molin, E., 2008. Relationship between beef consumer tenderness perception and Warner-Bratzler shear force. *Meat Sci.* 78:153-156.
- Dozias, D., Picard, B., 1997. Caractérisation de l'aptitude à valoriser l'herbe et étude des caractéristiques musculaires en race Blonde d'Aquitaine. *Renc. Rech. Ruminants* 4:321.
- Dransfield, E., Martin, J.F., Bauchart, D., Abouelkaram, S., Lepetit, 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., Micol, D., Dubroeuq, H., Jailler, R., Jadhao, S.B., Scislawski, V., Bauchart, D., 2001. Relationships between biochemical and metabolic characteristics of muscles and organoleptic and nutritional quality traits of meat of steers fed diets supplemented with n-6 PUFA-rich sunflower oil. *Renc. Rech. Ruminants* 8:75-78.
- Etherington, D.J., Sims, T.J., 1981. Detection and estimation of collagen. *J. Sci. Food Agr.* 32:539-546.
- European Commission, 1991. Commission Regulation of 26 July 1991 amending EEC Regulation No. 2930/81 adopting additional provisions for the application of the Community scale for the classification of carcasses of adult bovine animals, 2237/91/EC. In: Official Journal, L 204, 27/07/1991, pp 11-12.
- Faulconnier, Y., Ortigues-Marty, I., Delavaud, C., Dozias, D., Jailler, R., Micol, D., Chilliard, Y., 2007. Influence of the diet and grazing on adipose tissue lipogenic activities and plasma leptin in steers. *Animal* 1:1263-1271.
- Field, R.A., 1971. Effect of castration on meat quality and quantity. *J. Anim. Sci.* 32:849-858.
- Folch, J., Lees, M., Sloane Stanley, G.H., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226:497-509.
- Gandemer, G., 1999. Lipids and meat quality: lipolysis, oxidation, maillard reaction and flavour. *Sci. Aliment.* 19:439-458.
- Garcia-Launay, F., Micol, D., 2010. Facteurs de variation liés à l'animal et prédiction des caractéristiques de la carcasse de bovins. In: D. Bauchart and B. Picard (eds.) *Muscle et viande de ruminant*. Quae Publ., Versailles, France, pp 25-36.
- Geay, Y., Bauchart, D., Hocquette, J.F., Culioli, J., 2001. Effect of nutritional factors on biochemical, structural and metabolic characteristics of muscles in ruminants, consequences on dietetic value and sensorial qualities of meat. *Reprod. Nutr. Dev.* 41:1-26. (Erratum in *Reprod. Nutr. Dev.* 41:377).
- Gracia, E., Sink, J.D., Wilson, L.L., Ziegler, J.H., 1970. Sex, sire and physiological factors affecting muscle protein solubility and other characteristics. *J. Anim. Sci.* 31:42-46.
- Grunert, K.G., Bredahl, L., Brunso, K., 2004. Consumer perception of meat quality and implications for product development in the meat sector - a review. *Meat Sci.* 66:259-272.
- Grunert, K.G., Verbeke, W., Kugler, J.O., Saeed, F., Scholderer, J., 2011. Use of consumer insight in the new product development process in the meat sector. *Meat Sci.* 89:251-258.
- Hanzelková, S., Simeonovova, J., Hampel, D., Dufek, A., Subrt, J., 2011. The effect of breed, sex and aging time on tenderness of beef meat. *Acta Vet. Brno* 80:191-196.
- Hedrick, H.B., Thompson, G.B., Krause, G.F., 1969. Comparison of feedlot performance and carcass characteristics of half-sib bulls, steers and heifers. *J. Anim. Sci.* 29:687-694.
- Hoch, T., Jurie, C., Pradel, P., Cassar-Malek, I., Jailler, R., Picard, B., Agabriel, J., 2005. Effects of hay quality on intake, growth path, body composition and muscle characteristics of sals heifers. *Anim. Res.* 54:241-257.
- Hocquette, J.F., Bernard, C., Cassar-Malek, I., Lepetit, J., Micol, D., Jurie, C., Meunier, B., Renand, G., Picard, B., 2007. New indicators of beef tenderness revealed by functional genomic approaches (the MUGENE project). *Renc. Rech. Ruminants* 14:117-120.
- Hocquette, J.F., Cassar-Malek, I., Bernard-Capel, C., Picard, B., 2009. Functional genomics and new markers for beef production - minireview. *Anim. Sci. Pap. Rep.* 27:273-279.
- Hocquette, J.F., Cassar-Malek, I., Jurie, C., Bauchart, D., Picard, B., Renand, G., 2012. Relationships between muscle growth potential, intramuscular fat content and different indicators of muscle fibre types in young Charolais bulls. *Anim. Sci. J.* 83:750-758.
- Hocquette, J.F., Castiglia-Delavaud, C., Graulet, B., Ferre, P., Picard, B., Vermorel, M., 1997. Weaning marginally affects glucose transporter (GLUT4) expression in calf muscles and adipose tissues. *Brit. J. Nutr.* 78:251-271.
- Hocquette, J.F., Gondret, F., Baeza, E., Medale, F., Jurie, C., Pethick, D.W., 2010. Intramuscular fat content in meat-producing animals: Development, genetic and nutritional control, and identification of putative markers. *Animal* 4:303-319.
- Hocquette, J.F., Graulet, B., Vermorel, M., Bauchart, D., 2001. Weaning affects lipoprotein lipase activity and gene expression in adipose tissues and in masseter but not in other muscles of the calf. *Brit. J. Nutr.* 86:433-441.
- Hocquette, J.F., Meurice, P., Brun, J.P., Jurie, C., Denoyelle, C., Bauchart, D., Renand, G., Nute, G.R., Picard, B., 2011. Bif-beef: A data warehouse for muscle biology to predict beef quality. Application to the relationship between intramuscular fat level and flavour. *Anim. Prod. Sci.* 51:975-981.
- Jurie, C., Cassar-Malek, I., Bonnet, M., Leroux, C., Bauchart, D., Boulesteix, P., Pethick, D.W., Hocquette, J.F., 2007a. Adipocyte fatty acid-binding protein and mitochondrial enzyme activities in muscles as relevant indicators of marbling in cattle. *J. Anim. Sci.* 85:2660-2669.
- Jurie, C., Martin, J.F., Lustrat, A., Jailler, R., Culioli, J., Picard, B., 2005. Effects of age and breed of beef bulls on growth parameters, carcass and muscle characteristics. *Anim. Sci.* 80:257-263.
- Jurie, C., Ortigues-Marty, I., Picard, B., Micol, D., Hocquette, J.F., 2006. The separate effects of the nature of diet and grazing mobility on metabolic potential of muscles from Charolais steers. *Livest. Sci.* 104:182-192.

- Jurie, C., Picard, B., Geay, Y., 1998. Influences of the method of housing bulls on their body composition and muscle fibre types. *Meat Sci.* 50:457-469.
- Jurie, C., Picard, B., Hocquette, J.F., Dransfield, E., Micol, D., Listrat, A., 2007b. Muscle and meat quality characteristics of Holstein and Salers cull cows. *Meat Sci.* 77:459-466.
- Jurie, C., Robelin, J., Picard, B., Geay, Y., 1995a. Postnatal changes in the biological characteristics of semitendinosus muscle in male Limousin cattle. *Meat Sci.* 41:125-135.
- Jurie, C., Robelin, J., Picard, B., Renand, G., Geay, Y., 1995b. Inter-animal variation in the biological characteristics of muscle-tissue in male limousin cattle. *Meat Sci.* 39:415-425.
- Kamoun, M., Culioli, J., 1988. Mechanical-behavior of cooked meat under sinusoidal compression. *J. Texture Stud.* 19:117-136.
- Lepetit, J., 2004. Rôle des tissus conjonctifs dans le déterminisme de la tendreté de la viande. pp 15-25 in Proc. 10th Congr. Science of Muscle and Meat Technology, Rennes, France.
- Lepetit, J., 2007. A theoretical approach of the relationships between collagen content, collagen cross-links and meat tenderness. *Meat Sci.* 76:147-159.
- Lepetit, J., Sale, P., Ouali, A., 1986. Postmortem evolution of rheological properties of the myofibrillar structure. *Meat Sci.* 16:161-174.
- Listrat, A., Hocquette, J.F., 2004. Analytical limits of total and insoluble collagen content measurements and of type I and III collagen analysis by electrophoresis in bovine muscles. *Meat Sci.* 68:127-136.
- Listrat, A., Picard, B., Jailler, R., Collignon, H., Peccatte, J.R., Micol, D., Geay, Y., Dozias, D., 2001. Grass valorisation and muscular characteristics of Blonde d'Aquitaine steers. *Anim. Res.* 50:105-118.
- Listrat, A., Rakadjyski, 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.
- Luning, P.A., Marcelis, W.J., Jongen, W.M.F., 2002. Food quality management: a techno-managerial approach. Wageningen Academic Publ., Wageningen, The Netherlands.
- Marchello, J.A., Ray, D.E., Hale, W.H., 1970. Carcass characteristics of beef cattle as influenced by season, sex and hormonal growth stimulants. *J. Anim. Sci.* 31:690-696.
- Micol, D., Robelin, J., Geay, Y., 1993. Growth and development of tissues and biological characteristics of muscle in rearing and finishing beef cattle. *Prod. Anim.* 6:61-69.
- Morgan, J.B., Wheeler, T.L., Koohmaraie, M., Crouse, J.D., Savell, J.W., 1993. Effect of castration on myofibrillar protein-turnover, endogenous proteinase activities, and muscle growth in bovine skeletal muscle. *J. Anim. Sci.* 71:408-414.
- Nute, G.R., 2002. Sensory analysis of meat. Woodhead Publ. Ltd., Cambridge, UK.
- Ouali, A., Sentandreu, M.A., Aubry, L., Boudjellal, A., Tassy, C., Geesink, G.H., Farias-Maffet, G., 2005. Meat toughness as affected by muscle type. In: J.F. Hocquette and S. Gigli (eds.) Indicators of milk and beef quality. Wageningen Academic Publ., Wageningen, The Netherlands, pp 391-395.
- Oury, M.P., Dumont, R., Jurie, C., Hocquette, J.F., Picard, B., 2010. Specific fibre composition and metabolism of the rectus abdominis muscle of bovine Charolais cattle. *BMC Biochem.* 11:12.
- Pethick, D.W., Jacob, R.H., McDonagh, M.B., O'Halloran, W.J., Ball, A.J., Hopkins, D.L., 2009. A new generation meat program in australia within the co-operative research centre for sheep industry innovation. *Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod.* 69:96-100.
- Picard, B., Barboiron, C., Duris, M.P., Gagniere, H., Jurie, C., Geay, Y., 1999. Electrophoretic separation of bovine muscle myosin heavy chain isoforms. *Meat Sci.* 53:1-7.
- Picard, B., Duris, M.P., Jurie, C., 1998. Classification of bovine muscle fibres by different histochemical techniques. *Histochem. J.* 30:473-479.
- Picard, B., Gagniere, H., Geay, Y., Hocquette, J.F., Robelin, J., 1995a. Study of the influence of age and weaning on the contractile and metabolic characteristics of bovine muscle. *Reprod. Nutr. Dev.* 35:71-84.
- Picard, B., Jurie, C., Bauchart, D., Dransfield, E., Ouali, A., Martin, J.F., Jailler, R., Lepetit, J., Culioli, J., 2007. Muscle and meat characteristics from the main beef breeds of the massif central. *Sci. Aliment.* 27:168-180.
- Picard, B., Lepetit, J., Coitin, P., Sassi, A.H., Bauchart, D., Biau, J., Giraudeau, L., Jailler, R., Micol, D., Listrat, A., Jurie, C., 2010. Muscle et viande de Blonde d'Aquitaine: particularités des muscles et de la viande de taurillon de la race Blonde d'Aquitaine. Available from: http://www.viandesetproduitscarnes.com/index.php?option=com_content&view=article&id=132:muscle-et-viande-de-blonde-daquitaine-vol-28-2&catid=93:economie-et-consommation&Itemid=580&lang=fr
- Picard, B., Robelin, J., Geay, Y., 1995b. Influence of castration and postnatal energy restriction on the contractile and metabolic characteristics of bovine muscle. *Ann. Zootech.* 44:347-357.
- Piot, C., Veerkamp, J.H., Bauchart, D., Hocquette, J.F., 1998. Contribution of mitochondria and peroxisomes to palmitate oxidation in rat and bovine tissues. *Comp. Biochem. Phys. B* 121:185-194.
- Prost, E., Pelczynska, E., Kotula, A.W., 1975. Quality characteristics of bovine meat. II. Beef tenderness in relation to individual muscles, age and sex of animals and carcass quality grade. *J. Anim. Sci.* 41:541-547.
- Rémond, D., Peyron, M.-A., Savary-Auzeloux, I., 2010. Viande et nutrition protéique. In: D. Bauchart and B. Picard (eds.) *Muscle et viande de ruminant*. Quae Publ., Versailles, France, pp 255-266.
- Renand, G., Picard, B., Touraille, C., Berge, P., Lepetit, J., 2001. Relationships between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls. *Meat Sci.* 59:49-60.
- Rhee, M.S., Wheeler, T.L., Shackelford, S.D., Koohmaraie, M., 2004. Variation in palatability and biochemical traits within and among eleven beef muscles. *J. Anim. Sci.* 82:534-550.
- Robelin, J., Geay, Y., 1975. Estimation of composition of beef carcasses from composition of 11th rib cut. I. Anatomical composition. *Ann. Zootech.* 24:391-402.
- SAS, 1987. Sas user's guide statistics, ver. 6. SAS Inst. Inc., Cary, NC, USA.
- Schreurs, N.M., Garcia, F., Jurie, C., Agabriel, J., Micol, D., Bauchart, D., Listrat, A., Picard, B., 2008. Meta-analysis of the effect of animal maturity on muscle characteristics in different muscles, breeds, and sexes of cattle. *J. Anim. Sci.* 86:2872-2887.
- Scollan, N.D., Choi, N.J., Kurt, E., Fisher, A.V., Enser, M., Wood, J.D., 2001. Manipulating the fatty acid composition of muscle and adipose tissue in beef cattle. *Brit. J. Nutr.* 85:115-124.
- Seideman, S.C., Cross, H.R., Oltjen, R.R., Schanbacher, B.D., 1982. Utilization of the intact male for red meat production - a review. *J. Anim. Sci.* 55:826-840.
- Seideman, S.C., Crouse, J.D., 1986. The effects of sex condition, genotype and diet on bovine muscle-fibre characteristics. *Meat Sci.* 17:55-72.
- Serrano, E., Pradel, P., Jailler, R., Dubroeuq, H., Bauchart, D., Hocquette, J.F., Listrat, A., Agabriel, J., Micol, D., 2007. Young Salers suckled bull production: effect of diet on performance, carcass and muscle characteristics and meat quality. *Animal* 1:1068-1079.

- Strydom, P.E., Naude, R.T., Smith, M.F., Scholtz, M.M., van Wyk, J.B., 2000. Characterization of indigenous african cattle breeds in relation to carcass characteristics. *Anim. Sci.* 70:241-252.
- Thompson, J., Polkinghorne, R., 2008. Special issue: meat standards Australia. *Aus. J. Exp. Agr.* 48(Suppl.4):1351-1480.
- Torrescano, G., Sanchez-Escalante, A., Gimenez, B., Roncales, P., Beltran, J.A., 2003. Shear values of raw samples of 14 bovine muscles and their relation to muscle collagen characteristics. *Meat Sci.* 64:85-91.
- Totland, G. K., Kryvi, H., 1991. Distribution patterns of muscle-fiber types in major muscles of the bull (*Bos taurus*). *Anat. Embryol.* 184:441-450.
- Verbeke, W., Van Wezemael, L., de Barcellos, M.D., Kugler, J.O., Hocquette, J.F., Ueland, O., Grunert, K.G., 2010. European beef consumers' interest in a beef eating-quality guarantee insights from a qualitative study in four EU countries. *Appetite* 54:289-296.
- Voges, K.L., Mason, C.L., Brooks, J.C., Delmore, R.J., Griffin, D.B., Hale, D.S., Henning, W.R., Johnson, D.D., Lorenzen, C.L., Maddock, R.J., Miller, R.K., Morgan, J.B., Baird, B.E., Gwartney, B.L., Savell, J.W., 2007. National beef tenderness survey - 2006: Assessment of warner-bratzler shear and sensory panel ratings for beef from US retail and foodservice establishments. *Meat Sci.* 77:357-364.
- Von Seggern, D.D., Calkins, C.R., Johnson, D.D., Brickler, J.E., Gwartney, B.L., 2005. Muscle profiling: characterizing the muscles of the beef chuck and round. *Meat Sci.* 71:39-51.
- Wegner, J., Albrecht, E., Fiedler, I., Teuscher, F., Papstein, H.J., Ender, K., 2000. Growth-and breed-related changes of muscle fiber characteristics in cattle. *J. Anim. Sci.* 78: 1485-1496.
- Wulf, D.M., Tatum, J.D., Green, R.D., Morgan, J.B., Golden, B.L., Smith, G.C., 1996. Genetic influences on beef longissimus palatability in Charolais- and Limousin-sired steers and heifers. *J. Anim. Sci.* 74: 2394-2405.
- Wyness, L., 2011. How much red meat should we eat? *Nutrition Bulletin* 36:221-223.
- Zhang, Y.Y., Zan, L.S., Wang, H.B., Xin, Y.P., Adoligbe, C.M., Ujan, J.A., 2010. Effect of sex on meat quality characteristics of Qinchuan cattle. *Afr. J. Biotechnol.* 9:4504-4509.
- Zinn, D.W., Durham, R.M., Hendrick, H.B., 1970. Feedlot and carcass grade characteristics of steers and heifers as influenced by days on feed. *J. Anim. Sci.* 31:302-306.

II. Conclusion

L'intérêt de la base BIF-Beef est de regrouper l'ensemble des données relatives aux expérimentations sur les qualités de la viande de bovins de différents projets de recherche. Son point fort est de pouvoir utiliser des requêtes pour extraire des données spécifiques en fonction des questions à traiter. On peut interroger la base pour s'intéresser à des données concernant un type d'animal (sexe, race), ou un type de muscle, ou au contraire comparer des races ou des muscles. Après cette présentation de la base et de certaines variables zootechniques, biochimiques, mécaniques et sensorielles, nous avons observé qu'il existe une grande variabilité entre races, sexes et entre différents muscles d'un même animal. Cependant, la présence de données issues de plusieurs origines augmente le nombre de facteurs de variation qu'il est nécessaire de prendre en compte dans les approches de méta-analyse.

Du fait que la base de données BIF-Beef rassemble plusieurs expérimentations concernant des mesures différentes et des facteurs de variation divers, les mêmes données ne sont pas systématiquement présentes pour tous les animaux. Le programme français Qualvigène, inclus dans BIF-Beef, rassemble un ensemble de mesures systématiques et uniquement sur le muscle *Longissimus thoracis* de taurillons de même âge et provenant des trois principales races à viande françaises (Charolaise, Limousine, Blonde d'Aquitaine). Dans ce programme, constituant aux alentours de 60% des données de BIF-Beef, nous pouvons faire des comparaisons entre races mais sans pouvoir comparer les muscles et les sexes. D'où la nécessité d'analyser ces données en combinaison avec d'autres données issues de différents programmes de recherche (ex. FiLiCol) si on veut introduire un effet muscle ou sexe ou âge. En effet, en fonction de l'objectif visé par les auteurs, la méta-analyse doit être réalisée à partir de jeux de données adaptés aux objectifs initiaux. Toutefois, il est important de garder le plus grand nombre de données possible afin de pouvoir tirer des lois que l'on peut considérer comme générales.

D'une façon générale, cette étude illustre que le volume important des données permet de tirer des conclusions robustes et des lois générales permettant de lever certaines contradictions observées dans la littérature. C'est pourquoi, il est important d'enrichir régulièrement la base de données BIF-Beef avec des données issues d'autres études.

Volet 2

Caractéristiques métaboliques et
contractiles comparées des muscles

Longissimus thoracis et Semitendinosus
de bovins.

Volet 2 : Caractéristiques métaboliques et contractiles **comparées des muscles *Longissimus thoracis* et** ***Semitendinosus* de bovins**

I. Introduction

Dans le cadre du programme européen « ProSafeBeef » (www.prosafebeef.eu/), un projet de mise en place d'un modèle prédictif (standardisé et reproductif) des qualités de la viande bovine est en développement. Ce travail rejoint un ensemble de travaux de modélisation initiés dans plusieurs pays (Australie, USA, Norvège) utilisant des bases de données. L'élaboration de ce modèle s'appuie sur la base de données BIF-Beef (Biologie Intégrative et Fonctionnelle de la viande bovine), qui regroupe des mesures allant de l'animal, la carcasse, le muscle et la viande pour plusieurs programmes de recherches (Meurice *et al* 2008). A partir de cette base volumineuse tant par le nombre que la nature des mesures (331 153 données qui renseignent 621 variables), des jeux spécifiques de données peuvent être extraits, analysés et interprétés afin de répondre à une question donnée.

Par exemple, nos travaux antérieurs et certaines données de la bibliographie, ont montré que les deux muscles *Longissimus thoracis* (LT : entrecôte) et *Semitendinosus* (ST : rond de gîte) présentent des propriétés contractiles et métaboliques différentes. Il est généralement admis que le ST est de type plus rapide et glycolytique que le LT. Toutefois, il semblerait que cette différence ne soit pas toujours observée. L'objectif de cette étude a donc été de vérifier à partir des nombreuses données disponibles sur ces deux muscles dans la base BIF-Beef, si les écarts entre ces deux muscles sont les mêmes quel que soit le type d'animal (sexe et type racial). Les caractéristiques métaboliques des muscles étudiés ont été déterminées par l'activité enzymatique de la LDH (Lactate Déshydrogénase) caractérisant le métabolisme glycolytique et de l'ICDH (Isocitrate Déshydrogénase) caractérisant le métabolisme oxydatif. Les caractéristiques contractiles des muscles étudiés ont été déterminées par la détermination des proportions des fibres : SO (« slow oxidative », pour lente oxydative), FOG (« fast oxido-glycolytic », pour rapide oxydo-glycolytique) et FG (« fast glycolytic », pour rapide glycolytique).

L'extraction à partir de la base BIF-Beef de ces caractéristiques pour les deux muscles LT et ST a permis de constituer un fichier de données issues de 7 (pour ICDH et LDH) et 6 (pour les types de fibres) races différentes.

L'analyse statistique des résultats a été réalisée à l'aide du logiciel SAS. Deux analyses de variances ont été effectuées avec la procédure PROC GLM, la première, relative au sexe, incluant les effets « sexe, muscle » et l'interaction « sexe × muscle », la seconde, relative au type racial, incluant les effets « race, muscle » et l'interaction « race × muscle ». Pour les deux analyses, un effet animal a été introduit afin de tenir compte du fait que les 2 muscles provenaient du même animal.



Meta-analysis of the comparison of the metabolic and contractile characteristics of two bovine muscles: *Longissimus thoracis* and *semitendinosus*

Sghaier Chriki ^{a,b}, Brigitte Picard ^a, Catherine Jurie ^a, Matthieu Reichstadt ^a, Didier Micol ^a, Jean-Paul Brun ^a, Laurent Journaux ^b, Jean-François Hocquette ^{a,*}

^a INRA UR1213, Unité de recherche sur les Herbivores, Theix, 63122 Saint Genès Champanelle, France

^b UNCEIA, 75595 Paris Cedex 12, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 21 December 2010

Received in revised form 16 February 2012

Accepted 23 February 2012

Keywords:

Bovine

Muscle biochemistry

Meta-analysis

Muscle fibres

Breed

Steers

ABSTRACT

This study used the BIF-Beef data warehouse to determine whether *semitendinosus* (ST) was a muscle with a faster contraction speed and more glycolytic than *longissimus thoracis* (LT), regardless of the sex and breed of animals. With more than 500 animals from 7 breeds, we confirmed that LT was more oxidative than ST in males and females, but not in steers, and in all the breeds studied except Montbéliard. The LT had more slow oxidative (SO) and fewer fast oxido-glycolytic (FOG) and fast-glycolytic (FG) muscle fibres than the ST muscle, regardless of sex, in all breeds except Montbéliard and Holstein. SO proportion and the oxidative activity were negatively correlated to FG proportion and to the glycolytic activity. Similarly, FOG proportion was positively correlated to the glycolytic activity and negatively to FG proportion. However, these relationships are not consistent across sexes and breeds. In conclusion, differences in muscle types may be affected by sex or breed but to a moderate extent only.

© 2012 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

A better control of meat quality is of major importance for beef producers and retailers in order to satisfy the consumer's requirement for a consistently satisfactory product (Hocquette et al., 2005). Different approaches in genetics (Hocquette, Leveziel, Renand, & Malafosse, 2007), in muscle biology (Geay, Bauchart, Hocquette, & Culioli, 2001), in animal breeding (Oliver et al., 2006) or concerning *post-mortem* processes (Culioli, 1998) have been used to better understand beef quality. From all these studies, the muscle type appears to be one of the biggest determinants of sensory quality. Indeed, intramuscular connective tissue determines basal toughness and intramuscular fat relates to flavour. In addition, both the contractile and metabolic nature of the fibres contributes to the determinism of tenderness and colour (Cuvelier et al., 2006; Vestergaard, Oksbjerg, & Henckel, 2000). However, the relationship between fibre type and beef quality is not consistent across muscle samples with different characteristics according to muscle types, breeds, sexes or individuals (Karlsson et al., 1993; Maltin, Balcerzak, Tilley, & Delday, 2003; Zamora et al., 1996).

To understand the quality of beef, several studies have been performed on different cattle muscles from different breeds and animal types reared in various conditions. Many studies focused on the characteristics of 2 muscles: *longissimus thoracis* (LT) and *semitendinosus* (ST). In fact, it is interesting to study these two muscles because

they represent two distinct regions of the carcass; namely, the loin and the round respectively (Schreurs et al., 2008). LT is known as a tender and oxidative muscle opposed to ST, described as a tougher and a more glycolytic muscle (Dransfield et al., 2003; Jurie et al., 2007; Jurie et al., 2007; Schreurs et al., 2008). However, this difference between these two muscles is not always the same. In fact, some studies showed that ST is more oxidative than LT (Brandstetter, Picard, & Geay, 1998; Hocquette et al., 1997; Picard, Gagniere, Geay, Hocquette, & Robelin, 1995).

The aim of this study was to verify from the many available data on these two muscles in the database BIF-Beef (Integrated and Functional Biology of Beef), if differences between these two muscles are the same regardless of the type of animal (especially its sex and breed). Another aim was to quantify those differences when they do exist. Indeed, the BIF-Beef data warehouse aims to associate the available phenotype data relating to muscle characteristics and beef quality. By data warehouse, we mean a large volume database, with documented data, and an interface proving the means for (i) appraising the contents of the database, (ii) extracting the selected data, and (iii) making an initial statistical analysis.

2. Materials and methods

2.1. Database description

The data come from the FiLiCol (Fibres–Lipids–Collagen) database, which is an internal database from INRA collecting experimental data

* Corresponding author.

E-mail address: jean-francois.hocquette@clermont.inra.fr (J.-F. Hocquette).

concerning animal, carcass, muscle and meat (Schreurs et al., 2008). Currently, it contains some 50,000 measurements obtained on several muscles from more than 500 animals belonging to 7 different breeds.

The BIF-Beef database (Hocquette et al., 2011) combines data coming from different programmes including three major sources: the INRA (Theix, France) FiLiCol database, the European GEMQUAL programme (Alberti et al., 2008) and the French QUALVIGENE programme databases (Allais et al., 2011). Currently, the BIF-Beef database contains some 331,745 measurements related to 621 variables (including more than 15,764 measurements for animal growth). Data were collected on several muscles from 5197 animals (1–120 months of age) belonging to 20 different breeds and were obtained across 43 different experiments. New data are continuously added to this warehouse. FiLiCol was the first database to be developed and provided the informatics scheme for the BIF-Beef data warehouse.

2.2. Determination of muscle fibre characteristics

As detailed by Jurie, Ortigues-Marty, Picard, Micol, and Hocquette (2006) glycolytic metabolism of muscular fibres can be assessed by phosphofructokinase (PFK) and lactate dehydrogenase (LDH) enzyme activities. On the other hand, oxidative metabolism can be assessed by beta-hydroxyacyl-CoA dehydrogenase (HAD), citrate synthase (CS), isocitrate dehydrogenase (ICDH), cytochrome-c oxidase (COX) enzyme activities.

In the present study, the metabolic characteristics of muscles studied were determined by LDH and ICDH activities. Glycolytic LDH and oxidative ICDH enzyme activities were measured spectrophotometrically in LT and ST, using the methods described by Jurie et al. (2006).

The proportions of muscle fibres (slow oxidative: SO, fast oxidative-glycolytic: FOG, and fast glycolytic: FG) were determined by histochemical methods (Picard, Duris, & Jurie, 1998) following the classification of Peter, Barnard, Edgerton, Gillespie, and Stempel (1972) based both on their contractile (ATPase activity) and metabolic properties (succinate dehydrogenase activity).

2.3. Sex and breeds

This study considered a subset of data with animals from 3 sexes: entire males, females (heifers and cull cows) and steers (castrated males); and from 7 breeds: Aubrac, Salers, Limousin, Charolais, Montbéliard, Holstein and Blond d'Aquitaine for metabolic properties and 6 breeds: Aubrac, Salers, Limousin, Charolais, Montbéliard, and Holstein for contractile properties (number of measurements for enzymatic activities and fibre types are indicated in Table 1 for each sex and each breed plus variations of age for each breed). Steers were present for Charolais and Montbéliard breeds only. The Holstein breed was represented by females only. The Blonde d'Aquitaine breed was represented by entire males only. The other breeds were represented mainly by entire males and females.

Table 1

Number of animals considered in this study according to breed and sex, for enzymatic activities and fibre types with indication of range of age for each breed.

	Enzymatic activities			Fibre type			Range of ages (months)
	Entire males	Females (heifers, cull cows)	Steers	Entire males	Females (heifers, cull cows)	Steers	All sexes
Charolais	50	22	58	95	22	35	[14–109]
Limousin	218	102	–	64	62	–	[12–119]
Blond d'aquitaine	11	–	–	–	–	–	[14–15]
Aubrac	21	21	–	21	21	–	[15–118]
Salers	84	27	–	84	27	–	[6–120]
Montbéliard	47	–	33	45	–	33	[4–28]
Holstein	–	7	–	–	7	–	[65–85]

2.4. Statistical analysis

Data were analysed with Statistical Analysis Systems (SAS, 1987). Two analyses of variance were performed with the PROC GLM procedure, the first one including the effects of sex and muscle plus the interaction “sex × muscle”, the second one including the effects of breed and muscle plus the interaction “breed × muscle”. It was not possible to test the effects of breed and sex in the same analysis because each sex was not present in all studied breeds. For both analyses, an animal effect, nested within the breed or the sex factor, was introduced to reflect the fact that the two muscles were sampled from the same animal. The breed or sex factors were tested against the animal factors. The residual mean square was used as the error term for the muscle effect. All data were presented as adjusted means with appropriate standard errors of the means (SEM).

Pearson correlation coefficients between variables were calculated using the Statistica software (Tulsa, OK, USA) to study the relationships between enzyme (ICDH and LDH) activities and the proportions of the different muscle fibre types (SO, FOG, FG).

3. Results

3.1. Overall differences in fibre characteristics between LT and ST muscles

The LT muscle had on average a higher ICDH activity (characterizing oxidative metabolism) and a lower LDH activity (characterizing the glycolytic metabolism) compared to the ST muscle (Fig. 1). On average, LDH and ICDH activities were slightly negatively correlated in LT (-0.11 , $P < 0.10$) and ST (-0.18 , $P < 0.05$). Moreover, significant differences were observed for the proportions of SO, FOG and FG fibres between these two muscles. Indeed, the LT muscle had significantly more SO (29% vs 13%, $P < 0.0001$) and fewer FOG (19% vs 25%, $P < 0.0001$) and FG (53% vs 62%, $P < 0.0001$) muscle fibres than the ST muscle. On average, the proportion of SO fibres was negatively correlated to the proportions of FOG fibres in LT (-0.40 , $P < 0.001$) and ST (-0.14 , $P < 0.05$) and to the proportion of FG fibres in LT (-0.55 , $P < 0.001$) and ST (-0.54 , $P < 0.001$). Similarly, the proportion of FOG fibres was negatively correlated to that of FG fibres in LT (-0.36 , $P < 0.001$) and ST (-0.73 , $P < 0.001$).

ICDH activity was on average positively correlated to the proportion of SO fibres (0.31 and 0.23 in LT and ST respectively, $P < 0.001$) and negatively to the proportion of FG fibres (-0.32 and -0.22 in LT and ST respectively, $P < 0.001$). LDH activity was on average positively correlated to the proportion of FOG fibres (0.27 and 0.18 in LT and ST respectively, $P < 0.001$) and negatively to the proportion of SO fibres (-0.22 and -0.23 in LT and ST respectively, $P < 0.001$).

3.2. Effect of sex on muscle characteristics

Significant differences were observed for LDH and ICDH activities between the three sexes (entire males, females, castrated males,

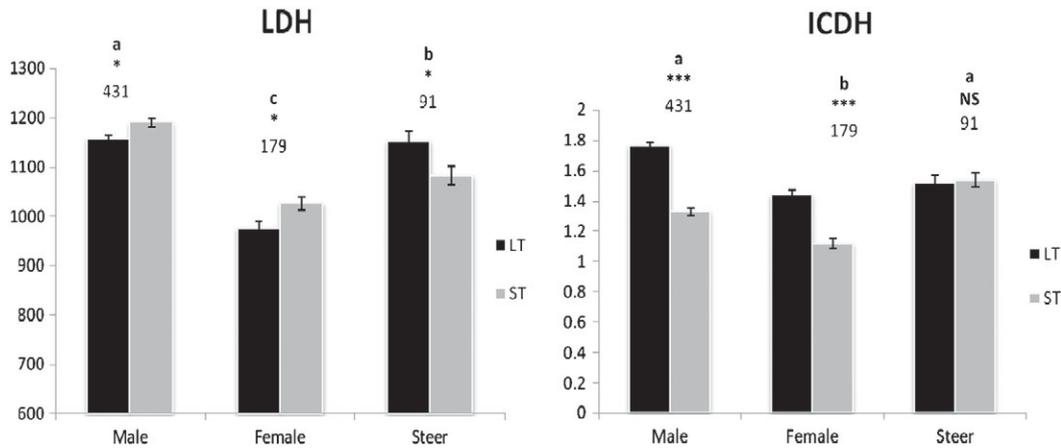


Fig. 1. Lactate dehydrogenase (LDH) and isocitrate dehydrogenase (ICDH) activities ($\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$) in the *longissimus thoracis* (black) and *semitendinosus* (grey) as a function of sex (number of samples are indicated above the histograms). Differences between sexes and between muscles for each sex are indicated by letters (a, b, c, $P < 0.05$) and asterisks (** $P < 0.001$; *** $P < 0.0001$; NS: not significant) respectively.

$P < 0.0001$). In addition, the interaction “sex \times muscle” was significant for LDH activity ($P = 0.0005$) and ICDH activity ($P = 0.0001$).

Based on the average ICDH activity for the two muscles (LT and ST), females had the least oxidative muscles ($1.27 \mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$ vs 1.52 and 1.54 for castrated and entire males, respectively, $P < 0.0001$). LDH activity differs between all sexes ($P = 0.05$): it was the highest for entire males and the lowest for females (Fig. 1). There were significant differences between males and steers considering both enzymes as a whole. Analysis of sex effect (Fig. 1) confirmed that LT was more oxidative and less glycolytic than ST in entire males and females, but not in steers. On average, LDH and ICDH activities were slightly negatively correlated (-0.14 to -0.42) in all muscle \times sex combinations except in ST of females.

The proportion of SO fibres (Fig. 2) was different in each sex: 25% for steers, 22% for entire males and 20% for females ($P < 0.01$). However, the proportions of FG and FOG fibres (Fig. 2) were the same in entire males and females but different in steers. FG proportions were indeed 57% and 59% for entire males and females respectively but 49% for steers ($P < 0.01$). Similarly, FOG proportions were 21% and 20% for entire males and females respectively but 26% for steers ($P < 0.01$).

In addition, the interaction “sex \times muscle” was significant for the proportions of SO, FOG and FG muscle fibres ($P < 0.0005$). LT muscle had a higher proportion of SO fibres than ST muscle ($P < 0.0001$) for entire males (31% vs 13%), females (30 vs 10%) and steers (30 vs 20%) (Fig. 2). The proportions of FOG and FG fibres were lower

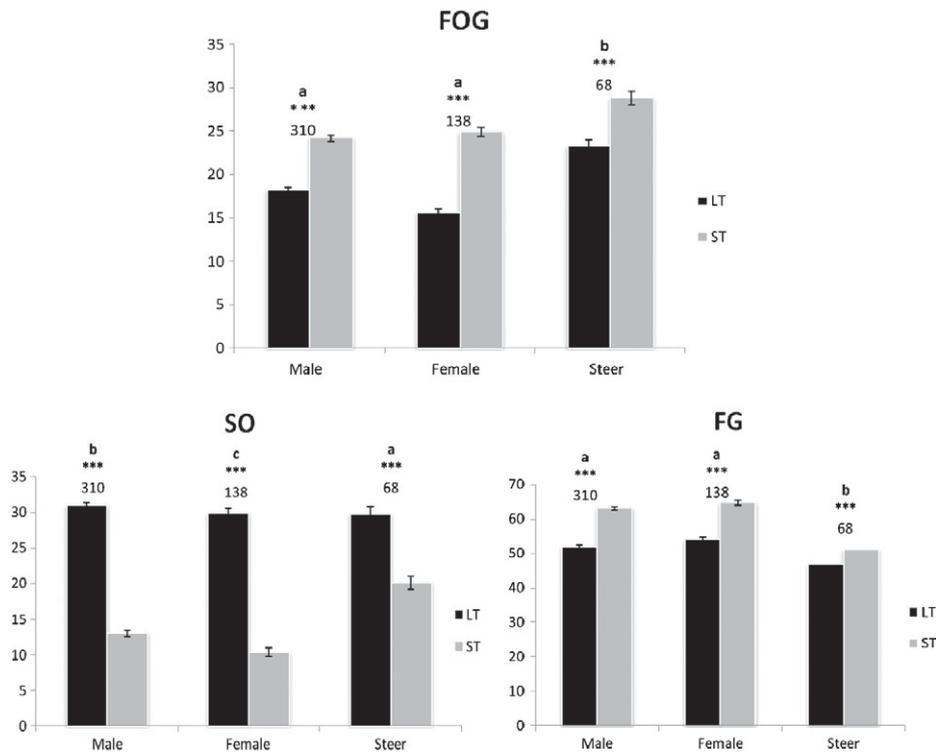


Fig. 2. Proportions (%) of SO (slow oxidative), FOG (fast oxido-glycolytic) and FG (fast glycolytic) muscle fibres in the *longissimus thoracis* (black) and *semitendinosus* (grey) as a function of sex (number of samples are indicated above the histograms). Differences between sexes and between muscles for each sex are indicated by letters (a, b, c, $P < 0.05$) and asterisks (** $P < 0.001$; *** $P < 0.0001$; NS: not significant) respectively.

($P < 0.01$) in LT than ST muscles in males (18% vs 24% for FOG, 52% vs 63% for FG), females (16% vs 25% for FOG, 54% vs 65% for FG) and steers (23% vs 29% for FOG, 47% vs 51% for FG). On the other side, the difference between LT and ST was less marked in steers than in entire males and females for SO, FOG and FG proportions.

On average, the proportion of SO fibres was negatively correlated to the proportions of FOG fibres in LT (-0.18 to -0.53 , $P < 0.10$ to $P < 0.01$) and ST (-0.21 to -0.28 , $P < 0.10$ to $P < 0.05$) except in ST of steers ($+0.15$, not significant). The proportion of SO fibres was also negatively correlated to the proportion of FG fibres in LT (-0.49 to -0.52 , $P < 0.01$) and ST (-0.44 to -0.75 , $P < 0.01$). Similarly, the proportion of FOG fibres was negatively correlated to that of FG fibres in both LT and ST (-0.23 to -0.78 , $P < 0.10$ to $P < 0.01$).

ICDH activity was on average positively correlated to the proportion of SO fibres ($+0.15$ to 0.35 , $P < 0.10$ to $P < 0.05$) in all muscle \times sex combinations. By contrast, LDH activity was not consistently positively correlated to the proportion of FOG fibres or negatively to the proportion of SO fibres across muscle \times sex combinations.

3.3. Effect of breed on muscle characteristics

Significant differences were observed for LDH and ICDH activities between breeds ($P < 0.0001$, Fig. 3). In addition, the interaction

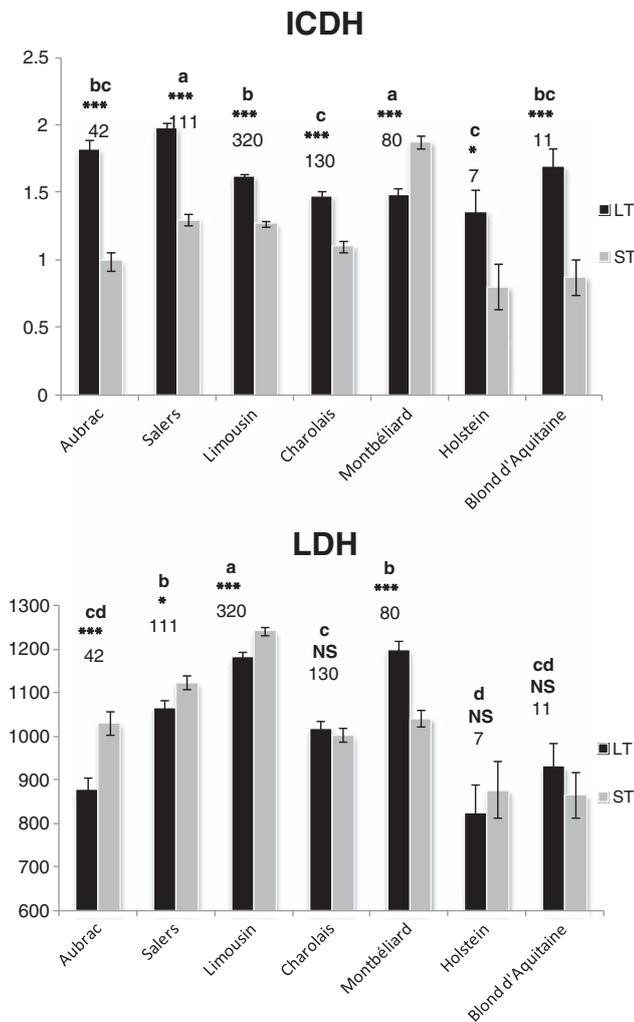


Fig. 3. Lactate dehydrogenase (LDH) and isocitrate dehydrogenase (ICDH) activities ($\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$) in *longissimus thoracis* (black) and *semitendinosus* (grey) (number of samples are indicated above the histograms). Differences among breeds and between muscles for each sex are indicated by letters (a, b, c, d, $P < 0.05$) and asterisks (** $P < 0.001$; *** $P < 0.0001$; NS: not significant) respectively.

“breed \times muscle” was significant for LDH activity ($P < 0.0001$) and ICDH activity ($P < 0.0001$).

Whereas Montbéliard and Salers had the highest ICDH activity (1.68 and 1.63 $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$, respectively), Charolais and Holstein had the lowest ICDH activity (1.28 and 1.07 $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$ respectively). The Limousin had the most glycolytic muscles based on LDH activity (1213 $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$, $P = 0.05$), unlike Holstein which had the lowest glycolytic muscle (Fig. 3, LDH activity: 851 $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$).

The LT had a metabolic activity more oxidative than ST (from a higher ICDH activity: 1.63 vs 1.17 $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$, $P < 0.05$), in all breeds studied except Montbéliard, a breed for which the LT was less oxidative (ICDH: 1.48 $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$ in LT vs 1.87 $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$ in ST, $P < 0.0001$) and more glycolytic than ST in both steers and males (LDH: 1200 $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$ in LT vs 1043 $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$ in ST, $P < 0.0001$, Fig. 3).

Significant differences were observed for the proportions of SO, FOG and FG muscle fibres between breeds ($P < 0.0001$). In addition, the interaction “breed \times muscle” was significant for the proportions of SO, FOG and FG muscle fibres ($P < 0.0001$).

The proportions of SO were the highest for Aubrac and Montbéliard (23% and 24% respectively), and the lowest for Holstein (15%, $P < 0.05$). The specificities of Holstein animals can be explained by an effect of sex since this breed was represented by females only, and females were characterised by a low ICDH activity, a low LDH activity and a low proportion of SO fibres as previously observed for all breeds. In addition, the highest proportions of FOG (25%) were observed for Salers, and Montbéliard, but Aubrac, Limousin and Charolais presented the lowest proportion of FOG (20%, $P < 0.05$). Furthermore, the highest proportions of FG were observed for Holstein (64%), Limousin (59%) and Charolais (59%), but Salers (53%) and Montbéliard (54%) presented the lowest proportions of FG (Fig. 4).

In other words, differences between LT and ST muscles were the same in all studied breeds except in Montbéliard and Holstein for which LT and ST had the same proportions of FOG (24–26% for Montbéliard, 20–22% for Holstein) and FG (55–54% for Montbéliard, 60–68% for Holstein), but LT had still more SO fibres in these two breeds (26 vs 22% for Montbéliard, 20 vs 9% for Holstein in LT and ST respectively, $P < 0.01$).

ICDH activity was negatively correlated to LDH activity in muscles of dairy breeds (Montbéliard and Holstein grouped together) for both LT and ST (-0.37 and -0.30 respectively, $P < 0.05$). In the case of beef breeds (Charolais, Limousine, Blonde d'Aquitaine grouped together), this negative correlation was observed for ST only (-0.16 , $P < 0.05$). ICDH activity was negatively correlated to the proportions of FG fibres in dairy breeds (-0.26 and -0.44 in LT and ST respectively, $P < 0.05$) but for LT only (-0.22 , $P < 0.05$) in the case of beef breeds.

ICDH activity was positively correlated to the proportion of SO muscle fibres for dairy breeds (0.27 and 0.41 in LT and ST respectively, $P < 0.05$). In the case of beef breeds, this positive correlation was observed for LT only (0.33, $P < 0.05$).

LDH activity was positively correlated to the proportion of FOG fibres but for beef breeds only (0.26 and 0.22 in LT and ST respectively), and not in dairy breeds.

These results indicate that the relationships between enzyme activities and proportions of muscle fibre types slightly differ between beef breeds and dairy breeds. Within dairy breeds, the analysis with the Montbéliard breed only does not change significantly the results (not shown).

4. Discussion

4.1. Overall differences in fibre characteristics between LT and ST muscles

It is well known from the literature that the proportions of muscle fibre types varied considerably from muscle to muscle (Totland & Kryvi, 1991). We did observe a lower proportion of SO fibres and

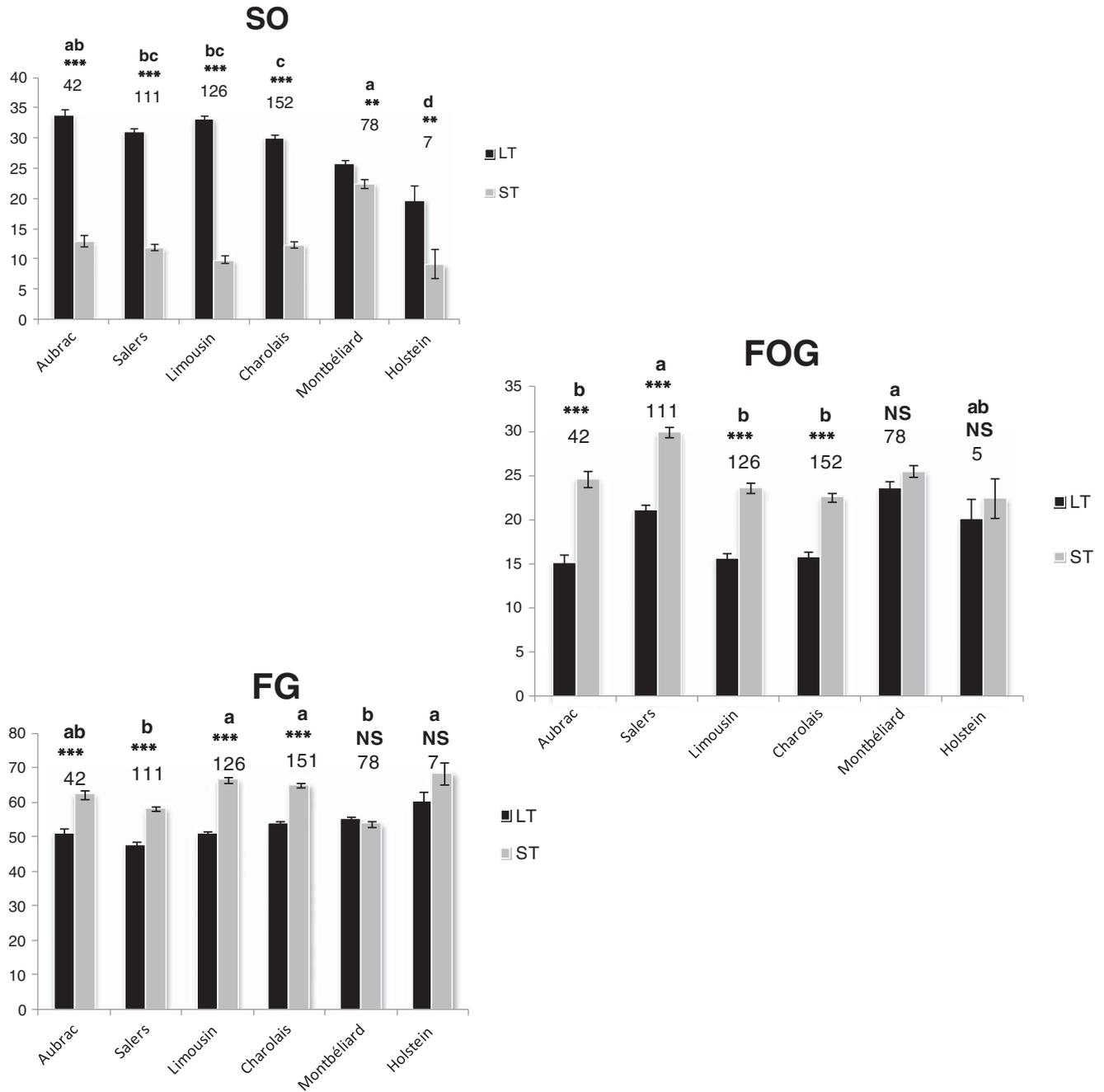


Fig. 4. Proportions (%) of SO (slow oxidative), FOG (fast oxido-glycolytic) and FG (fast glycolytic) muscle fibres in the *longissimus thoracis* (black) and *semitendinosus* (grey) (number of samples are indicated above the histograms). Differences among breeds and between muscles for each sex are indicated by letters (a, b, c, d, $P < 0.05$) and asterisks (** $P < 0.001$; *** $P < 0.001$; NS: not significant) respectively.

higher proportions of FOG and FG fibres in ST muscle compared to LT muscle as previously indicated by Totland and Kryvi (1991). Indeed, those authors found (i) that FG (or IIB or IIX) fibres were more abundant in ST than in LT and (ii) that SO (or I) fibres were more abundant in LT than ST. This explains why, based on ICDH and LDH activities, ST muscle was on average less oxidative and more glycolytic than LT since ICDH activity was a marker of the proportion of SO fibres and LDH a marker of the proportion of FOG fibres. Indeed, our results showed that ST was faster and more glycolytic (since it had more FG and FOG and fewer SO fibres) than LT. Furthermore, ST had a higher LDH activity and a lower ICDH activity than LT, which is in agreement with the different fibre proportions. Vestergaard et al. (2000) did show that the oxidative and glycolytic enzyme activities

of a muscle change in accordance with the changes in fibre type proportions, which is supported by this study thanks to the correlations between enzyme activities and the proportion of fibre types. Oury, Dumont, Jurie, Hocquette, and Picard (2010) also observed relationship between enzyme activities and proportions of fibre types similar to those observed in this study.

Nevertheless, the correlation coefficients found between metabolic activities (ICDH and LDH) and the fibre types in LT and ST were on average moderate (+0.18 to +0.31 or -0.22 to -0.32) which indicate that it is difficult to use the metabolic activities to predict the type of fibres. This was expected because the classification of muscle fibres is based both on their contractile (ATPase activity) and metabolic properties, and not only on their metabolic activity. In addition,

the metabolism of some muscle fibres differs according to the muscle (Picard et al., 1998). Furthermore, on average, LDH and ICDH activities were slightly negatively correlated in both muscles (-0.11 to -0.18), which indicate that there is no clear opposition between oxidative and glycolytic metabolisms. Indeed, some muscles which need a lot of energy from any origin may have a high oxidative activity and a high glycolytic activity while a muscle which does not need a lot of energy may have low glycolytic and oxidative activities. On a biochemical point of view, oxidative activity (*i.e.* production free energy in the form of ATP) uses either acetyl-CoA which comes from the degradation of fatty acids or pyruvate which comes from the degradation of glucose. This explains why a high oxidative activity may be associated to a high glycolytic activity in some specific muscles or in some physiological situations.

4.2. Effect of sex on muscle characteristics

Across almost all breeds, the LT muscle was less glycolytic than the ST in both entire males and females. In contrast, steers had a higher LDH (glycolytic) activity in LT than in ST. This fits with the observations of Schreurs et al. (2008) who showed that the LDH activity was generally lower and oxidative activity higher in bulls than in castrate males. This peculiarity of steers confirms the idea that sex has a great influence on muscle characteristics, and more precisely a greater influence than breed according to Johnson, McGowan, Nurse, and Anous (1995) and Zhang et al. (2010). The muscle-specific response to sex can be associated to the fact that changes in ICDH enzyme activity are higher in ST than in LT from young animals with a low degree of physiological maturity (*i.e.* when animals have less than half the proportion of mature body weight). More precisely, before puberty, the activity of the oxidative enzyme ICDH decreased and the activity of LDH (a glycolytic enzyme) increased in young bulls (Schreurs et al., 2008). Thus, results from the literature (Brandstetter et al., 1998; Rhee, Wheeler, Shackelford, & Koohmaraie, 2004; Schreurs et al., 2008) and this study indicate that ST may be more sensitive to sexual hormones (for instance testosterone in young bulls) than the LT during the onset of puberty. This may explain the observed differences between steers and young bulls.

In addition, the average age for steers was 21 months but it was 16 months for young bulls. So, it is known that increasing age after puberty favours the oxidative activity while decreasing the glycolytic activity (Hocquette et al., 2005; Jurie, Picard, & Geay, 1999; Jurie et al., 2006) and increasing the proportion of type I (slow oxidative) fibre of muscles. Besides, ST has a developmental rate faster than LT (Schreurs et al., 2008). This may contribute to the higher ICDH activity in the ST of steers.

Another difference between sexes was observed between males and females, the latter having a lower ICDH activity and also a lower LDH activity. This means that the overall metabolic activity of muscles (*i.e.* the sum of glycolysis and mitochondria activities) is lower in females than in males. This may be explained by the fact that muscles from males require more energy in the form of ATP from any origin (glycolysis and mitochondria) to support for instance the higher muscle growth and/or a higher physical activity in males. The high LDH activity in muscles from males may be also explained by the high muscle development of entire males which generally switch muscle metabolism towards the glycolytic type (Picard et al., 2007).

4.3. Effect of breed on muscle characteristics

Selective breeding in cattle may have modified muscle characteristics involved in meat quality (Bernard, Cassar-Malek, Renand, & Hocquette, 2009; Hocquette, 2010; Sudre et al., 2005). Beef breeds which have been selected on muscle mass, comparatively to dairy

breeds, have a higher glycolytic metabolism associated with higher proportion of fast glycolytic fibres.

However, it is clear from this study that these metabolic differences of muscles between dairy and beef breeds do not affect all the muscle types to the same extent: in dairy breeds (Holstein and Montbéliard), the proportions of FOG and FG fibres did not significantly differ between LT and ST unlike in beef breeds (Fig. 4). This study also showed that the relationships between enzyme activities and proportions of muscle fibre types differ between beef breeds and dairy breeds. In particular, LDH activity was not positively correlated to the proportion of FOG fibres in dairy breeds as in beef breeds.

Montbéliard had also specific features namely a high proportion of SO fibres in ST which explains a high ICDH activity in this muscle. However, all Montbéliard animals were entire or castrate males which may confound breed and sex effects. In fact, the specificity of the Montbéliard breed (a high ICDH activity and a high proportion of SO fibres in ST) is in accordance with the works on Montbéliard of Picard et al. (1995), Brandstetter et al. (1998), Hocquette et al. (1997) which showed that the ST was more oxidative and less glycolytic than LT in this breed. Two factors, with cumulative effects, may explain the specificity of the Montbéliard breed: (i) on the one hand, the dairy and rustic breeds (which are early-maturing compared to beef breeds) were shown to have a greater oxidative metabolism and a higher proportion of oxidative fibre type (Hocquette et al., 2007; Schreurs et al., 2008) with the relationship between muscle fibre types and enzyme activities being also different between dairy and beef breeds and, (ii) on the other hand, we observed that the proportions of SO fibres and ICDH activity were higher in castrated males than in females in ST but not in LT (this study).

The orientation of muscle fibres to the slow-oxidative (SO) type favours a higher content of intramuscular fat (Hocquette et al., 2010) while a higher proportion of fast glycolytic fibres (FG) favours meat ageing (Dransfield et al., 2003; Renand, Picard, Touraille, Berge, & Lepetit, 2001). Moreover, muscles with a high proportion of SO fibres or a low proportion of FG were more tender (Dransfield et al., 2003; Renand et al., 2001; Strydom, Naude, Smith, Scholtz, & van Wyk, 2000).

5. Conclusion

From this meta-analytic study, using a great number of data, we conclude that ST muscle was faster and more glycolytic than LT in all the studied beef breeds except for Montbéliard and Holstein and in both males and females but not in steers.

Within a muscle, breed and sex have a role in determining muscle contractile and metabolic characteristics. In fact, the meta-analysis of this study emphasises that a large quantity of data are needed to draw robust conclusions regarding differences between muscle types according to breed and sex. Indeed, the amount of data not only brings statistical strength but also a better understanding of the variability according to various criteria (breed, age, sex, etc.). So, it's important to include more data in the BIF-Beef database to further increase the robustness of such meta-analysis.

References

- Alberti, P., Panea, B., Sanudo, C., Olleta, J. L., Ripoll, G., Ertbjerg, P., et al. (2008). Live weight, body size and carcass characteristics of young bulls of fifteen European breeds. *Livestock Science*, *114*(1), 19–30.
- Allais, S., Journaux, L., Leveziel, H., Payet-Duprat, N., Raynaud, P., Hocquette, J. F., et al. (2011). Effects of polymorphisms in the calpastatin and μ -calpain genes on meat tenderness in 3 French beef breeds. *Journal of Animal Science*, *89*(1), 1–11.
- 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*(2), 205–212.
- Brandstetter, A. M., Picard, B., & Geay, Y. (1998). Muscle fibre characteristics in four muscles of growing male cattle – II. Effect of castration and feeding level. *Livestock Production Science*, *53*(1), 25–36.

- Culioli, J. (1998). La qualité de la viande bovine: aspects biologiques et technologiques de la gestion de la tendreté. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France*, 71, 25–46.
- Cuvelier, C., Cabaraux, J. F., Dufresne, L., Clinquart, A., Hocquette, J. F., Istasse, L., et al. (2006). Performance, slaughter characteristics and meat quality of young bulls from Belgian Blue, Limousin and Aberdeen Angus breeds fattened with a sugar-beet pulp or a cereal-based diet. *Animal Science*, 82, 125–132.
- Dransfield, E., Martin, J. F., Bauchart, D., Abouelkaram, S., Lepetit, J., Culioli, J., et al. (2003). Meat quality and composition of three muscles from French cull cows and young bulls. *Animal Science*, 76, 387–399.
- Geay, Y., Bauchart, D., Hocquette, J. F., & Culioli, J. (2001). Effect of nutritional factors on biochemical, structural and metabolic characteristics of muscles in ruminants, consequences on dietetic value and sensorial qualities of meat. *Reproduction Nutrition Development*, 41(1), 1–26 (Erratum in *Reproduction Nutrition Development*, 41(24), 377–377).
- Hocquette, J. F. (2010). Endocrine and metabolic regulation of muscle growth and body composition in cattle. *Animal*, 4(11), 1797–1809.
- Hocquette, J. F., Bernard, C., Cassar-Malek, I., Lepetit, J., Micol, D., Jurie, C., et al. (2007). New indicators of beef tenderness revealed by functional genomic approaches (the MUGENE project). *14èmes Rencontres autour des recherches sur les ruminants, Paris, les 5 et 6 Décembre 2007* (pp. 117–120).
- Hocquette, J. F., Cassar-Malek, I., Listrat, A., Jurie, C., Jailler, R., & Picard, B. (2005). Évolution des recherches sur le muscle des bovins et la qualité sensorielle de leur viande I. Vers une meilleure connaissance de la biologie musculaire. *Cahiers Agricultures*, 14(4), 365–372.
- Hocquette, J. F., Castiglia-Delavaud, C., Graulet, B., Ferre, P., Picard, B., & Vermorel, M. (1997). Weaning marginally affects glucose transporter (GLUT4) expression in calf muscles and adipose tissues. *The British Journal of Nutrition*, 78(2), 251–271.
- Hocquette, J. F., Gondret, F., Baeza, E., Medale, F., Jurie, C., & Pethick, D. W. (2010). Intramuscular fat content in meat-producing animals: development, genetic and nutritional control, and identification of putative markers. *Animal*, 4(2), 303–319.
- Hocquette, J. F., Leveziel, H., Renand, G., & Malafosse, A. (2007). The genomics revolution and its benefits to the beef industry. *Cahiers Agricultures*, 16(6), 457–463.
- Hocquette, J. F., Meurice, P., Brun, J. P., Jurie, C., Denoyelle, C., Bauchart, D., et al. (2011). BIF-Beef: a data warehouse for muscle biology to predict beef quality. Application to the relationship between intramuscular fat level and flavour. *Animal Production Science*, 51, 975–981.
- Hocquette, J. F., Richardson, R. I., Prache, S., Medale, F., Duffy, G., & Scollan, N. D. (2005). The future trends for research on quality and safety of animal products. *Italian Journal of Animal Science*, 4, 49–72.
- Johnson, D. D., McGowan, C. H., Nurse, G., & Anous, M. R. (1995). Breed type and sex effects on carcass traits, composition and tenderness of young goats. *Small Ruminant Research*, 17(1), 57–63.
- Jurie, C., Cassar-Malek, I., Bonnet, M., Leroux, C., Bauchart, D., Boulesteix, P., et al. (2007). Adipocyte fatty acid-binding protein and mitochondrial enzyme activities in muscles as relevant indicators of marbling in cattle. *Journal of Animal Science*, 85(10), 2660–2669.
- Jurie, C., Ortigues-Marty, I., Picard, B., Micol, D., & Hocquette, J. F. (2006). The separate effects of the nature of diet and grazing mobility on metabolic potential of muscles from Charolais steers. *Livestock Science*, 104(1–2), 182–192.
- Jurie, C., Picard, B., & Geay, Y. (1999). Changes in the metabolic and contractile characteristics of muscle in male cattle between 10 and 16 months of age. *The Histochemical Journal*, 31(2), 117–122.
- Jurie, C., Picard, B., Hocquette, J. F., Dransfield, E., Micol, D., & Listrat, A. (2007). Muscle and meat quality characteristics of Holstein and Salers cull cows. *Meat Science*, 77(4), 459–466.
- Karlsson, A., Enfalt, A. C., Essengustavsson, B., Lundstrom, K., Rydhmer, L., & Stern, S. (1993). Muscle histochemical and biochemical-properties in relation to meat quality during selection for increased lean tissue-growth rate in pigs. *Journal of Animal Science*, 71(4), 930–938.
- Maltin, C., Balcerzak, D., Tilley, R., & Delday, M. (2003). Determinants of meat quality: tenderness. *The Proceedings of the Nutrition Society*, 62(2), 337–347.
- Oliver, M. A., Nute, G. R., Furnols, M. F. I., San Julian, R., Campo, M. M., Sanudo, C., et al. (2006). Eating quality of beef, from different production systems, assessed by German, Spanish and British consumers. *Meat Science*, 74(3), 435–442.
- Oury, M. P., Dumont, R., Jurie, C., Hocquette, J. F., & Picard, B. (2010). Specific fibre composition and metabolism of the rectus abdominis muscle of bovine Charolais cattle. *BMC Biochemistry*, 11, 12.
- Peter, J. B., Barnard, R. J., Edgerton, V. R., Gillespie, C. A., & Stempel, K. E. (1972). Metabolic profiles of three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. *Biochemistry*, 11(14), 2627–2633.
- Picard, B., Duris, M. P., & Jurie, C. (1998). Classification of bovine muscle fibres by different histochemical techniques. *The Histochemical Journal*, 30(7), 473–479.
- Picard, B., Gagniere, H., Geay, Y., Hocquette, J. F., & Robelin, J. (1995). Study of the influence of age and weaning on the contractile and metabolic characteristics of bovine muscle. *Reproduction Nutrition Development*, 35(1), 71–84.
- Picard, B., Jurie, C., Bauchart, D., Dransfield, E., Ouali, A., Martin, J. F., et al. (2007). Muscle and meat characteristics from the main beef breeds of the Massif Central. *Sciences des Aliments*, 27(2), 168–180.
- Renand, G., Picard, B., Touraille, C., Berge, P., & Lepetit, J. (2001). Relationships between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls. *Meat Science*, 59(1), 49–60.
- Rhee, M. S., Wheeler, T. L., Shackelford, S. D., & Koohmaraie, M. (2004). Variation in palatability and biochemical traits within and among eleven beef muscles. *Journal of Animal Science*, 82(2), 534–550.
- SAS (1987). *SAS user's guide statistics. Version 6*. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Schreurs, N. M., Garcia, F., Jurie, C., Agabriel, J., Micol, D., Bauchart, D., et al. (2008). Meta-analysis of the effect of animal maturity on muscle characteristics in different muscles, breeds, and sexes of cattle. *Journal of Animal Science*, 86(11), 2872–2887.
- Strydom, P. E., Naude, R. T., Smith, M. F., Scholtz, M. M., & van Wyk, J. B. (2000). Characterization of indigenous African cattle breeds in relation to carcass characteristics. *Animal Science*, 70, 241–252.
- Sudre, K., Cassar-Malek, I., Listrat, A., Ueda, Y., Leroux, C., Jurie, C., et al. (2005). Biochemical and transcriptomic analyses of two bovine skeletal muscles in Charolais bulls divergently selected for muscle growth. *Meat Science*, 70(2), 267–277.
- Totland, G. K., & Kryvi, H. (1991). Distribution patterns of muscle-fiber types in major muscles of the bull (*Bos taurus*). *Anatomy and Embryology*, 184(5), 441–450.
- Vestergaard, M., Oksbjerg, N., & Henckel, P. (2000). Influence of feeding intensity, grazing and finishing feeding on muscle fibre characteristics and meat colour of semitendinosus, longissimus dorsi and supraspinatus muscles of young bulls. *Meat Science*, 54(2), 177–185.
- Zamora, F., Debiton, E., Lepetit, J., Lebert, A., Dransfield, E., & Ouali, A. (1996). Predicting variability of ageing and toughness in beef M *longissimus lumborum et thoracis*. *Meat Science*, 43(3–4), 321–333.
- Zhang, Y. Y., Zan, L. S., Wang, H. B., Xin, Y. P., Adoligbe, C. M., & Ujan, J. A. (2010). Effect of sex on meat quality characteristics of Qinchuan cattle. *African Journal of Biotechnology*, 9(28), 4504–4509.

II. Conclusion

A partir des données sur les deux muscles ST et LT issues de la base BIF-Beef, nous pouvons conclure que le ST est de type plus rapide glycolytique que le LT chez les mâles entiers et les femelles mais pas chez les mâles castrés. D'autre part, les races laitières comparativement aux races allaitantes, présentent des différences moins marquées entre ces deux muscles qui sont inversées en race Montbéliarde. L'orientation des fibres musculaires vers le type lent-oxydatif (SO) comme généralement dans le LT est favorable à la fois à une teneur plus élevée en lipides intramusculaires et à une meilleure tendreté alors qu'une proportion élevée de fibres rapides-glycolytiques (FG) favorise la maturation de la viande.

Cette étude illustre bien une application de méta-analyse rendue possible grâce à l'utilisation d'un ensemble de données représentatives de différents types d'animaux pour les deux muscles étudiés. Cette même étude peut être réalisée sur d'autres variables zootechniques, biochimiques, mécaniques ou sensorielles, présentes dans la base de données BIF-Beef. En effet, une méta-analyse réalisée sur différents types d'animaux issus de races différentes est importante afin d'identifier la part de variation expliquée par ces facteurs (race, sexe...) de certaines variables d'intérêt. Une meilleure connaissance des facteurs en amont influençant le muscle bovin (caractéristiques musculaires et qualité) est d'un intérêt majeur pour les éleveurs afin de sélectionner leur troupeau sur des critères bien particuliers.

Par ailleurs, cette étude illustre que le volume important des données permet d'envisager une puissance statistique élevée des analyses, notamment pour des approches multi factorielles et l'établissement de lois de réponse que l'on peut considérer comme générales, d'où l'intérêt d'incrémenter régulièrement cette base de données par des données issues d'autres expériences et programmes de recherche européens. Il est en effet indispensable de généraliser certaines lois et conclusions constatées sur des bovins de races françaises par des mesures effectuées sur des races européennes. Dans le cadre du programme européen ProSafeBeef, la base BIF-Beef a été complétée par des mesures effectuées sur une race anglaise, « Aberdeen Angus », caractérisée par des carcasses plus grasses et par une viande persillée.

Volet 3

Analyse par une approche statistique en
«cluster» des données de tendreté sensorielle
de la base BIF-Beef et recherche des
caractéristiques biochimiques les plus
explicatives de la tendreté.

Volet 3 : Analyse par une approche statistique en
«cluster» des données de tendreté sensorielle de la base
BIF-Beef et recherche des caractéristiques biochimiques
les plus explicatives de la tendreté.

I. Introduction

Une autre utilisation des données de la base BIF-Beef consiste à expliquer les qualités de viande comme la tendreté par les caractéristiques musculaires disponibles. C'était l'objectif de cette troisième étude où nous avons cherché à expliquer les variations de la tendreté de la viande à partir de plusieurs caractéristiques biochimiques du muscle bovin. Pour cela, les données représentant les notes de tendreté attribuées par des jurys de dégustation entraînés ont été extraites de la base BIF-Beef. Les experts composant les jurys ont noté les échantillons (N=4366) en fonction de leur tendreté sur une échelle de 1 à 10. Ces échantillons provenaient de différents muscles : *Semitendinosus*, *Semimembranus*, *Rectus abdominis*, *Triceps brachii* et majoritairement *Longissimus thoracis*.

L'analyse statistique des résultats a été réalisée à l'aide du logiciel SAS. Une analyse constituant trois classes ou « clusters » de tendreté¹⁶ (faible, intermédiaire et élevée) a été effectuée. Par la suite, et quand les données étaient disponibles, chaque « cluster » a été testé en association avec différentes caractéristiques biochimiques (teneurs en collagène total et insoluble, surface moyenne, propriétés métaboliques et contractiles des fibres musculaires) et mécaniques (force de cisaillement Warner-Bratzler) des muscles qui peuvent être liées à la tendreté, dans le but de voir leurs comportements dans chaque classe. Chaque variable analysée a été testée pour son association préférentielle à une ou deux des 3 classes.

Le but de cette approche était de regrouper les individus dans des classes les plus homogènes possibles. Dans notre étude, on a choisi une typologie à trois classes (n=3). De plus, il est nécessaire d'éliminer les valeurs aberrantes (ou « outlier ») avant de commencer l'analyse sinon les résultats risquent d'être biaisés.

¹⁶ Il s'agit d'une typologie (segmentation) qui vise à séparer les données en trois classes ou « clusters » de tendreté (faible, intermédiaire et élevée).

RESEARCH ARTICLE

Open Access

Cluster analysis application identifies muscle characteristics of importance for beef tenderness

Sghaier Chriki^{1,2,3}, Graham E Gardner⁴, Catherine Jurie^{1,2}, Brigitte Picard^{1,2}, Didier Micol^{1,2}, Jean-Paul Brun^{1,2}, Laurent Journaux³ and Jean-Francois Hocquette^{1,2*}

Abstract

Background: An important controversy in the relationship between beef tenderness and muscle characteristics including biochemical traits exists among meat researchers. The aim of this study is to explain variability in meat tenderness using muscle characteristics and biochemical traits available in the Integrated and Functional Biology of Beef (BIF-Beef) database. The BIF-Beef data warehouse contains characteristic measurements from animal, muscle, carcass, and meat quality derived from numerous experiments. We created three classes for tenderness (high, medium, and low) based on trained taste panel tenderness scores of all meat samples consumed (4,366 observations from 40 different experiments). For each tenderness class, the corresponding means for the mechanical characteristics, muscle fibre type, collagen content, and biochemical traits which may influence tenderness of the muscles were calculated.

Results: Our results indicated that lower shear force values were associated with more tender meat. In addition, muscles in the highest tenderness cluster had the lowest total and insoluble collagen contents, the highest mitochondrial enzyme activity (isocitrate dehydrogenase), the highest proportion of slow oxidative muscle fibres, the lowest proportion of fast-glycolytic muscle fibres, and the lowest average muscle fibre cross-sectional area. Results were confirmed by correlation analyses, and differences between muscle types in terms of biochemical characteristics and tenderness score were evidenced by Principal Component Analysis (PCA). When the cluster analysis was repeated using only muscle samples from *m. Longissimus thoracis* (LT), the results were similar; only contrasting previous results by maintaining a relatively constant fibre-type composition between all three tenderness classes.

Conclusion: Our results show that increased meat tenderness is related to lower shear forces, lower insoluble collagen and total collagen content, lower cross-sectional area of fibres, and an overall fibre type composition displaying more oxidative fibres than glycolytic fibres.

Keywords: Tenderness, Beef, Meta-analysis, Muscle biochemistry

Background

In recent years, economic forces and competition from other animal proteins has put pressure on the beef industry to find ways of delivering a consistently high-quality product at the lowest cost. With respect to beef, tenderness has long been recognised as the key determinant of eating quality, with evidence demonstrating

that consumers are willing to pay more for guaranteed tenderness [1].

Findings from the US National Beef Tenderness Survey [2] revealed a considerable variability in tenderness that depends, at least in part, on differences in muscle characteristics [3,4]. Indeed, this association between eating quality (i.e. tenderness) and muscle characteristics has arisen from observations that both variables vary between muscles in different species [5-7]. These differences between but also within animals are attributed to factors such as genetics, breed, sex, and muscle fibre type. Research so far has identified that muscle characteristics such as contractile fibre cross-sectional area,

* Correspondence: jfhocquette@clermont.inra.fr

¹INRA, UMR1213, Recherches sur les Herbivores, Saint Genès Champanelle F-63122, France

²INRA, VetAgro Sup, UMR1213, Recherches sur les Herbivores, Theix Saint Genès Champanelle F-63122, France

Full list of author information is available at the end of the article

metabolic enzyme activity, collagen content, and solubility, as well as lipid content change as cattle mature, and also differ according to muscle types, feeding, exercise, breeds, and sexes [8-11]. Taking these observations into account, a collaborative group consisting of French scientists, French professionals, and European partners of the ProSafeBeef European programme (www.prosafebeef.eu/) have compiled all their data accumulated in the last 20 years from different experiments. This data warehouse, called BIF-Beef (Integrated and functional biology of beef), represents a new tool to explore phenotypic associations between animal growth, carcass composition, muscle tissue characteristics, and beef quality attributes of animals that are representative of French beef production [12]. However, we expect our results to be of a more general value and to apply outside the French data set.

Sensory analysis is generally considered as the reference method to evaluate eating quality. We assessed whether variability in beef tenderness (sensory analysis) could be explained by muscle fibre type, collagen characteristics, and other biochemical traits. Our hypothesis is that muscle fibre characteristics, collagen levels, and mitochondrial enzymatic activities do influence beef tenderness. However, controversies exist in the literature concerning the relationships between muscle fibres, connective tissue characteristics, and tenderness, depending on the experiment [3]. Consequently, in this meta-analysis, using the large volume of data available in the BIF-Beef database, we aimed to find a consistent relationship between these variables and tenderness across a range of muscles with focus on the *Longissimus thoracis* (LT) muscle.

Methods

Database description

The BIF-Beef data warehouse was initiated by researchers from the INRA (French National Institute for Agricultural Research) to create an internal database, named FiLiCol (for Fibres, Lipids, and Collagen), and contains data from numerous experiments where animal, carcass, muscle characteristics, and meat quality measurements were taken [13]. This database was compiled using data from other research programmes including QUALVIGENE (financially supported by APIS-GENE, a French private consortium) [14], and GEMQUAL (financially supported by the European Union) [15].

Currently, the BIF-Beef database contains about 331,745 measurements (including more than 15,764 measurements related to animal growth) of which 621 variables were observed across 5 muscle types from 5,197 animals (1–120 months of age) belonging to 20 different breeds, and from 43 different experiments. BIF-Beef has been described in detail in previous papers [12,16] and new data is continuously being added.

Sensory analysis

In this study, the BIF-Beef data-set was clustered (or classified) into 3 tenderness groups (high, medium, and low) on the basis of trained taste panel tenderness scores of all meat samples consumed (4,366 observations from 40 different experiments). In experiments considered in this study, 14-day aged samples were grilled (55-60°C) and then tasted by trained panellists who rated them on non-structured line scales marked at the extremities 'low' and 'high' and subsequently scored as the distance in units of 1, from 0 to 10 [17-20].

Studied muscles and breeds

Samples came from mainly French breeds (Table 1) including Aubrac, Salers, Limousin, Charolais × Salers, Charolais, Holstein, and Blond d'Aquitaine, and from different muscles (Table 1) including *Semitendinosus* (ST), *Semimembranus* (SM), *Rectus abdominis* (RA), *Triceps brachii* (TB), and principally *Longissimus thoracis* (LT). These muscles are known to differ in the proportions of their muscle fibre types [21], collagen levels, and palatability [22].

Biochemical and mechanical muscle traits

Within the muscles sampled, a range of different muscle fibre types, collagen to mechanical characteristics, and biochemical traits were reported. These included Warner-Bratzler Shear force (WBSF), activities of the metabolic enzymes lactate dehydrogenase (LDH) (representative of glycolytic metabolism), and isocitrate dehydrogenase (ICDH) (representative of oxidative metabolism), proportions of fast glycolytic (FG), and slow oxidative fibres (SO), mean cross-sectional area (CSA) of fibres, and lastly, total and insoluble collagen content (Tables 1 and 2).

Warner-Bratzler shear force was measured on cooked (55-60°C) meat after 14 days of ageing post-mortem [7,17].

The metabolic enzyme activities of muscles studied were determined by enzymatic activity of ICDH and LDH ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$ muscle). Enzyme activities were measured spectrophotometrically in all muscles studied, using the methods described by Piot *et al.* [23], Listrat *et al.* [24] and Jurie *et al.* [11]. Moreover, the proportions (% of SO and FG) and cross-sectional area (μm^2) of muscle fibres were determined by histochemical methods [25,26].

Total and insoluble collagen content (mg/g dry matter) was determined using the method of Listrat *et al.* [24], described in detail by Listrat & Hocquette [27].

Statistical analysis

To assess the relationship between tenderness and other muscle mechanical and biochemical traits, a cluster analysis was performed with all available data from five different

Table 1 Number of measurements for different variables in seven studied breeds

Low Tenderness								
Breed	<i>Aubrac</i>	<i>Salers</i>	<i>Limousin</i>	<i>Charolais</i> × <i>Salers</i>	<i>Charolais</i>	<i>Holstein</i>	<i>Blond d'Aquitaine</i>	Total
Variables								
Tenderness scores	53	91	321	12	312	15	215	1019
WBSF ¹			281		141		197	619
Total Collagen	49	80	36		138	15	17	335
Insoluble Collagen	49	80	36		138	15	17	335
ICDH ²	53	81	39	12	165	15	17	382
LDH ³	53	81	39	12	165	15	17	382
FG (%) ⁴	53	81	39	8	65	15		261
SO (%) ⁵	53	81	39	8	65	15		261
CSA ⁶	51	81	320	8	217	15	211	903
Total	414	656	1150	63	1601	120	725	
Medium Tenderness								
Breed	<i>Aubrac</i>	<i>Salers</i>	<i>Limousin</i>	<i>Charolais</i> × <i>Salers</i>	<i>Charolais</i>	<i>Holstein</i>	<i>Blond d'Aquitaine</i>	Total
Variables								
Tenderness scores	52	83	756	24	730	13	420	2078
WBSF ¹			697		535		413	1645
Total Collagen	51	82	58		38	13	4	246
Insoluble Collagen	51	82	58		38	13	4	246
ICDH ²	52	82	59	16	146	13	4	372
LDH ³	52	82	59	16	146	13	4	372
FG (%) ⁴	52	82	59	2	59	13		267
SO (%) ⁵	52	82	59	2	59	13		267
CSA ⁶	52	82	750	2	595	13	418	1912
Total	414	657	2555	89	2514	104	1275	
High Tenderness								
Breed	<i>Aubrac</i>	<i>Salers</i>	<i>Limousin</i>	<i>Charolais</i> × <i>Salers</i>	<i>Charolais</i>	<i>Holstein</i>	<i>Blond d'Aquitaine</i>	Total
Variables								
Tenderness scores	21	66	286	12	525	2	357	1269
WBSF ¹			265		435		354	1054
Total Collagen	21	65	21		25	2		134
Insoluble Collagen	21	65	21		25	2		134
ICDH ²	21	64	21	8	64	2		180
LDH ³	21	64	21	8	64	2		180
FG (%) ⁴	21	65	21	2	21	2		132
SO (%) ⁵	21	65	21	2	21	2		132
CSA ⁶	21	65	286	3	456	2	353	1186
Total	168	519	963	41	1729	16	1064	

¹WBSF: Warner-Bratzler Shear Force; ²ICDH: isocitrate dehydrogenase; ³LDH: lactate dehydrogenase; ⁴FG (%): proportion of fast glycolytic muscle fibres; ⁵SO: proportion of slow oxidative muscle fibres; ⁶CSA: cross-sectional area of muscle fibres.

muscles. The taste panel tenderness scores were initially clustered (FASTCLUS procedure in SAS, [28]) into three discrete classes corresponding to high (> 6.5), medium (> 5.2 and < 6.5), or low scores (< 5.2). These clusters were then used as a fixed effect in general linear models (GLM procedure in SAS) describing the other muscle mechanical and biochemical traits. In this manuscript, mean values (for

WBSE, total and insoluble collagen contents, ICDH, LDH, proportions of FG and SO fibre types and CSA) are indicated after sorting data from each variable into clusters for tenderness, taking into account differences between numbers of data entries for each variable.

To ensure that these results were not being unduly biased by samples from tough muscles which always

Table 2 Number of measurements for different variables in five muscle types

Low Tenderness						
Muscle	LT ⁷	ST ⁸	TB ⁹	RA ¹⁰	SM ¹¹	Total
Variables						Total
Tenderness scores	778	123	87	15	16	1019
WBSF ¹	619	-	-	-	-	619
Total Collagen	136	106	74	3	16	335
Insoluble Collagen	136	106	74	3	16	335
ICDH ²	176	103	76	11	16	382
LDH ³	176	103	76	11	16	382
FG (%) ⁴	141	123	87	15	16	261
SO (%) ⁵	141	123	87	15	16	261
CSA ⁶	690	110	76	11	16	903
Medium Tenderness						
Muscle	LT ⁷	ST ⁸	TB ⁹	RA ¹⁰	SM ¹¹	Total
Variables						Total
Tenderness scores	1839	82	85	65	7	2078
WBSF ¹	1645	-	-	-	-	1645
Total Collagen	132	75	72	10	7	296
Insoluble Collagen	132	75	72	10	7	296
ICDH ²	149	82	81	53	7	372
LDH ³	149	82	81	53	7	372
FG (%) ⁴	103	74	73	10	7	267
SO (%) ⁵	103	74	73	10	7	267
CSA ⁶	1748	74	73	10	7	1912
High Tenderness						
Muscle	LT ⁷	ST ⁸	TB ⁹	RA ¹⁰	SM ¹¹	Total
Variables						Total
Tenderness scores	1157	41	24	46	1	1269
WBSF ¹	1054	-	-	-	-	1054
Total Collagen	62	41	21	9	1	134
Insoluble Collagen	62	41	21	9	1	134
ICDH ²	76	40	23	40	1	180
LDH ³	76	40	23	40	1	180
FG (%) ⁴	59	41	21	10	1	132
SO (%) ⁵	59	41	21	10	1	132
CSA ⁶	1112	41	21	11	1	1186

¹WBSF: Warner-Bratzler Shear Force; ²ICDH: isocitrate dehydrogenase; ³LDH: lactate dehydrogenase; ⁴FG (%): proportion of fast glycolytic muscle fibres; ⁵SO: proportion of slow oxidative muscle fibres; ⁶CSA: cross-sectional area of muscle fibres; ⁷LT: *Longissimus thoracis*; ⁸ST: *Semitendinosus*; ⁹TB: *Triceps brachii*; ¹⁰RA: *Rectus abdominis*; ¹¹SM: *Semimembranus*.

clustered in the lowest tenderness cluster, the analysis was repeated with data only from LT muscle.

In addition, a Principal Component Analysis (PCA) was performed with 495 samples from different clusters and from different muscle types for which data from all significant variables was present (namely tenderness

score, total and insoluble contents, LDH and ICDH activities, proportions of the different muscle fibre types and CSA). This statistical method calculates new variables, called principal components, which are linear combinations of the original variables to account for the variability in the data based on the study of the covariances and the correlations between original variables [29]. Correlations between original variables were declared significant with correlation coefficients higher than 0.1218 ($P < 0.05$). Results are presented in a 2D projection graph where variables near each other at the periphery of the circle are positively correlated, and variables separated by 180° are negatively correlated. The closer the variables are to the periphery of the circle, the higher the coefficient of correlation between variables. Individuals are also presented in the same 2D projection. When some muscle samples are located in the same part of the projection as some variables, values of these samples for the considered variables are high.

Results and discussion

In the current study, statistical analysis allowed us to discriminate 3 sensory tenderness clusters which were classified as low, medium, and high, and contained, respectively, 1,019, 2,078 and 1,269 samples of meat with tenderness values (Table 3). These clusters contained similar proportions of samples from the Limousin breed (23-36%), the Charolais breed (31-41%) and the Blonde d'Aquitaine breed (20-28%) (Table 1). Moreover, in each cluster there were mainly samples from the LT muscle with tenderness values of 76%, 88%, and 91% for the low, medium, and high tenderness classes, respectively (Table 2).

With the second cluster analysis (only data from LT muscle), low, medium, and high tenderness clusters contained, respectively, 871, 1,749 and 1,154 samples (Table 3). In this case, there was no difference in breed proportion but we had mostly young bulls (92% compared to 85% for the first analysis) in each cluster compared with the first analysis within all five muscle types. This was because samples from the QUALVIGENE experiment were represented by only LT muscle and were only taken from young bulls. Therefore, proportions of young bulls in each cluster were modified after excluding data from the four other muscles in the second analysis.

Finally, PCA performed with 495 samples from different clusters and different muscle types allowed us to analyse more precisely the correlations between tenderness score, total and insoluble contents, LDH and ICDH activities, proportions of the different muscle fibre types and CSA, as well as the distribution of samples according to the values of these key variables.

Table 3 Numbers (N), means and standard errors (SE) of three tenderness groups determined by the FASTCLUS procedure of SAS and the corresponding WBSF, collagen, muscle fibre, and biochemical traits in all five muscles combined (upper row) and in LT muscle only (lower row)

	Low	Medium	High
Tenderness (0–10 Scale)	4.6^c ± 0.6* (N=1019)	5.9^b ± 0.4 (N=2078)	7.1^a ± 0.5 (N=1269)
	4.7^c ± 0.5 (N=871)	6.1^b ± 0.3 (N=1749)	7.1^a ± 0.5 (N=1154)
WBSF¹ (N/cm ²)	46.1^a ± 1.6 (N=619)	40.1^b ± 1.3 (N=1645)	35.9^c ± 1.1 (N=1054)
	45.7^a ± 0.3 (N=619)	40.0^b ± 0.2 (N=1645)	36.0^c ± 0.3 (N=1054)
Total collagen (mg/g dry matter)	29.0^a ± 1.4 (N=335)	27.6^b ± 1.5 (N=296)	27.7^b ± 1.9 (N=134)
	25.5^a ± 1.4 (N=136)	23.7^b ± 1.3 (N=132)	20.5^c ± 1.1 (N=62)
Insoluble collagen (mg/g dry matter)	22.6^a ± 1.3 (N=335)	22.5^a ± 1.2 (N=296)	20.7^b ± 1.2 (N=134)
	19.0^a ± 1.1 (N=136)	19.0^a ± 1.1 (N=132)	17.0^b ± 0.7 (N=62)
ICDH² (μmole/min per g muscle)	1.4^b ± 0.03 (N=382)	1.6^a ± 0.03 (N=372)	1.6^a ± 0.04 (N=180)
	1.5^b ± 0.04 (N=176)	1.7^a ± 0.04 (N=149)	1.75^a ± 0.06 (N=76)
LDH³ (μmole/min per g muscle)	938^a ± 10 (N=382)	941^a ± 10 (N=372)	941^a ± 14 (N=180)
	978^a ± 15 (N=176)	957^a ± 16 (N=149)	940^a ± 22 (N=76)
FG⁴ (%)	54^a ± 1.5 (N=261)	53^{ab} ± 1.6 (N=267)	52^b ± 1.3 (N=132)
	52^a ± 1.2 (N=141)	50^a ± 1.1 (N=103)	50^a ± 1.3 (N=59)
SO⁵ (%)	23^b ± 2.5 (N=261)	25^a ± 2.4 (N=267)	25^a ± 2.4 (N=132)
	33^a ± 1.1 (N=141)	33^a ± 0.9 (N=103)	33^a ± 1.2 (N=59)
CSA⁶ (μm ²)	3336^a ± 18 (N=903)	3057^b ± 15 (N=1912)	2903^c ± 16 (N=1186)
	3070^a ± 12 (N=690)	2960^b ± 13 (N=1748)	2814^c ± 13 (N=1112)

Differences between means were determined by ANOVA.

* Mean ± SE.

¹WBSF: Warner-Bratzler Shear Force; ²ICDH: isocitrate dehydrogenase; ³LDH: lactate dehydrogenase; ⁴FG: proportion of fast glycolytic muscle fibres; ⁵SO: proportion of slow oxidative muscle fibres; ⁶CSA: cross-sectional area of muscle fibres.

a, b, c : P < 0.05 as determined by ANOVA.

Warner-Bratzler Shear force values

As expected, lower WBSF values were associated with more tender meat, and higher WBSF values were associated with less tender meat, with this effect evident in the analysis containing all muscle types as well as that of the LT muscle only (Table 3). These results align well with previous work [22,30–38] where the negative correlation between consumer tenderness and WBSF was clearly demonstrated despite a high variability in the correlation coefficient ($-0.26 < r < -0.95$).

Connective tissue

Collagen is the major component of muscle connective tissue, and its association with meat tenderness has been the target of numerous studies [39,40]. In this study, muscles in the lowest tenderness class had the highest total collagen content (29.0 mg/g dry matter) with no differences in total collagen content between the medium and high classes (Table 3). Moreover, muscles in the highest tenderness group had the lowest insoluble collagen content (20.7 mg/g dry matter) and thus the highest soluble collagen content. However, there was no difference in insoluble collagen content between the medium and low tenderness classes (Table 3). Similar results were observed from data using the LT muscle

only (Table 3), noting a significant difference in total collagen content amongst all three tenderness classes with respect to the LT.

Correlation analysis indicated a strong positive correlation between total and insoluble collagen contents ($r = +0.81$), as expected, both variables being negatively correlated with tenderness score but with a moderate coefficient ($r = -0.15$ to -0.20 , $P < 0.05$, Table 4 and Figure 1). On average, ST and TB muscles contained more total and insoluble collagen contents than LT, based on the distribution of samples on the plot of the first two principal component score vectors. Total and insoluble collagen contents were 2.84 and 2.43 mg/g dry matter, respectively, in LT, compared to 4.25 and 3.40 mg/g dry matter, respectively, in TB and 4.74 and 3.74 mg/g dry matter, respectively, in ST ($P < 0.01$ between the three muscles).

All these results are in agreement with a great number of other studies where positive correlations between tenderness and collagen solubility ($+0.19 < r < +0.24$), negative correlations between tenderness and insoluble collagen content ($-0.51 < r < -0.42$) and negative correlations between tenderness and total collagen content ($-0.57 < r < -0.22$) were observed by many other authors [3,22,29,31,34,41–43]. However, our result does

Table 4 Coefficient of correlations between the most significant variables

	Tenderness	Total collagen	Insoluble collagen	ICDH activity	LDH activity	SO (%)	FOG (%)	FG (%)	CSA
Tenderness	1,00	-0,20**	-0,15*	0,12	-0,01	0,18**	-0,19**	-0,06	-0,13*
Total collagen		1,00	0,81***	-0,22***	0,05	-0,38***	0,33***	0,17**	0,34***
Insoluble collagen			1,00	-0,25***	0,16**	-0,40***	0,31***	0,20**	0,33***
ICDH activity				1,00	-0,43***	0,63***	-0,10	-0,57***	-0,21***
LDH activity					1,00	-0,36***	0,02	0,35***	0,12
SO (%)						1,00	-0,42***	-0,74***	-0,25***
FOG (%)							1,00	-0,28***	0,07
FG (%)								1,00	0,22***
CSA									1,00

Correlation analyses were performed with 495 samples for which all measurements of the indicated variables were available.

*: $r > 0.1218$ ($P < 0.05$), **: $r > 0.1593$ ($P < 0.01$), ***: $r > 0.2018$ ($P < 0.001$).

Tenderness: tenderness score of grilled samples (55-60°C) after 14 days of ageing; Total collagen : total collagen content in mg/g dry matter; Insoluble collagen: insoluble collagen content in mg/g dry matter; ICDH: isocitrate dehydrogenase activity in $\mu\text{mole}/\text{min}$ per g muscle; LDH: lactate dehydrogenase activity in $\mu\text{mole}/\text{min}$ per g muscle; FG (%): proportion of fast glycolytic muscle fibres; FOG (%):proportion of fast oxydo-glycolytic muscle fibres; SO (%):proportion of slow oxidative muscle fibres; CSA: mean cross-sectional area of muscle fibres in μm^2 .

not fit with the study of Jeremiah & Martin [44] and Silva *et al.* [33] who failed to provide evidence of a significant relationship between intramuscular collagen content or solubility and meat tenderness which was based on shear force values and sensory panel scores.

Non significant or inconsistent relationships between connective tissue characteristics and tenderness were reported in several studies [10,32,45-50]. Furthermore, Schönfeldt & Strydom [51] did not find a significant correlation between tenderness and collagen content although there was a weak correlation between tenderness and collagen solubility. This result is in accordance with the conclusion of Mandell *et al.* [52] and McKeith *et al.* [53] who claimed that total collagen content was not a good predictor of overall tenderness of thirteen muscles. One potential reason for these conflicting results is the moderate negative relationship between collagen characteristics and meat tenderness score ($r = -0.15$ to -0.20 , $P < 0.05$, Table 4) which may be significant only with a large volume of data, and therefore not always detectable in a single experiment. Another potential reason could be differences in cooking temperature across experiments. In the present study, muscle samples were grilled at 55-60°C to assess tenderness which is much lower than in the above studies where the end cooking temperature was generally 70°C, with the exception of some studies such as those of Harris *et al.* [47] and Vestergaard *et al.* [50] where the core temperature was 60-62°C. Cooking has a marked effect on meat toughness due to modification of both the connective and the myofibrillar structures. Findings from Silva *et al.* [33] reported that when meat was cooked at 70°C, the myofibrillar component is the main determinant of tenderness [54], particularly in meat from young animals. Although there are conflicting interpretations regarding the relative contribution of the connective tissue and myofibrillar components depending on the heat treatment applied, there is no doubt that differences in collagen content and solubility may be minimised due to denaturation induced by cooking temperatures above 60-65°C [3]. Thus, the greater contribution of collagen components to meat tenderness in the

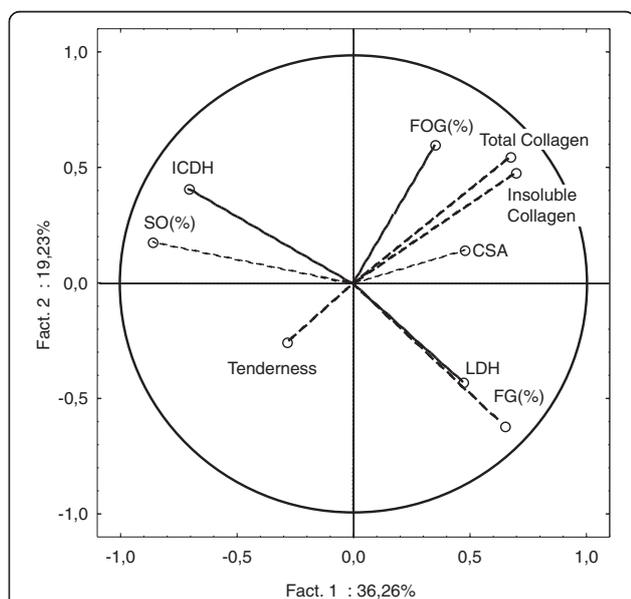


Figure 1 Plot of the first two principal component score vectors showing relationships between muscular characteristics and tenderness with 495 samples from different clusters and muscle types. Tenderness: tenderness score of grilled samples (55-60°C) after 14 days of ageing; Total collagen: total collagen content in mg/g dry matter; Insoluble collagen: insoluble collagen content in mg/g dry matter; ICDH: isocitrate dehydrogenase activity in $\mu\text{mole}/\text{min}$ per g muscle; LDH: lactate dehydrogenase activity in $\mu\text{mole}/\text{min}$ per g muscle; FG (%): proportion of fast glycolytic muscle fibres; FOG (%):proportion of fast oxydo-glycolytic muscle fibres; SO (%):proportion of slow oxidative muscle fibres; CSA: mean cross-sectional area of muscle fibres in μm^2 .

present study may have resulted from the lower cooking temperature.

By combining the data from 43 different experiments, we have shown with significant confidence that a higher level of total collagen as well as more insoluble collagen will lead to a reduction in meat tenderness in meat cooked to around 55-60°C.

Muscle mean fibre cross-sectional area (CSA)

The mean CSA of muscle fibres are known to vary considerably between muscles [21] and these variations influence beef quality [17]. Muscles in the lowest tenderness class had the highest (3,336 μm^2) average muscle fibre CSA and conversely muscles in the highest tenderness class had the lowest CSA (2,902 μm^2) (Table 4). The same result was obtained from the analysis using only the LT muscle (Table 3). On average and across muscles, the correlation between CSA and tenderness score was -0.13 ($P < 0.05$, Table 3). These results fit well with the negative correlation ($-0.11 < r < -0.53$) between muscle mean fibre CSA and tenderness found in several studies [3,17,48,55-61].

Opposing these findings, was the study of Seideman *et al.* [62] who found a positive correlation ($r = +0.35$) between LT muscle fibre CSA and tenderness in steers. Nevertheless, in the same study, this relationship was not evident in bulls. Likewise, Oury *et al.* [26], working on RA muscle from heifers also found no correlation between tenderness and shear force and CSA. However, it should be noted that RA muscle has some specific characteristics in comparison to the LT and TB muscles, especially with respect to the unusual large cross-sectional area of SO fibres and the very low oxidative activity of intermediate fibres (fast oxido-glycolytic) [26].

In our study, there were mainly LT samples in each cluster (76-94% of all studied muscles), with this muscle previously described as a more tender and oxidative muscle compared to TB, SM, and TB [13,17,61,63]. Several studies [21,26,63,64] demonstrated that LT muscle was characterised by smaller muscle fibre CSA, a trait often associated with a high proportion of oxidative fibres. This was confirmed by the present study, based on the distribution of samples on the plot of the first two principal component score vectors (Figure 2). In fact, CSA was on average 3,215 μm^2 in LT compared to 3,751 and 4,560 μm^2 in TB and ST, respectively, ($P < 0.01$ between the three muscles). In general, glycolytic fibres become larger than oxidative fibres because of the higher requirement for oxygen diffusion within the cells of the latter [8,65].

Moreover, the negative correlation between CSA and tenderness demonstrated for LT muscle was not evident within other muscles presented in this study. The cluster analysis was repeated using only ST and TB muscles

(data not shown) with no significant relationship between CSA and tenderness.

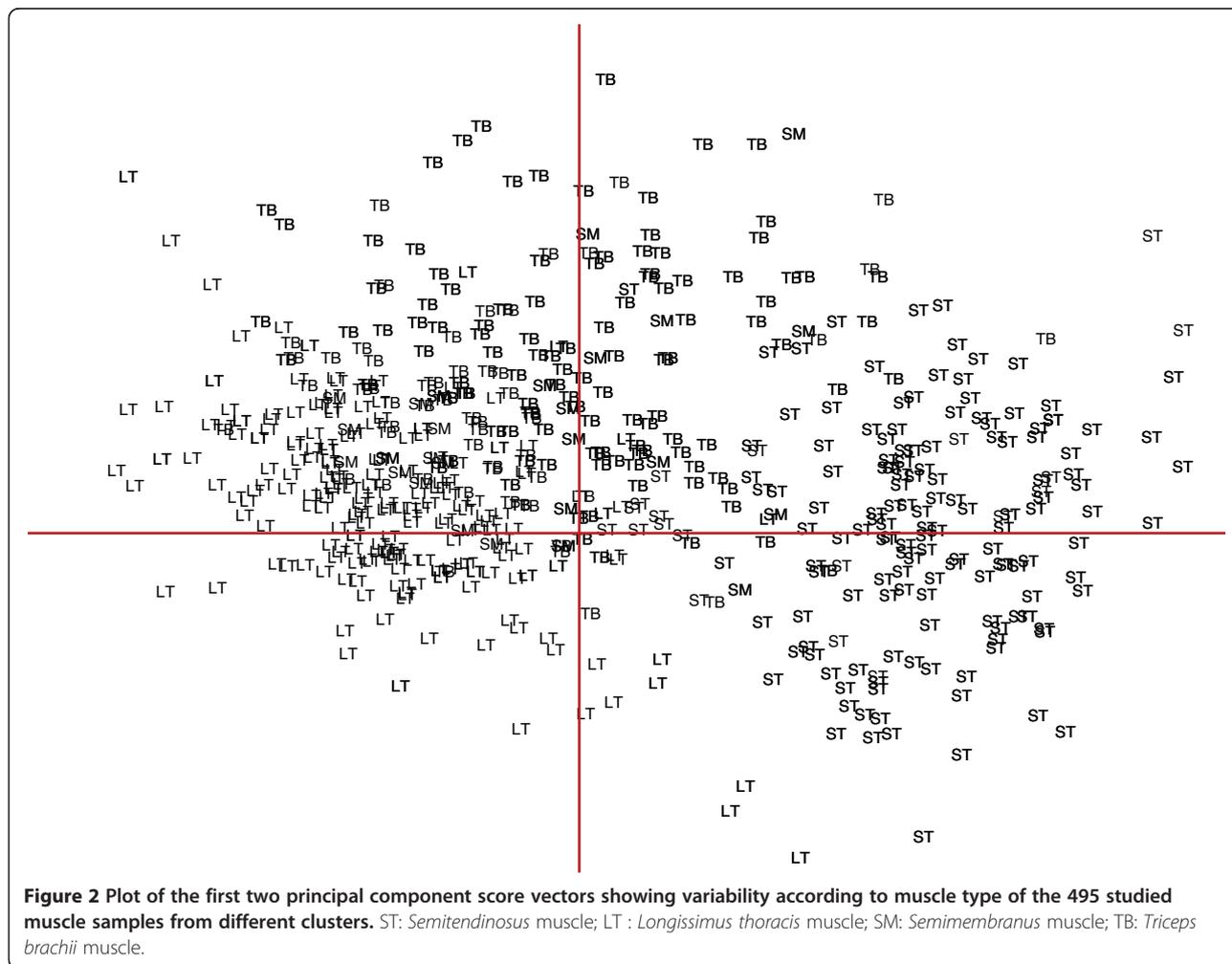
According to Crouse *et al.* [59], working on LT muscle from 15 animals, muscle fibre CSA is negatively correlated to sensory tenderness at early periods of post-mortem ageing (1 to 3 days) but not significantly after 14 days. This would suggest that post-mortem proteolysis during storage lowers the negative effects of muscle fibre CSA on tenderness observed soon after slaughter [55,59]. However, our results contradict this suggestion, given that a CSA/tenderness relationship was still evident even though the samples had been aged for 14 days. Thus, our study clearly demonstrates that lower tenderness is associated with a high average muscle fibre CSA, particularly in the LT muscle even after 14 days of ageing.

Fibre type and mitochondrial enzymes

Some studies [17] considered that metabolic type of fibre may be more directly implicated in tenderness than mean CSA of muscle fibres.

In Table 3, muscles in the highest tenderness group had the highest mitochondrial enzyme activity (ICDH), the highest proportion of SO muscle fibres (25% vs 23%) and the lowest proportion of FG muscle fibres (52% vs 54%). Correlation analysis across muscles confirmed that the proportion of SO muscle fibres was positively correlated with tenderness score ($r = +0.18$, $P < 0.01$) whereas the proportion of FOG muscle fibres was negatively correlated with tenderness score ($r = -0.19$, $P < 0.01$, Table 4). These results indicate that SO muscle types favour beef tenderness as observed by Zamora *et al.* [7] and Crouse *et al.* [59] in the LT, by Therkildsen *et al.* [66] in *Longissimus lumborum* and *Supraspinatus* and by Maltin *et al.* [67], Dransfield *et al.* [17] and Jurie *et al.* [63] in a range of different muscles (LT, SM, and TB). However, the relationship between muscle fibre type and beef tenderness has been a subject of debate due to contradictory results generated by numerous experiments carried out in different countries with different animal types and different cuts [8]. These contrasts were also observed in our study, since there was no significant difference in SO and FG muscle fibre proportions between tenderness classes when only the LT muscle was analysed (Table 3).

Some groups working on LT muscle [3,10,68,69] or RA muscle [26], found negative correlations between high oxidative (ICDH activity and proportion of SO fibres) activity, low glycolytic activity (LDH and proportion of FG fibres), and meat tenderness. However, Dransfield *et al.* [17] found that tenderness was negatively correlated to the proportion of FOG fibres rather than FG fibres, which is confirmed by the present study.



Results obtained in this study, including data from all muscle types, confirm the findings of Jurie *et al.* [61] where more tender meat was associated with more oxidative metabolism and smaller (finer) fibre size. In fact, CSA was shown to be positively correlated with the proportion of FG fibres ($r = +0.22$, $P < 0.001$) and negatively with the proportion of SO fibres ($r = -0.25$, $P < 0.01$, Table 4). Moreover, Renand *et al.* [3], who worked with the LT muscle, found similar results but noted an inverse relationship between oxidative metabolism and tenderness.

Rhee *et al.* [22] found that, across 11 major beef muscles, correlations among all traits were generally the highest in the LT muscle. In fact, in our study, we mainly sampled from LT (76-91%), in the initial statistical analysis. Consequently, results in each cluster are mainly influenced by LT characteristics. However, the relationship between the proportion of muscle fibre types and tenderness were not confirmed with data from the

LT muscle only. This indicates that the relationship between muscle fibre types and tenderness, when all muscles are included, is in fact driven by muscles other than the LT.

An additional influencing characteristic on meat quality (the muscle type) demonstrated in this study, LT being the most tender muscle (Figure 2). This is in accordance with several studies [9,10,13,17,43,63,70] in which it was concluded the muscle type played the greatest role in the muscle characteristics and in the determination of meat tenderness. In addition, even greater differences exist between characteristics of connective tissue and of muscle fibre types among the studied muscles namely LT, TB, and ST, as shown in Figure 2.

The relationship between fibre type and tenderness is clearly complex, and it is likely that other variables interact with fibre type characteristics to determine eating quality, in particular, meat tenderness [8]. In addition, there are complex interactions among various biochemical

traits across multiple muscles affecting meat tenderness with respect to each individual muscle [22].

Conclusion

Several muscle characteristics appear to influence beef tenderness, which confirms the complexity of criteria determining meat quality. The large data set of this meta-analysis enables confirmation of well-known negative relationships between tenderness and mechanical properties in one aspect, and between tenderness and collagen characteristics in another aspect. Furthermore, the strength of this meta-analysis with different muscle types lies in its ability to dispel some controversy by showing that oxidative muscle fibre types and a low average muscle fibre cross-sectional area are associated with improved tenderness.

The classes of tenderness studied in this work originated from different muscles sampled from animals of different breeds, sexes, and ages, although we had mainly or only samples from LT muscle in each class of tenderness. Consequently, each cluster of our study may be influenced by LT characteristics. Generally, muscle fibre type played the greatest role in determining tenderness. The volume of data not only brings statistical strength but also a better understanding of the variability according to various criteria e.g. breed, age, and sex, which will be developed in another study. Further work will include more data in the BIF-Beef database in order to identify more variables which may influence tenderness. This biochemical approach needs to be complemented by genomic studies in order to discover new biomarkers, of muscle characteristics, that encode proteins determining muscle traits. A number of other factors such as carcass traits (weight, marbling, ossification, and pH), cooking methods and ageing time, are known to contribute to meat quality, which is why the MSA (Meat Standards Australia) system, which is an integrative approach, was set up. It would be worth integrating muscle traits and genomic markers into this modelling approach.

Authors' contributions

SC: data collection, statistical analysis, manuscript preparation; GG and CJ: statistical analysis, manuscript preparation, critical contribution to the final manuscript; BP, DM, and JPB: initial conception of the FiLiCol database and critical contribution to the final manuscript; LJ: data collection for the QUALVIGENE program; JFH: data collection for the GEMQUAL program, design conception, and substantial contribution to the final manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Acknowledgements

This study was carried out in the context of the European ProSafeBeef programme (contract no. FOOD-CT-2006-36241) and the e-nnovergne LifeGrid regional innovating action programme (PRAI) co-financed by the European Regional Development Fund. We thank all the partners in the QUALVIGENE, GEMQUAL, and FiLiCol programmes for access to data.

Author details

¹INRA, UMR1213, Recherches sur les Herbivores, Saint Genès Champanelle F-63122, France. ²INRA, VetAgro Sup, UMR1213, Recherches sur les Herbivores, Theix Saint Genès Champanelle F-63122, France. ³UNCEIA, Paris Cedex 12,75595, France. ⁴Beef CRC Murdoch University, Murdoch, WA 6150, Australia.

Received: 26 April 2012 Accepted: 17 December 2012

Published: 22 December 2012

References

1. Boleman SJ, Boleman SL, Miller RK, Taylor JF, Cross HR, Wheeler TL, Koohmaraie M, Shackelford SD, Miller MF, West RL, et al: **Consumer evaluation of beef of known categories of tenderness.** *J Anim Sci* 1997, **75**(6):1521–1524.
2. Morgan JB, Savell JW, Hale DS, Miller RK, Griffin DB, Cross HR, Shackelford SD: **National beef tenderness survey.** *J Anim Sci* 1991, **69**(8):3274–3283.
3. Renand G, Picard B, Touraille C, Berge P, Lepetit J: **Relationships between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls.** *Meat Sci* 2001, **59**(1):49–60.
4. Guillemain N, Cassar-Malek I, Hocquette JF, Jurie C, Micol D, Lustrat A, Leveziel H, Renand G, Picard B: **Control of beef tenderness: identification of biological markers.** *INRA Prod Anim* 2009, **22**(4):331–344.
5. Koch RM, Jung HG, Crouse JD, Varel VH, Cundiff LV: **Growth, digestive capability, carcass and meat characteristics of bison-bison, Bos-taurus, and Bos x bison.** *J Anim Sci* 1995, **73**(5):1271–1281.
6. Karlsson A, Enfalt AC, Essengustavsson B, Lundstrom K, Rydhmer L, Stern S: **Muscle histochemical and biochemical-properties in relation to meat quality during selection for increased lean tissue-growth rate in pigs.** *J Anim Sci* 1993, **71**(4):930–938.
7. Zamora F, Debiton E, Lepetit J, Lebert A, Dransfield E, Ouali A: **Predicting variability of ageing and toughness in beef *M longissimus lumborum* et *thoracis*.** *Meat Sci* 1996, **43**(3–4):321–333.
8. Maltin C, Balcerzak D, Tilley R, Delday M: **Determinants of meat quality: tenderness.** *Proc Nutr Soc* 2003, **62**(2):337–347.
9. Muchenje V, Dzama K, Chimonyo M, Strydom PE, Hugo A, Raats JG: **Some biochemical aspects pertaining to beef eating quality and consumer health: A review.** *Food Chem* 2009, **112**(2):279–289.
10. Strydom PE, Naude RT, Smith MF, Scholtz MM, van Wyk JB: **Characterization of indigenous African cattle breeds in relation to carcass characteristics.** *Anim Sci* 2000, **70**:241–252.
11. Jurie C, Ortigues-Marty I, Picard B, Micol D, Hocquette JF: **The separate effects of the nature of diet and grazing mobility on metabolic potential of muscles from Charolais steers.** *Livest Sci* 2006, **104**(1–2):182–192.
12. Hocquette JF, Meurice P, Brun JP, Jurie C, Denoyelle C, Bauchart D, Renand G, Nute GR, Picard B: **BIF-Beef: A data warehouse for muscle biology to predict beef quality. Application to the relationship between intramuscular fat level and flavour.** *Anim Prod Sci* 2011, **51**:975–981.
13. Schreurs NM, Garcia F, Jurie C, Agabriel J, Micol D, Bauchart D, Lustrat A, Picard B: **Meta-analysis of the effect of animal maturity on muscle characteristics in different muscles, breeds, and sexes of cattle.** *J Anim Sci* 2008, **86**(11):2872–2887.
14. Allais S, Leveziel H, Payet-Duprat N, Hocquette JF, Lepetit J, Rousset S, Denoyelle C, Bernard-Capel C, Journaux L, Bonnot A, et al: **The two mutations, Q204X and nt821, of the myostatin gene affect carcass and meat quality in young heterozygous bulls of French beef breeds.** *J Anim Sci* 2010, **88**(2):446–454.
15. Christensen M, Ertbjerg P, Failla S, Sanudo C, Richardson RI, Nute GR, Olleta JL, Panea B, Alberti P, Juarez M, et al: **Relationship between collagen characteristics, lipid content and raw and cooked texture of meat from young bulls of fifteen European breeds.** *Meat Sci* 2011, **87**(1):61–65.
16. Chriki S, Picard B, Jurie C, Reichstadt M, Micol D, Brun JP, Journaux L, Hocquette JF: **Meta-analysis of the comparison of the metabolic and contractile characteristics of two bovine muscles: *Longissimus thoracis* and *Semitenosus*.** *Meat Sci* 2012, **91**:423–429.
17. Dransfield E, Martin JF, Bauchart D, Abouelkaram S, Lepetit J, Culioli J, Jurie C, Picard B: **Meat quality and composition of three muscles from French cull cows and young bulls.** *Anim Sci* 2003, **76**:387–399.
18. Nute GR: *Sensory analysis of meat.* Cambridge UK: Woodhead Publishing Ltd; 2002.

19. Olleta JL, Sanudo C, Monson F, Campo MM, Panea B, Alberti P, Christensen M, Ertbjerg P, Failla S, Gigli S, et al: **Sensory evaluation of several European cattle breeds.** In *Mediterranean livestock production: uncertainties and opportunities Proceedings of the 2nd Seminar of the Scientific-Professional Network on Mediterranean Livestock Farming (RME)*; 2006. Options Méditerranéennes, Series A: Séminars Méditerranéens, No.78, 297–300.
20. Allais S, Journaux L, Leveziel H, Payet-Duprat N, Raynaud P, Hocquette JF, Lepetit J, Rousset S, Denoyelle C, Bernard-Capel C, et al: **Effects of polymorphisms in the calpastatin and μ -calpain genes on meat tenderness in 3 French beef breeds.** *J Anim Sci* 2011, **89**(1):1–11.
21. Totland GK, Kryvi H: **Distribution patterns of muscle-fiber types in major muscles of the bull (*bos-taurus*).** *Anat Embryol* 1991, **184**(5):441–450.
22. Rhee MS, Wheeler TL, Shackelford SD, Koohmaraie M: **Variation in palatability and biochemical traits within and among eleven beef muscles.** *J Anim Sci* 2004, **82**(2):534–550.
23. Piot C, Veerkamp JH, Bauchart D, Hocquette JF: **Contribution of mitochondria and peroxisomes to palmitate oxidation in rat and bovine tissues.** *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol* 1998, **121**(2):185–194.
24. Listrat A, Rakadjyski N, Jurie C, Picard B, Touraille C, Geay Y: **Effect of the type of diet on muscle characteristics and meat palatability of growing Salers bulls.** *Meat Sci* 1999, **53**(2):115–124.
25. Picard B, Duris MP, Jurie C: **Classification of bovine muscle fibres by different histochemical techniques.** *Histochem J* 1998, **30**(7):473–479.
26. Oury MP, Dumont R, Jurie C, Hocquette JF, Picard B: **Specific fibre composition and metabolism of the rectus abdominis muscle of bovine Charolais cattle.** *BMC Biochem* 2010, **11**:12.
27. Listrat A, Hocquette JF: **Analytical limits of total and insoluble collagen content measurements and of type I and III collagen analysis by electrophoresis in bovine muscles.** *Meat Sci* 2004, **68**(1):127–136.
28. SAS: **SAS user's guide Statistics.** In *Version 6 Cary, NC*: SAS Institute Inc; 1987.
29. Destefanis G, Barge MT, Brugiapaglia A, Tassone S: **The use of principal component analysis (PCA) to characterize beef.** *Meat Sci* 2000, **56**(3):255–259.
30. Culioli J: **La qualité de la viande bovine: aspects biologiques et technologiques de la gestion de la tendreté.** *Bull Acad Vet Fr* 1998, **71**:25–46.
31. Chambaz A, Scheeder MRL, Kreuzer M, Dufey PA: **Meat quality of Angus, Simmental, Charolais and Limousin steers compared at the same intramuscular fat content.** *Meat Sci* 2003, **63**(4):491–500.
32. Whipple G, Koohmaraie M, Dikeman ME, Crouse JD, Hunt MC, Klemm RD: **Evaluation of attributes that affect longissimus muscle tenderness in *Bos taurus* and *Bos indicus* cattle.** *J Anim Sci* 1990, **68**(9):2716–2728.
33. Silva JA, Patarata L, Martins C: **Influence of ultimate pH on bovine meat tenderness during ageing.** *Meat Sci* 1999, **52**(4):453–459.
34. Torrescano G, Sanchez-Escalante A, Gimenez B, Roncales P, Beltran JA: **Shear values of raw samples of 14 bovine muscles and their relation to muscle collagen characteristics.** *Meat Sci* 2003, **64**:85–91.
35. Lorenzen CL, Miller RK, Taylor JF, Neely TR, Tatum JD, Wise JW, Buyck MJ, Reagan JO, Savell JW: **Beef customer satisfaction: Trained sensory panel ratings and Warner-Bratzler shear force values.** *J Anim Sci* 2003, **81**(1):143–149.
36. Shackelford SD, Wheeler TL, Koohmaraie M: **Evaluation of slice shear force as an objective method of assessing beef longissimus tenderness.** *J Anim Sci* 1999, **77**(10):2693–2699.
37. Shackelford SD, Wheeler TL, Koohmaraie M: **Relationship between shear force and trained sensory panel tenderness ratings of 10 major muscles from *Bos indicus* and *Bos taurus* cattle.** *J Anim Sci* 1995, **73**(11):3333–3340.
38. Muchenje V, Dzama K, Chimonyo M, Strydom PE, Hugo A, Raats JG: **Sensory evaluation and its relationship to physical meat quality attributes of beef from Nguni and Bonsmara steers raised on natural pasture.** *Animal* 2008, **2**(11):1700–1706.
39. Lepetit J: **Rôle des tissus conjonctifs dans le déterminisme de la tendreté de la viande.** *Journées des Sciences du Muscle et Technologies de la Viande, Viandes Prod Carnés* 2004, **10**:15–25.
40. Lepetit J: **A theoretical approach of the relationships between collagen content, collagen cross-links and meat tenderness.** *Meat Sci* 2007, **76**(1):147–159.
41. Bailey AJ, Light ND: **Connective tissue in meat and meat products.** In Edited by Bailey AJ, Light ND. Barking IG11 8JU, UK: Elsevier Science Publishers Ltd; 1989:170–194.
42. McCormick RJ: **Extracellular modifications to muscle collagen: Implications for meat quality.** *Poult Sci* 1999, **78**(5):785–791.
43. Stolowski GD, Baird BE, Miller RK, Savell JW, Sams AR, Taylor JF, Sanders JO, Smith SB: **Factors influencing the variation in tenderness of seven major beef muscles from three Angus and Brahman breed crosses.** *Meat Sci* 2006, **73**(3):475–483.
44. Jeremiah LE, Martin AH: **Intramuscular collagen content and solubility: their relationship to tenderness and alteration by postmortem aging.** *Can J Anim Sci* 1981, **61**:53–61.
45. Campo MM, Santolaria P, Sanudo C, Lepetit J, Olleta JL, Panea B, Alberti P: **Assessment of breed type and ageing time effects on beef meat quality using two different texture devices.** *Meat Sci* 2000, **55**(4):371–378.
46. Dikeman ME, Reddy GB, Arthaud VH, Tuma HJ, Koch RM, Mandigo RW, Axe JB: **Longissimus muscle quality, palatability and connective tissue histological characteristics of bulls and steers fed different energy levels and slaughtered at four ages.** *J Anim Sci* 1986, **63**(1):92–101.
47. Harris JJ, Miller RK, Savell JW, Cross HR, Ringer LJ: **Evaluation of the Tenderness of Beef Top Sirloin Steaks.** *J Food Sci* 1992, **57**(1):6–9.
48. Seideman SC, Koohmaraie M, Crouse JD: **Factors associated with tenderness in young beef.** *Meat Sci* 1987, **20**(4):281–291.
49. Shackelford SD, Koohmaraie M, Whipple G, Wheeler TL, Miller MF, Crouse JD, Reagan JO: **Predictors of beef tenderness - Development and verification.** *J Food Sci* 1991, **56**(5):1130–1135.
50. Vestergaard M, Oksbjerg N, Henckel P: **Influence of feeding intensity, grazing and finishing feeding on muscle fibre characteristics and meat colour of semitendinosus, longissimus dorsi and supraspinatus muscles of young bulls.** *Meat Sci* 2000, **54**(2):177–185.
51. Schönfeldt HC, Strydom PE: **Effect of age and cut on tenderness of South African beef.** *Meat Sci* 2011, **87**(3):206–218.
52. Mandell IB, Gullett EA, Wilton JW, Kemp RA, Allen OB: **Effects of gender and breed on carcass traits, chemical composition, and palatability attributes in Hereford and Simmental bulls and steers.** *Livest Prod Sci* 1997, **49**(3):235–248.
53. McKeith FK, Devol DL, Miles RS, Bechtel PJ, Carr TR: **Chemical and sensory properties of thirteen major beef muscles.** *J Food Sci* 1985, **50**(4):869–872.
54. Bouton PE, Harris PV, Ratcliff D: **Effect of cooking temperature and time on the shear properties of meat.** *J Food Sci* 1981, **46**(4):1082–1087.
55. Tuma HJ, Venable JH, Wuthier PR, Henrickson RL: **Relationship of fiber diameter to tenderness and meatiness as influenced by bovine age.** *J Anim Sci* 1962, **21**:33–36.
56. Berry BW, Smith GC, Carpenter ZL: **Relationships of certain muscle, cartilage and bone traits to tenderness of the beef longissimus.** *J Food Sci* 1974, **39**(4):819–824.
57. Andersen BB, Lykke T, Kousgaard K, Buchter L, Pedersen JW: **Growth, feed utilization, carcass quality and meat quality in Danish dual-purpose cattle.** In *Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg*; 1977:86.
58. Seideman SC, Crouse JD, Cross HR: **The effect of sex condition and growth implants on bovine muscle fiber characteristics.** *Meat Sci* 1986, **17**(2):79–95.
59. Crouse JD, Koohmaraie M, Seideman SD: **The relationship of muscle-fibre size to tenderness of beef.** *Meat Sci* 1991, **30**(4):295–302.
60. Touraille C: **Effect of muscle characters on organoleptic traits in meat.** *Renc Rech Ruminants* 1994, **1**:169–175.
61. Jurie C, Picard B, Hocquette JF, Dransfield E, Micol D, Listrat A: **Muscle and meat quality characteristics of Holstein and Salers cull cows.** *Meat Sci* 2007, **77**(4):459–466.
62. Seideman SC, Crouse JD: **The effects of sex condition, genotype and diet on bovine muscle-fibre characteristics.** *Meat Sci* 1986, **17**(1):55–72.
63. Jurie C, Cassar-Malek I, Bonnet M, Leroux C, Bauchart D, Boulesteix P, Pethick DW, Hocquette JF: **Adipocyte fatty acid-binding protein and mitochondrial enzyme activities in muscles as relevant indicators of marbling in cattle.** *J Anim Sci* 2007, **85**(10):2660–2669.
64. Jurie C, Martin JF, Listrat A, Jailler J, Culioli J, Picard B: **Effects of age and breed of beef bulls on growth parameters, carcass and muscle characteristics.** *Anim Sci* 2005, **80**:257–263.
65. Picard B, Sante-Lhoutellier V, Ameslant C, Micol D, Boissy A, Hocquette JF, Compan H, Durand D: **Physiological characteristics of a group of fighting bulls (Brava breed).** *Rev Med Vet* 2006, **157**(5):293–301.

66. Therkildsen M, Larsen LM, Bang HG, Vestergaard M: **Effect of growth rate on tenderness development and final tenderness of meat from Friesian calves.** *Anim Sci* 2002, **74**:253–264.
67. Maltin C, Sinclair KD, Warriss PD, Grant CM, Porter AD, Delday MI, Warkup CC: **The effects of age at slaughter, genotype and finishing system on the biochemical properties, muscle fibre type characteristics and eating quality of bull beef from suckled calves.** *Anim Sci* 1998, **66**:341–348.
68. Renand G, Touraille C, Geay Y, Berge P, Lepetit J, Picard B: **Variation in beef meat quality traits in relation to muscle characteristics.** *Renc Rech Ruminants* 1997, **4**:311–314.
69. Zamora F, Canistro J, Tassy C, Aubry L, Lepetit J, Lebert A, Ouali A: **Biological variability of tenderness of meat: possible causes.** *Viandes Prod Carnés* 1996, **17**(6):315–318.
70. Cassar-Malek I, Ueda Y, Bernard C, Jurie C, Sudre K, Listrat A, Barnola I, Gentes G, Leroux C, Renand G, *et al*: **Molecular and biochemical muscle characteristics of Charolais bulls divergently selected for muscle growth.** *Indicators of Milk and Beef Quality* 2005, **112**:371–377.

doi:10.1186/1471-2091-13-29

Cite this article as: Chriki *et al.*: Cluster analysis application identifies muscle characteristics of importance for beef tenderness. *BMC Biochemistry* 2012 **13**:29.

Submit your next manuscript to BioMed Central and take full advantage of:

- Convenient online submission
- Thorough peer review
- No space constraints or color figure charges
- Immediate publication on acceptance
- Inclusion in PubMed, CAS, Scopus and Google Scholar
- Research which is freely available for redistribution

Submit your manuscript at
www.biomedcentral.com/submit



II. Conclusion

Plusieurs caractéristiques semblent influencer la tendreté de la viande bovine, ce qui confirme la complexité de ce critère de qualité sensorielle.

Comme attendu, la force de cisaillement (correspondant plus particulièrement à la résistance mécanique myofibrillaire) la plus faible a été associée à la tendreté de la viande la plus élevée. En outre, les muscles de la classe la plus tendre présentent les activités les plus élevées des enzymes mitochondriales oxydatives (isocitrate déshydrogénase, cytochrome-*c* oxydase) et la proportion la plus forte de fibres musculaires lentes oxydatives. Au contraire, ils présentent la proportion la plus faible de fibres musculaires rapides glycolytiques et l'activité la plus faible de l'enzyme glycolytique (phosphofructokinase). Par opposition, les muscles de la classe la moins tendre présentent les activités les plus faibles des enzymes mitochondriales oxydatives (isocitrate déshydrogénase, cytochrome-*c* oxydase), la proportion la plus faible de fibres musculaires lentes oxydatives, l'activité la plus forte de l'enzyme glycolytique phosphofructokinase et la proportion la plus forte de fibres musculaires rapides glycolytiques. Par ailleurs, les viandes les plus tendres correspondent aux muscles qui contiennent le moins de collagène insoluble. En revanche, les viandes les plus dures correspondent aux muscles qui contiennent le plus de collagène total.

Les caractéristiques des muscles de la classe moyenne sont intermédiaires entre celles des deux classes extrêmes.

Bien que le muscle *Longissimus thoracis* soit fortement représenté dans cette étude, ces classes de tendreté contiennent différents muscles provenant de plusieurs races d'animaux de sexes et d'âges différents, ce qui augmente le nombre de facteurs de variation et permet d'expliquer la différence entre classes par des lois générales. Ce travail de méta-analyse confirme l'importance des caractéristiques du collagène et des fibres musculaires dans le déterminisme de la tendreté de la viande bovine. Cela renforce la nécessité d'approfondir ces analyses dans le but d'obtenir des équations de prédiction de la tendreté de la viande bovine en fonction des facteurs de variation étudiés. Il est important de poursuivre les analyses statistiques impliquant différentes mesures zootechniques et biochimiques afin d'identifier d'autres variables qui peuvent influencer la tendreté. Par exemple, cette étude, basée sur des données biochimiques, doit être complétée avec des données de génomique correspondant à des biomarqueurs codant pour des gènes ou des protéines qui déterminent les caractéristiques musculaires reliés à la tendreté. D'autre part, il est important de compléter ce travail par

l'intégration d'un certain nombre de facteurs tels que les caractéristiques des carcasses (poids, persillé, ossification, pH ...), les méthodes de cuisson et les temps de maturation, qui contribuent à la mise en place de la qualité de la viande. Il serait intéressant d'intégrer des données zootechniques, biochimiques, génomiques dans une même approche de modélisation afin de mieux prédire la tendreté de la viande bovine.

Ce **volet 3** ayant déterminé avec un grand nombre de données les caractéristiques musculaires qui semblent influencer la tendreté de la viande bovine, il **nécessite d'être complété par d'autres approches plus précises. Ceci est l'objectif du 4^{ème} volet de cette thèse qui vise à quantifier la part de variation de la tendreté expliquée par les caractéristiques biochimiques retenues.** De plus, les approches développées dans ce 4^{ème} volet permettent de tester si les relations entre la tendreté et les caractéristiques musculaires diffèrent entre muscles (*Longissimus thoracis* et *Semitendinosus*) et entre types d'animaux (taurillon, vache).

Volet 4

Mise en place d'équations pour prédire la tendreté de la viande bovine

Volet 4 : Mise en place d'équations pour prédire

la tendreté de la viande bovine

I. Introduction

Les caractéristiques biochimiques du muscle (fibres musculaires, collagène, lipides...) peuvent expliquer jusqu'à 30% des variations (r^2) de la tendreté dans certaines populations de bovins (Renand *et al* 2001). En s'appuyant sur la base de données BIF-Beef dans le cadre du programme européen « *ProSafeBeef* », l'étude présentée ici visait à mettre en évidence des lois générales qui régissent les relations entre les caractéristiques musculaires et la tendreté de la viande bovine.

Les données extraites pour la présente étude proviennent de 36 expérimentations différentes où la tendreté de la viande a été évaluée par l'une ou les deux méthodes suivantes : i) un test sensoriel, sur échantillons cuits en grillade à 55-60° C, faisant appel à des jurys de dégustation entraînés ii) un test mécanique, sur échantillons crus, mesurant la force de cisaillement (Warner-Bratzler : WB). Ces échantillons, maturés pendant 14 jours à 4°C, proviennent de deux muscles : *Longissimus thoracis* (LT : entrecôte) et *Semitendinosus* (ST : rond de gîte) aux caractéristiques en bouche différentes. Les caractéristiques musculaires suivantes sont disponibles sur les deux muscles LT et ST : teneurs en collagène total et insoluble, teneur en lipides intramusculaires, surface moyenne des fibres musculaires, activités enzymatiques de la LDH (métabolisme glycolytique) et ICDH (métabolisme oxydatif) et proportions des types de fibres musculaires : SO (lentes oxydatives), FOG (rapides oxydo-glycolytiques) et FG (rapides glycolytiques). Les données de tendreté ont ensuite été mises en relation avec les différentes caractéristiques musculaires de ces mêmes animaux. Toutefois, toutes les mesures n'ayant pas été réalisées sur les mêmes animaux en raison de la variabilité des protocoles entre les différentes expérimentations, toutes les données n'étaient pas disponibles pour l'ensemble des animaux. Cela explique la différence de nombre de données selon les caractères considérés.

Avant de réaliser les analyses de corrélation et de régression, toutes les variables ont été au préalable ajustées pour les effets de l'expérimentation en prenant les résidus du modèle linéaire intégrant ce facteur de variation. L'analyse conjointe des résultats de l'ensemble des 36 expérimentations issues de la base de données BIF-Beef a consisté à estimer les coefficients de régression des deux mesures de la tendreté avec toutes les caractéristiques

musculaires, en testant si ces relations diffèrent entre muscles (LT, ST) et entre types d'animaux (taurillon, vache) ou si elles suivent une loi qui pourrait être considérée comme générale.



Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Livestock Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/livsci

Meta-analysis of the relationships between beef tenderness and muscle characteristics



S. Chriki^{a,b,e}, G. Renand^{c,d}, B. Picard^{a,b}, D. Micol^{a,b},
L. Journaux^e, J.F. Hocquette^{a,b,*}

^a INRA, UMR1213, Recherches sur les Herbivores, F-63122 Saint Genès Champanelle, France

^b VetAgro Sup, UMR1213, Recherches sur les Herbivores, F-63122 Saint Genès Champanelle, France

^c INRA, UMR1313, Génétique Animale et Biologie Intégrative, F-78352 Jouy-en-Josas, France

^d AgroParisTech, INRA UMR1313, Génétique Animale et Biologie Intégrative, F-78352 Jouy-en-Josas, France

^e UNCEIA, 149 rue de Bercy, F-75595 Paris Cedex 12, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 24 November 2012

Received in revised form

10 April 2013

Accepted 12 April 2013

Keywords:

Beef quality

Biochemistry

Database

Muscle collagen

Muscle fibres

ABSTRACT

Beef tenderness is characterised by a high and uncontrolled variability which depends, at least in part, on differences in muscle characteristics. The aim of this work was to identify general relationships between beef tenderness and muscle characteristics across experiments, using a large set of data available in the BIF-Beef (Integrated and Functional Biology of Beef) database. Tenderness was evaluated by sensory methods with trained panellists and by shear force measurements. Total and insoluble collagen contents, intramuscular fat content (IMF), mean cross sectional fibre area, isocitrate dehydrogenase (ICDH) and lactate dehydrogenase (LDH) activities and the proportion of slow oxidative (SO), fast oxido-glycolytic (FOG) and fast glycolytic (FG) muscle fibres were measured in both *Longissimus thoracis* (LT) and *Semitenidosus* (ST) muscles. Total collagen content, IMF content, mean muscle fibre area, LDH and ICDH activities explained respectively, 2%, 0.3%, 1.8%, 1.6% and 1.7% maximum of the variability (r^2) in the sensory tenderness score. The total and insoluble collagen contents, the LDH activity and the FG proportion explained, respectively, 6%, 6%, 4% and 5% of the variability in the shear force, essentially in the ST muscle but not in LT muscle. The relationships between different muscle characteristics were confirmed. It was demonstrated that the determinism of tenderness was complex and mainly muscle dependant. The large data set used allowed the statement of general laws and contributed to explain the divergent results in the literature from smaller sets of data originating from specific experiments.

© 2013 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

In beef meat, tenderness has long been recognised as the key determinant of eating quality, with evidence demonstrating that consumers accept to pay more for guaranteed tenderness (Boleman et al., 1997). Beef tenderness exhibits a high and uncontrolled variability (Morgan et al., 1991) which is one reason for consumer dissatisfaction and may explain the decline of beef meat consumption during the last decades

(Hocquette and Chatellier, 2011). However, reliable eating-quality guarantee systems are lacking at least in Europe. The development of a beef quality grading and guarantee system through muscle profiling research can help to meet this demand (Verbeke et al., 2010). The variability of beef tenderness depends, at least partly, on differences in muscle characteristics (Guillemin et al., 2009). However, the association between eating quality traits (*i.e.* tenderness) and muscle characteristics varies according to the breed (Brouard et al., 2001). Nevertheless, Renand et al. (2001) demonstrated that some biochemical muscle traits explained in Charolais young bulls 33% only of tenderness variability in with beef samples. These differences between and also within animals are attributed to factors such as age, gender, feeding

* Corresponding author at: INRA, UMR1213, Recherches sur les Herbivores, F-63122 Saint Genès Champanelle, France. Tel.: +33 473624253.

E-mail address: jfhocquette@clermont.inra.fr (J.F. Hocquette).

management, breed and muscle type. Muscle characteristics such as contractile fibre cross-sectional area, metabolic enzyme activity, collagen content and solubility, along with the lipid content contribute to explain more or less variability in beef quality and are regulated by the age of cattle (Maltin et al., 1998; Jurie et al., 2005). They differ between muscle types (Maltin et al., 2003; Picard et al., 2007) and depend also on feeding (Cassar-Malek et al., 2004; Jurie et al., 2006), exercise (Jurie et al., 2006), breed (Picard et al., 2007; Christensen et al., 2011), gender and post slaughter factors, as cooling rate and so on... (Picard et al., 2007).

Based on these observations, a collaborative group consisting of French researches, French professional partners and European partners of the ProSafeBeef European programme (www.prosafebeef.eu/) (2007–2012) compiled all data accumulated over the last 20 years from a total of 43 experiments. This data warehouse, called BIF-Beef (Integrated and Functional Biology of Beef), provides a new tool to explore phenotypic associations between growing performances, carcass composition, muscle tissue characteristics and beef quality attributes representative of the French beef production (Hocquette et al., 2011; Chriki et al., 2012). One of the goals of ProSafeBeef programme was to establish an European prediction model for beef quality from muscle characteristics.

Consequently, the present meta-analysis, based on the large number of the available data from the BIF-Beef database, aimed to identify general laws between beef tenderness and muscle characteristics in order to progress beyond the controversial results available in the literature.

2. Materials and methods

The BIF-Beef database contains about 332,000 measurements (including more than 15,700 measurements related to animal performances) on 621 variables assessed

in 9 muscles on 5,197 animals from 1 to 120 months of age, belonging to 20 different breeds, and from 43 different experiments. BIF-Beef has already been described in details in previous papers (Chriki et al., 2012), new data being continuously added.

In this study, data on young bulls and cows (Table 1), mainly from the three main French beef breeds: Limousin (35%), Charolais (30%), Blond d'Aquitaine (20%) were analysed along with data from other breeds (15%). The age of animals is indicated in Table 1.

2.1. Tenderness evaluation

Tenderness was evaluated by two methods:

- (i) Trained panellists who rated beef samples on non-structured line scales marked at the extremities 'low' and 'high' and subsequently scored as the distance in units of 1, from 1 to 10. Sensory analysis is generally considered as the reference method to evaluate eating quality. In the experiments considered in this study, 14-day aged samples at 4 °C, were grilled at 55–60 °C and then tasted (Oury et al., 2009; Allais et al., 2011).
- (ii) Warner–Bratzler shear force (WB) on raw samples with an ageing time of 14 days *post-mortem*, using an Instron Universal Testing Machine (Lepetit et al., 1986; Kamoun and Culioli, 1988; Wheeler et al., 1997; Oury et al., 2009).

2.2. Biochemical and mechanical muscle traits

Different traits were measured on both *Longissimus thoracis* (LT) and *Semitendinosus* (ST) muscles. These two muscles were chosen because they present different proportions of the three major muscle fibre types (slow

Table 1

Adjusted means with appropriate standard errors (LSMeans \pm SE) of muscle characteristics measured in *Longissimus thoracis* [LT] and *Semitendinosus* [ST] muscles from young bulls and cows.

	LT muscle				ST muscle			
	Young bulls		Cows		Young bulls		Cows	
	N	LSMean \pm SE	N	LSMean \pm SE	N	LSMean \pm SE	N	LSMean \pm SE
Age (months)	5006	15 ^b \pm 0.06	226	56 ^a \pm 0.26	5006	15 ^b \pm 0.06	226	56 ^a \pm 0.26
Sensory tenderness (scale: 1–10)	3547	5.3 ^b \pm 0.02	104	5.9 ^a \pm 0.10	138	5.4 ^b \pm 0.10	96	4.9 ^c \pm 0.10
WB shear force (N/cm ²)	82	57 ^c \pm 3.5	87	44 ^d \pm 3.4	83	124 ^a \pm 3.4	87	105 ^b \pm 3.4
Total collagen content (mg/g dry matter)	487	3.3 ^c \pm 0.04	94	2.8 ^d \pm 0.10	270	5.4 ^a \pm 0.05	92	4.4 ^b \pm 0.10
Insoluble collagen content (mg/g dry matter)	440	2.9 ^c \pm 0.03	91	2.3 ^c \pm 0.10	223	4.1 ^a \pm 0.05	93	3.6 ^b \pm 0.10
IMF content (mg/g)	3841	23 ^b \pm 0.1	90	31 ^a \pm 0.8	153	10 ^d \pm 0.6	90	17 ^c \pm 0.8
Mean cross-sectional fibre area (μ m ²)	4019	2991 ^d \pm 13	142	3169 ^c \pm 70	594	3609 ^b \pm 34	145	4402 ^a \pm 69
LDH (μ mole/min/g)	1225	1027 ^b \pm 5	126	962 ^c \pm 15	630	1041 ^a \pm 6	119	1052 ^a \pm 15
ICDH (μ mole/min/g)	1236	1.6 ^a \pm 0.01	168	1.5 ^a \pm 0.04	710	1.2 ^b \pm 0.02	162	1.0 ^c \pm 0.04
SO (%)	317	31 ^a \pm 0.4	142	30 ^b \pm 0.6	462	12 ^d \pm 0.3	145	10 ^c \pm 0.6
FOG (%)	316	18 ^c \pm 0.5	142	16 ^c \pm 0.8	461	25 ^b \pm 0.4	145	25 ^a \pm 0.8
FG (%)	317	53 ^b \pm 0.4	142	55 ^c \pm 0.6	463	63 ^a \pm 0.3	145	65 ^a \pm 0.6

N: number of data

IMF: intramuscular fat content; LDH: Lactate dehydrogenase activity; ICDH: Isocitrate dehydrogenase activity; SO: proportion of slow oxidative muscle fibres; FOG: proportion of fast oxido-glycolytic muscle fibres; FG: proportion of fast glycolytic muscle fibres.

a, b, c, d: $p < 0.05$.

oxidative, fast oxido-glycolytic and fast glycolytic) (Totland and Kryvi, 1991; Chriki et al., 2012) and because they represent two distinct regions of the carcass; namely, the loin and the round respectively (Schreurs et al., 2008). LT is known as a tender muscle (Jurie et al., 2007b) as opposed to ST, described as a tougher muscle (Sullivan and Calkins, 2011).

The following muscle characteristics were measured: total and insoluble collagen contents, intramuscular fat (IMF) content, mean cross-sectional fibre area, activity of isocitrate dehydrogenase (ICDH, representative of oxidative metabolism) and lactate dehydrogenase (LDH, representative of glycolytic metabolism), and proportion of slow oxidative (SO), fast oxido-glycolytic (FOG) and fast glycolytic (FG) muscle fibres.

Total and insoluble collagen content was determined using the method of Listrat et al. (1999) and updated by Listrat and Hocquette (2004). IMF content was assessed after extraction by the method of Folch et al. (1957) with some modifications (Scollan et al., 2001). Enzyme activity (ICDH and LDH) was determined spectrophotometrically from muscle homogenates using the methods described by Piot et al. (1998). The proportion (expressed as % of SO,

FOG and FG) and the mean area of muscle fibres were determined by histochemical methods (Picard et al., 1998).

2.3. Statistical analysis

The measurements were not always performed on all the animals owing to differences in protocols between the experiments with as results unavailable data for some animals, and differences in animal number for variables and/or between analyses. Statistical analyses were conducted using the GLM Procedure of SAS (1987). All variables were adjusted for experiments effects.

In the first step, the following model was used:

$$y = \text{experiment} + \text{muscle} \times \text{animal type} + \text{residual } y$$

$$x = \text{experiment} + \text{muscle} \times \text{animal type} + \text{residual } x$$

to estimate the muscle and animal type effects (LSMeans) on each tenderness attribute (y) and each muscle characteristic (x) and to test difference significances between animals and muscle types (PDIF, Table 1).

To calculate, within each muscle \times animal type sub-population, the Pearson coefficients (r), between both tenderness attributes (Table 2), and between each tenderness attribute and each muscle characteristic (Tables 3 and 4), the following

Table 2

Correlation coefficients of WB shear force with sensory tenderness (r) in *Longissimus thoracis* [LT] and *Semitendinosus* [ST] muscles from young bulls and cows.

	Sensory tenderness (scale: 1–10)							
	LT Muscle				ST Muscle			
	Young bulls		Cows		Young bulls		Cows	
	N	r	N	r	N	r	N	r
WB shear force (N/cm ²)	82	0.16 NS	87	-0.28**	83	-0.17 NS	87	-0.01 NS

** $p < 0.001$, NS: not significant

Table 3

Correlation coefficients (r) of muscle characteristics with sensory tenderness (scale: 1–10) in *Longissimus thoracis* [LT] and *Semitendinosus* [ST] muscles from young bulls and cows.

	Sensory Tenderness (scale: 1–10)							
	LT Muscle				ST Muscle			
	Young bulls		Cows		Young bulls		Cows	
	N	r	N	r	N	r	N	r
Total collagen content (mg/g dry matter)	197	0.13 NS	93	-0.24*	136	-0.01 NS	91	0.02 NS
Insoluble collagen content (mg/g dry matter)	150	0.001 NS	90	-0.13 NS	89	-0.05 NS	92	0.06 NS
IMF content (mg/g)	3485	0.03 NS	90	0.09 NS	93	-0.06 NS	90	-0.21*
Mean cross-sectional fibre area (μm^2)	3499	-0.14***	95	-0.01 NS	138	-0.07 NS	95	0.01 NS
LDH ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$)	197	-0.13 NS	103	-0.12 NS	138	0.03 NS	96	0.29*
ICDH ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$)	202	0.16*	103	0.12 NS	138	0.06 NS	96	-0.16 NS
SO (%)	127	0.06 NS	96	0.17 NS	128	0.001 NS	96	-0.10 NS
FOG (%)	126	-0.01 NS	96	-0.013 NS	128	-0.03 NS	96	-0.02 NS
FG (%)	127	-0.06 NS	96	-0.1 NS	128	0.02 NS	96	0.1 NS

NS: not significant. Significant correlations are indicated in bold type.

IMF: intramuscular fat content; LDH: lactate dehydrogenase activity; ICDH: isocitrate dehydrogenase activity; SO: proportion of slow oxidative muscle fibres; FOG: proportion of fast oxido-glycolytic muscle fibres; FG: proportion of fast glycolytic muscle fibres.

* $p < 0.05$

*** $p < 0.0001$

Table 4

Correlation coefficients (*r*) of muscle characteristics with WB shear force in *Longissimus thoracis* [LT] and *Semitendinosus* [ST] muscles from young bulls and cows.

	WB shear force (N/cm ²)							
	LT muscle				ST muscle			
	Young bulls		Cows		Young bulls		Cows	
	<i>N</i>	<i>r</i>	<i>N</i>	<i>r</i>	<i>N</i>	<i>r</i>	<i>N</i>	<i>r</i>
Total collagen content (mg/g dry matter)	82	0.09 NS	84	0.03 NS	79	0.30**	83	0.23 NS
Insoluble collagen content (mg/g dry matter)	80	0.23*	81	0.09 NS	83	0.30**	83	0.26 NS
IMF content (mg/g)	82	0.08 NS	87	0.05 NS	83	0.12 NS	87	0.03 NS
Mean cross-sectional fibre area (μm ²)	82	-0.09 NS	86	-0.01 NS	83	0.19 NS	86	0.06 NS
LDH (μmole/min/g)	82	0.01 NS	87	-0.11 NS	83	-0.27*	87	-0.08 NS
ICDH (μmole/min/g)	82	0.02 NS	87	0.001 NS	83	0.05 NS	87	0.20 NS
SO (%)	82	-0.09 NS	87	-0.07 NS	83	0.18 NS	87	-0.08 NS
FOG (%)	82	0.05 NS	87	0.05 NS	83	0.19 NS	87	-0.02 NS
FG (%)	82	0.07 NS	87	-0.04 NS	83	-0.31**	87	0.08 NS

NS: not significant. Significant correlations are indicated in bold type

IMF: intramuscular fat content; LDH: lactate dehydrogenase activity; ICDH: isocitrate dehydrogenase activity; SO: proportion of slow oxidative muscle fibres; FOG: proportion of fast oxido-glycolytic muscle fibres; FG: proportion of fast glycolytic muscle fibres.

* *p* < 0.05

** *p* < 0.001

equation was used.

$$r_{xy} = \frac{\text{covariance}(\text{residual } x \times \text{residual } y)}{\sqrt{\text{variance}(\text{residual } x) \times \text{variance}(\text{residual } y)}}$$

In the second step, different regression models of tenderness attribute on muscle characteristics were tested as follows (Tables 5 and 6):

Model 1: $y = \text{experiment} + \text{muscle} \times \text{animal type} + \beta(x) + \text{residual } y_1$

Model 2: $y = \text{experiment} + \text{muscle} \times \text{animal type} + \beta(x) + \beta(\text{muscle}) \times \text{residual } y_2$

Model 3: $y = \text{experiment} + \text{muscle} \times \text{animal type} + \beta(x) + \beta(\text{animal type}) \times \text{residual } y_3$

Model 3: $y = \text{experiment} + \text{muscle} \times \text{animal type} + \beta(x) + \beta(\text{muscle} \times \text{animal type}) \times \text{residual } y_4$

where $\beta(x)$ was the regression slope of the tenderness attribute *y* on the muscle characteristic *x*.

In each model, the partial contribution of the covariable to the tenderness variability and the probability ($P < F$) that the slopes were different from zero and from each other was calculated (Table 7).

3. Results

3.1. Description of studied variables

Adjusted means (LSMeans) and standard errors (SE) of animal age, tenderness attributes (sensory tenderness and WB shear force), and muscle characteristics are reported in Table 1.

3.2. Correlation between sensory tenderness and WB shear force

Across muscles and animal types, sensory tenderness and WB shear force values, adjusted for the experiment effect, were not significantly correlated ($r = -0.07$, data not

shown), although, these two variables were significantly correlated in the LT muscle from cows ($N = 87$, $r = -0.28$, $p < 0.01$) (Table 2).

3.3. Correlation between muscle traits and sensory tenderness or WB shear force

The correlation coefficients between sensory tenderness and WB shear force, and muscle characteristics are reported in Tables 3 and 4, respectively.

Sensory tenderness score was significantly correlated with total collagen content, intramuscular fat (IMF) content, mean cross-sectional fibre area, and LDH and ICDH activities (Table 3). However, these correlations were not significant in both muscles and animal types, the total collagen content being significantly correlated with sensory tenderness score in LT muscle of cows ($r = -0.24$, $p < 0.05$) while the IMF content was significantly correlated with sensory tenderness score in ST muscle of cows ($r = -0.21$, $p < 0.05$). Mean cross-sectional fibre area and ICDH activity were significantly correlated with sensory tenderness score in LT muscle of young bulls ($r = -0.14$, $p < 0.0001$, $r = 0.16$, $p < 0.05$, respectively). LDH activity was significantly correlated with sensory tenderness score in ST muscle of cows only ($r = 0.29$, $p < 0.05$) (Table 3).

WB shear force was significantly correlated with total and insoluble collagen content, LDH activity and FG fibre muscle proportion (Table 4). However, these significant correlations differed between muscles and animal types. Total collagen content was significantly correlated with WB shear force in ST muscle of young bulls ($r = 0.30$, $p < 0.001$). Insoluble collagen content was significantly correlated with WB shear force in both the LT ($r = 0.23$, $p < 0.05$) and ST ($r = 0.30$, $p < 0.001$) muscles of young bulls. LDH activity and FG fibre muscle proportion were significantly correlated with WB shear force in ST muscle

Table 5

Probability of differences between regression coefficients of muscle characteristics with tenderness attributes (sensory tenderness or WB shear force) for the different comparisons according to the regression model.

Regression models:		βx	$\beta x + \beta(g)x$	$\beta x + \beta(m)x$	$\beta x + \beta(m \times g)x$
		Probability of regression coefficient comparisons			
Dependent variable	Independent variable	β	$\beta(g)$	$\beta(m)$	$\beta(m \times g)$
Sensory tenderness (scale: 1–10)	Total collagen content (mg/g dry matter)	0.34	0.10	0.52	0.05
	IMF content (mg/g)	0.20	0.69	0.03	0.14
	Mean cross-sectional fibre area (μm^2)	0.25	0.06	0.01	0.05
	LDH activity ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$)	0.89	0.20	0.008	0.04
	ICDH activity ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$)	0.66	0.33	0.17	0.22
WB shear force (N/cm ²)	Total collagen content (mg/g dry matter)	0.002	0.78	0.01	0.09
	Insoluble collagen content (mg/g dry matter)	< 0.0001	0.62	0.10	0.36
	LDH activity ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$)	0.007	0.53	0.04	0.04
	FG (%)	0.18	0.03	0.07	0.002

βx : slope across all muscles and animal types.

$\beta x + \beta(g)x$: animal type slopes

$\beta x + \beta(m)x$: muscle slopes

$\beta x + \beta(m \times g)x$: muscle \times animal type slopes

IMF: intramuscular fat content; LDH: lactate dehydrogenase activity; ICDH: isocitrate dehydrogenase activity; FG: proportion of fast glycolytic muscle fibres. Significant differences between regression coefficients for the different comparisons are indicated in bold type. For instance, the regression coefficients of IMF content with sensory tenderness score differ between muscle types. ($P=0.03$). Similarly, the regression coefficients of LDH activity with sensory tenderness score differ between muscle \times animal type combinations ($P=0.04$).

Table 6

Regression coefficients (slopes) of tenderness attributes (sensory tenderness or WB shear force) on muscle characteristics in *Longissimus thoracis* [LT] and *Semitenosus* [ST] muscles of young bulls and cows.

Dependent variable	Independent variable	LT muscle		ST muscle	
		Young bulls	Cows	Young bulls	Cows
Sensory tenderness (scale: 1–10)	Total collagen content (mg/g dry matter)	0.18 (NS) ^b	−0.5(*) ^a	−0.02 (NS) ^b	0.03 (NS) ^b
	IMF content (mg/g)	0.004 (NS) ^b	0.008 (NS) ^b	−0.015 (NS) ^a	−0.041 (*) ^a
	Mean cross-sectional fibre area (μm^2)	−0.18(***) ^a	−0.01 (NS) ^b	−0.05 (NS) ^b	0.01 (NS) ^b
	LDH activity ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$)	−0.0008 (NS) ^b	−0.0007 (NS) ^b	0.0003 (NS) ^b	0.001 (*) ^a
	ICDH activity ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$)	0.40(*) ^b	0.30 (NS) ^b	0.20 (NS) ^b	−0.70 (NS) ^a
WB shear force (N/cm ²)	Total collagen content (mg/g dry matter)	3 (NS) ^b	1 (NS) ^b	17(***) ^a	14(*) ^a
	Insoluble collagen content (mg/g dry matter)	9 (NS) ^a	4 (NS) ^a	19(*) ^a	16(*) ^a
	LDH activity ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$)	0.00 (NS) ^b	−0.01 (NS) ^b	−0.09(***) ^a	−0.02 (NS) ^b
	FG (%)	0.17 (NS) ^b	0.05 (NS) ^b	−1.70(**) ^a	0.43 (NS) ^b

Comparison between slopes (a, b: $p < 0.05$); Difference to zero (* $p < 0.05$, ** $p < 0.001$, *** $p < 0.0001$, NS: not significant)

IMF: intramuscular fat content; LDH: lactate dehydrogenase activity; ICDH: isocitrate dehydrogenase activity; FG: proportion of fast glycolytic muscle fibres.

Table 7

Most significant regression models of tenderness attributes (sensory tenderness or WB shear force) on muscle characteristics and the corresponding partial contribution of the tenderness variability (r^2).

Dependent variable	Independent variable	Regression model	r^2 (%)
Sensory tenderness (scale: 1–10)	Total collagen content (mg/g dry matter)	$\beta x + \beta(m \times g)x$	2.0
	IMF content (mg/g)	$\beta x + \beta(m)x$	0.3
	Mean cross-sectional fibre area (μm^2)	$\beta x + \beta(m \times g)x$	1.8
	LDH activity ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$)	$\beta x + \beta(m \times g)x$	1.6
WB shear force (N/cm ²)	Total collagen content (mg/g dry matter)	$\beta x + \beta(m)x$	6.1
	Insoluble collagen content (mg/g dry matter)	βx	6.4
	LDH activity ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$)	$\beta x + \beta(m \times g)x$	3.8
	FG (%)	$\beta x + \beta(m \times g)x$	5.0

βx : slope across all muscles and animal types.

$\beta x + \beta(m)x$: muscle slopes

$\beta x + \beta(m \times g)x$: muscle \times animal type slopes

IMF: intramuscular fat content; LDH: lactate dehydrogenase activity; ICDH: isocitrate dehydrogenase activity; FG: proportion of fast glycolytic muscle fibres.

of young bulls (LDH activity: $r = -0.27$, $p < 0.05$; FG proportion: $r = -0.31$, $p < 0.001$) (Table 4).

3.4. Regression coefficients between tenderness assessed by sensory and WB methods and muscle traits

After adjustment for animal type and muscle effects, significant regression coefficients between muscle characteristics and tenderness were shown to be affected by muscle and/or animal type. The regression coefficients of total collagen content, mean muscle fibre area and LDH activity with sensory tenderness score were significantly ($p < 0.05$) different between muscle \times animal type combinations $\beta(m \times g)$ (Table 5).

The different slopes are reported in Table 6. In LT muscle, sensory tenderness score showed a significant relationship with total collagen content (slope = -0.50 , $p < 0.05$) in cows only and mean muscle fibre area significantly influenced sensory tenderness score (slope = -0.18 , $p < 0.0001$) in young bulls. However, sensory tenderness score showed a significant relationship with LDH activity in ST muscle of cows (slope = 0.001 , $p < 0.05$).

The regression slopes between IMF content and sensory tenderness were significantly ($p < 0.03$) different between muscles only (Tables 5 and 7) but not between animal types, sensory tenderness showing a significant relationship with IMF content (slope = -0.041 , $p < 0.05$) in ST muscle of cows (Table 6).

For ICDH, although the $\beta(m \times g)$ model was not significant (Table 5), a difference was observed in slopes between LT of young bulls ($\beta = +0.40$) and ST of cows ($\beta = -0.70$) (Table 6).

On the other hand, the slopes of the regression lines between the total collagen content and WB shear force were significantly ($p < 0.011$) different between muscles (Tables 5 and 6 and Fig. 1), the relationship being significant only in ST muscle of young bulls (slope = 17 , $p < 0.0001$) and cows (slope = 14 , $p < 0.05$). Similar results were shown between insoluble collagen content and WB shear force in ST muscle of young bulls (slope = 19 , $p < 0.05$) and cows (slope = 16 , $p < 0.05$) (Table 6 and Fig. 1).

However, the slopes of the regression equations between LDH activity or FG proportion to explain variability in the WB shear force were significantly ($p < 0.04$ vs. $p < 0.002$) different between muscle \times animal type interactions $\beta(m \times g)$ (Table 5), this significant relationship being only observed in ST muscle of cows [LDH activity: slope = -0.09 , $p < 0.001$; FG proportion: slope = -1.70 , $p < 0.001$] (Table 6).

Although significant, the different regression models explained only a small part of the variability of sensory tenderness (0.3–2%) or WB shear force (3.8–6.4%) (Table 7).

The effect of muscle type on the relationship between tenderness and muscle characteristics was thus greater than the animal type effect (Table 6). In fact, the type of animals (young bull or cow) had a significant ($p < 0.026$) effect only in the relationships between FG proportion and WB shear force (Table 6). By contrast, muscle type (LT or ST) had a significant effect in the regression between tenderness and several muscle biochemical traits (Table 6). The relationships between sensory tenderness

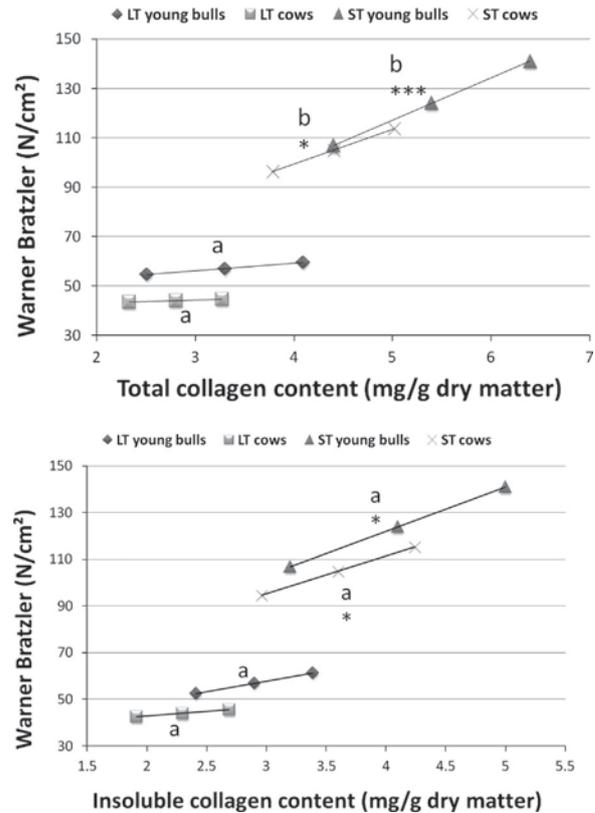


Fig. 1. Regression coefficients (slopes)* of WB shear force on total and insoluble collagen in *Longissimus thoracis* [LT] and *Semitendinosus* [ST] muscles of young bulls and cows. *Comparison between slopes (a, b: $p < 0.05$); Difference to zero (* $p < 0.05$, *** $p < 0.0001$)

and IMF content ($p < 0.03$), mean cross-sectional fibre area ($p < 0.01$) and LDH activity ($p < 0.0008$) were significantly affected by muscle type (Table 6). Moreover, the type of muscle (LT or ST) had a significant ($p < 0.04$) effect on the regression between LDH activity and WB shear force (Table 6).

4. Discussion

4.1. Correlations between sensory tenderness and WB shear force

Except in the case of LT muscle from cows, a low non significant correlation was observed between sensory tenderness and WB shear force values. This was in disagreement with the study of Rhee et al. (2004) who found a high correlation between sensory tenderness and WB shear force across all the 11 cooked (70°C) muscles with, among them, LT and ST muscles. The correlations within a single muscle varied from $r = -0.45$ to -0.85 . However, in the present study, samples evaluated by trained panellists were grilled ($55\text{--}60^\circ\text{C}$) and then tasted, which was not the case for the WB shear force test performed on raw samples. In agreement with these above findings, Oury et al. (2009) observed no significant correlations between tenderness scores and raw meat shear force values in *Rectus abdominis* muscle. However,

tenderness scores were negatively related to WB shear force in broiled meat (from $r = -0.23$ to -0.27) (Oury et al., 2009).

There were several explanations for the low correlation found between texture measurements such as WB shear force and sensory evaluation of meat tenderness in this study. On the one hand, when correlation coefficients were calculated within different populations of animals (different animal types) and different muscles (LT and ST muscles in this study) or different aging times (not the case of this study), variability between meat samples increased and lead to an improvement in the correlation coefficients between texture measurements and tenderness scores (Oury et al., 2009). The stress and strain patterns developed in the mouth during chewing and mastication of meat were probably not adequately represented by instrumental techniques (Bouton et al., 1975).

However, one has to keep in mind that the method to present the samples and the variability between samples may also have a significant impact on the correlation between texture measurements and sensory evaluation of tenderness. So, according to Bouton et al. (1975) a correlation coefficient of -0.65 was established between tenderness and WB shear force for LT samples cut into rectangles, whereas this correlation coefficient increased to -0.85 for LT samples presented as squares.

Furthermore, for LT muscle of cows, the negative correlation between sensory tenderness and WB shear force values was low ($r = -0.28$) but significant. This result was in general agreement with many previous reports (Whipple et al., 1990; Shackelford et al., 1995, 1999; Silva et al., 1999; Chambaz et al., 2003; Lorenzen et al., 2003; Destefanis et al., 2008) in which the negative correlation between sensory tenderness and WB shear force was clearly demonstrated despite a high variability in the correlation coefficients ($-0.26 < r < -0.95$). Shackelford et al. (1995) found a significantly higher correlation between WB shear force and overall tenderness in LT muscle than in nine other muscles (*Psoas major*, *Infraspinatus*, *Triceps brachii*, *Semitendinosus*, *Gluteus medius*, *Supraspinatus*, *Biceps femoris*, *Semimembranosus* and *Quadriceps femoris*).

The genetic correlations between sensory tenderness and WB shear force were in the whole higher ($r = -0.91$) than the phenotypic correlations (Marshall, 1999; Hocquette et al., 2006; Johnston et al., 2003; Wheeler et al., 2010).

4.2. Relationships between tenderness sensory tenderness or WB shear force and muscle traits

The present study confirmed that tenderness depended on muscle characteristics (Maltin et al., 2003). Sensory tenderness and WB shear force could be differentially discriminated since, sensory tenderness was significantly correlated with total collagen content, intramuscular fat (IMF) content, mean cross sectional fibre area, and LDH and ICDH activities whereas WB shear force was significantly correlated with total and insoluble collagen content, LDH activity and FG fibre muscle proportion.

4.2.1. Connective tissue

The negative correlation between total collagen content ($r = -0.24$) and sensory tenderness in the LT muscle of cows was in agreement with previous studies

(Destefanis et al., 2000; Rhee et al., 2004) ($-0.57 < r < -0.22$). Collagen is the major component of intramuscular connective tissue, and its association with meat toughness has been the target of many studies (Lepetit, 2007; Nishimura et al., 2009). However, no significant correlations were observed between total collagen content and WB shear force (Schönfeldt and Strydom, 2011). Such observations were in disagreement with the findings of Torrescano et al. (2003) who found a high positive correlation between total collagen content and WB shear force of raw samples ($r = 0.72$). By contrast, the present findings were in accordance with those of Mandell et al. (1997) and McKeith et al. (1985) who concluded that total collagen content was not a good predictor of overall tenderness in thirteen muscles. To explain the low correlation between collagen characteristics and tenderness in LT compared to ST, it was important to note that LT muscle contained a relatively low amount of total collagen compared to other muscles such as the ST. A lower technical precision could therefore have been induced in the measurement of total and insoluble collagen amounts (Listrat and Hocquette, 2004). It, therefore, seemed reasonable to hypothesise that a weaker correlation between texture and collagen characteristics would be observed after cooking.

Collagen solubility also has a major role in meat tenderness (McCormick, 1999; Stolowski et al., 2006). In this study, a positive correlation was reported between WB shear force and insoluble collagen content in the LT ($r = 0.23$) and the ST ($r = 0.30$) muscles of the young bulls indicating that the more tender the meat the higher was the collagen solubility. This was in agreement with previous works (McCormick, 1999; Destefanis et al., 2000; Renand et al., 2001; Dransfield et al., 2003; Jurie et al., 2007b) ($0.19 < r < 0.24$). So, collagen solubility similarly discriminated for tenderness for both ST and LT muscles, despite a difference in the total collagen content between these two muscles. Indeed, the slope between shear force and insoluble collagen content did not significantly differ between muscles. So, on the whole the present study confirmed that collagen defined a basal level of tenderness, inducing a similar effect on tenderness in both LT and ST muscles (Guillemin et al., 2012).

4.2.2. Intramuscular fat content

The intramuscular fat (IMF) content was negatively correlated ($r = -0.21$) with the sensory tenderness score in the ST muscle of cows, the difference being significant between LT and ST muscles. In this specific case, we can speculate that interactions between intramuscular adipocytes and connective tissue in which adipocytes are embedded are not favourable for tenderness. In fact, the role of IMF content in beef tenderness is still quite controversial (Guillemin et al., 2009).

Some authors did not find any correlation between IMF content and tenderness of raw or cooked meat (Geay et al., 2001), whereas other French studies showed a positive correlation between IMF content and tenderness [Oury et al. (2009) ($r = 0.27$), Picard et al. (2007) ($r = 0.23$) and Renand et al. (1997) ($r = 0.19$)]. Such results were in accordance with many studies, mainly the Anglo-Saxon studies (Dikeman et al., 1986; Seideman et al., 1987; Shackelford et al., 1994; Wheeler et al., 1996), performed on carcasses (Aberdeen Angus) with higher intramuscular fat grades than those in France (Renand et al., 2001). In this situation, a higher

inclusion of adipocytes may lower the strength of the connective tissue and provide a lubricating effect during chewing (Renand et al., 2001).

However, in our study, the relationship between tenderness and intramuscular fat was more marked in cows than young bulls, in agreement with Picard (2007) who observed a positive correlation between IMF content and tenderness ($r=0.23$ for cows vs. $r=0.13$ for young bulls) on LT, ST and TB (*Triceps brachii*) muscles.

4.2.3. Mean cross-sectional fibre area, contractile and metabolic properties of muscle fibres

The mean cross-sectional fibre area was negatively correlated ($r=-0.14$) with sensory tenderness score in the LT muscle of young bulls only with a significant difference between muscle \times animal type combinations. No relationship was however detected between mean cross-sectional fibre area and tenderness in the ST muscle.

These results agreed to a large extent with the negative correlation ($-0.11 < r < -0.53$) reported between muscle fibre size and tenderness found in many studies in LT muscle (Tuma et al., 1962; Berry et al., 1974; Seideman and Crouse, 1986; Crouse et al., 1991; Touraille, 1994; Renand et al., 2001; Dransfield et al., 2003; Jurie et al., 2007b; Picard et al., 2007).

Contradictory to these findings, the study of Seideman et al. (1986) found a positive correlation ($r=0.35$) between LT muscle fibre size and tenderness in steers. Nevertheless, in the same study, such a relationship was not present in bulls. A recent study on young bulls and steers (Guillemin et al., 2012) showed also that the less tender LT muscles were characterised by higher mean cross-sectional fibre areas. It should be noted that in ST muscles from the same animals, this relationship was not observed. Similarly Oury et al. (2009) working on *Rectus abdominis* (RA) muscles from heifers, did not find any correlation between either tenderness or shear force and mean muscle fibre area. However, it is important to know that the RA muscle shows some specific characteristics in comparison to LT and TB muscles, especially mainly in terms of the unusually large cross-sectional area of SO fibres and the very low oxidative activity of intermediate fibres (FOG) (Oury et al., 2010). Although the LT being described as more tender and oxidative compared to the ST muscle (Dransfield et al., 2003; Jurie et al., 2007a, 2007b; Schreurs et al., 2008), several studies (Totland and Kryvi, 1991; Jurie et al., 2005, 2007b; Oury et al., 2010) demonstrated that LT muscle was characterised by a smaller mean muscle fibre area, a trait often associated with a high proportion of oxidative fibres. Owing to their lower requirements for oxygen diffusion, glycolytic fibres, in general, attain a greater size than oxidative fibres (Maltin et al., 2003; Picard et al., 2006). Finally, ST has been characterised by a greater mean muscle fibre area than LT (Totland and Kryvi, 1991), which could partly explain the low tenderness of ST compared to LT muscle.

According to Crouse et al. (1991), working on LT muscle from 15 animals, mean muscle fibre area was correlated negatively to sensory tenderness at early periods of *post-mortem* aging (1–3 days) but non significantly after 14 days of ageing. This would have suggested that *post-mortem* proteolysis during storage would lower the negative effects of mean

cross-sectional fibre area on tenderness observed soon after slaughter (Tuma et al., 1962; Crouse et al., 1991). However, the present results did not fit with this suggestion, since a mean cross-sectional fibre area/tenderness relationship was still present even though the samples had been aged for 14 days. This study clearly demonstrated that a lower tenderness was associated with a higher average mean cross-sectional fibre area, particularly in the LT muscle even after 14 days of ageing. However, this relationship differed according to muscle type (Picard et al., 2007; Oury et al., 2009; Guillemin et al., 2012).

Contractile and metabolic properties of muscle fibres have been correlated with tenderness but the nature of this relationship was complex and has been a subject of debate due to contradictory results generated by the many experiments carried out in different countries with different animal types and/or different cuts (Maltin et al., 2003). However, some studies considered that fibre metabolic type may be more directly implicated in tenderness than fibre size (Dransfield et al., 2003).

In the present study, the LDH activity (representative of glycolytic metabolism) was positively correlated ($r=0.29$) in the ST, with sensory tenderness in cows whereas it was negatively ($r=-0.27$) correlated with WB shear force in young bulls. This was confirmed by the negative correlation ($r=-0.31$) between the proportion of FG (fast-glycolytic) muscle fibres and WB shear force in the same muscle (ST). Therefore, glycolytic metabolism in muscle fibre was favourable to meat tenderness in this muscle. Such findings were in accordance with the results of Picard et al. (2007) on ST muscle and Maltin et al. (2003) on *Vastus lateralis* muscle. Furthermore, Dransfield et al. (2003), working on LT, *Triceps brachii* (TB) and ST muscles, found that tenderness was negatively correlated with the proportion of FOG fibres rather than with the proportion of FG fibres. In this study, the correlation between the glycolytic metabolism characteristics (LDH activity and FG proportion of muscle fibres) and tenderness was significant only in cows' samples. This was in agreement with Picard et al. (2007) who also, in cows, found the greatest number of correlations between biochemical characteristics and meat tenderness. However, except for FG proportions, there was no significant difference in slopes between animal types, in the relationship between glycolytic metabolism and tenderness.

On the other hand, within the LT muscle of young bulls, a positive correlation was observed ($r=0.16$) between ICDH activity (representative of oxidative metabolism) and sensory tenderness score indicating that oxidative metabolism of muscle fibre favoured beef tenderness. This was in agreement with reports by Zamora et al. (1996b) and Crouse et al. (1991) in LT muscle, by Therkildsen et al. (2002) in *Longissimus lumborum* and *Supraspinatus* muscles and by Maltin et al. (1998) and Jurie et al. (2007b) in many different muscles including *Longissimus thoracis*, *Semimembranus* and *Triceps brachii*. On the contrary, some groups working on LT muscle from young bulls (Zamora et al., 1996a; Strydom et al., 2000; Renand et al., 2001), found negative correlations between high muscle oxidative metabolism characteristics (ICDH activity and proportion of SO fibres), low muscle glycolytic metabolism characteristics (LDH activity and proportion of

FG fibres) and meat tenderness. Therefore, the relationship between contractile and metabolic properties of muscle fibres and tenderness (sensory tenderness and WB shear force) differed according to the muscle type (LT or ST in this case) as concluded in several studies (Guillemin et al., 2012; Picard, 2012).

Furthermore, the speed of ageing, a process essential in the establishment of tenderness, is influenced by the metabolic and contractile properties of muscle fibres. Ouali and Talmant (1990) showed that the calpain/calpastatin (the calcium-dependant proteolytic system involved in the *post-mortem* ageing process) ratio is higher in fast glycolytic muscles. Thus, proteolysis is higher and consequently, the rate of maturation greater (Picard, 2012). On the other hand, oxidative muscle as LT, compared to ST, has smaller fibre size than glycolytic one, the smaller fibre size being favourable to tenderness. Several studies (Totland and Kryvi, 1991; Jurie et al., 2007b; Oury et al., 2010) demonstrated that LT muscle was characterised by a smaller muscle fibre size, a trait often associated with a high proportion of oxidative fibres.

So, from this meta-analysis using the large number of data available in the BIF-Beef database, it was concluded that a large quantity of data was needed to draw robust conclusions regarding differences between muscle traits according to muscle type, animal type and other factors. Further work would therefore provide more data in the BIF-Beef database in order to identify more variables with an influence of tenderness.

This biochemical approach, aimed to explain tenderness variability, needs to be complemented. In fact, the recent genomic programs conducted all over the world will allow the identification of new markers of tenderness and a better understanding of the biological functions involved in beef tenderness (Hocquette et al., 2009). On the other hand, many other factors such as carcass traits, cooking methods and ageing time, are known to contribute to meat quality. This is the reason why the MSA (Meat Standards Australia) system, which is an integrative approach, was set up (Legrand et al., 2012). It would be worth to integrate muscle traits and genomic markers in this modelling approach.

5. Conclusion

Using the great number of data from the BIF-Beef database it was concluded that, mainly in LT muscle, total collagen content, IMF content, mean cross-sectional fibre area, LDH and ICDH activities explained, respectively, 2%, 0.3%, 1.8%, 1.6% and 1.7% of the variability (r^2) of sensory tenderness score. However, mainly in the ST muscle, the total and insoluble collagen content, LDH activity and FG proportion explained, respectively, 6%, 6%, 4% and 5% of the variability of shear force. Values of r^2 are low, but probably high enough for genetic purposes with the ultimate aim to select animals with, for instance, low collagen content in order to increase beef tenderness. However, the relationship between muscle characteristics and tenderness appeared very complex and was mainly muscle dependant. It was showed that one specific muscle biochemical characteristic cannot be a predictor of sensory

quality for all the other muscles of the carcass. Indeed, it was demonstrated that, according to the type of the considered muscle, meat tenderness can be explained by different characteristics, allowing the understanding of the many contradictions found in the literature on the relationships between the biochemical and sensory qualities of meat, these studies being conducted on different muscles types and with different animal types. By contrast, in this meta-analysis, using the large number of data available in the BIF-Beef database, robust conclusions can be drawn with a better statistical strength. Nevertheless, the heterogeneous nature of the experimental designs and variables must be taken into consideration in order to avoid any bias in analysis and interpretation. In conclusion, this meta-analysis confirmed that muscle type, and to a lesser extent animal type and breed, play the greatest role in tenderness determinism.

Conflict of interest

None.

Acknowledgements

This study was carried out in the context of the European ProSafeBeef programme (Contract no. FOOD-CT-2006-36241) and the e-nnovergne lifeGrid regional innovating action programme (PRAI) co-financed by the European Regional Development Fund. We thank all the partners in the QUALVIGENE, GEMQUAL and FiLiCol programmes for access to their data.

References

- Allais, S., Journaux, L., Leveziel, H., Payet-Duprat, N., Raynaud, P., Hocquette, J.F., Lepetit, J., Rousset, S., Denoyelle, C., Bernard-Capel, C., Renand, G., 2011. Effects of polymorphisms in the calpastatin and mu-calpain genes on meat tenderness in 3 French beef breeds. *J. Anim. Sci.* 89, 1–11.
- Berry, B.W., Smith, G.C., Carpenter, Z.L., 1974. Relationships of certain muscle, cartilage and bone traits to tenderness of the beef longissimus. *J. Food Sci.* 39, 819–824.
- Boleman, S.J., Boleman, S.L., Miller, R.K., Taylor, J.F., Cross, H.R., Wheeler, T. L., Koohmaraie, M., Shackelford, S.D., Miller, M.F., West, R.L., Johnson, D.D., Savell, J.W., 1997. Consumer evaluation of beef of known categories of tenderness. *J. Anim. Sci.* 75, 1521–1524.
- Bouton, P.E., Ford, A.L., Harris, P.V., Ratcliff, D., 1975. Objective-subjective assessment of meat tenderness. *J. Texture Stud.* 6, 315–328.
- Brouard, S., Renand, G., Turin, F., 2001. Relations entre caractéristiques musculaires et tendreté du muscle *Longissimus lumborum* de jeunes bovins de races rustiques. *Renc. Rech. Ruminants* 8, 49–52.
- 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. *Anim. Sci.* 79, 49–59.
- Chambaz, A., Scheeder, M.R.L., Kreuzer, M., Dufey, P.A., 2003. Meat quality of Angus, Simmental, Charolais and Limousin steers compared at the same intramuscular fat content. *Meat Sci.* 63, 491–500.
- Chriki, S., Picard, B., Jurie, C., Reichstadt, M., Micol, D., Brun, J.P., Journaux, L., Hocquette, J.F., 2012. Meta-analysis of the comparison of the metabolic and contractile characteristics of two bovine muscles: *Longissimus thoracis* and *Semitendinosus*. *Meat Sci.* 91, 423–429.
- Christensen, M., Ertbjerg, P., Failla, S., Sanudo, C., Richardson, R.I., Nute, G. R., Olleta, J.L., Panea, B., Alberti, P., Juarez, M., Hocquette, J.-F., Williams, J.L., 2011. Relationship between collagen characteristics, lipid content and raw and cooked texture of meat from young bulls of fifteen European breeds. *Meat Sci.* 87, 61–65.

- Crouse, J.D., Koohmaraie, M., Seideman, S.D., 1991. The relationship of muscle-fibre size to tenderness of beef. *Meat Sci.* 30, 295–302.
- Destefanis, G., Barge, M.T., Brugiapaglia, A., Tassone, S., 2000. The use of principal component analysis (PCA) to characterize beef. *Meat Sci.* 56, 255–259.
- Destefanis, G., Brugiapaglia, A., Barge, M.T., Dal Molin, E., 2008. Relationship between beef consumer tenderness perception and Warner–Bratzler shear force. *Meat Sci.* 78, 153–156.
- Dikeman, M.E., Reddy, G.B., Arthaud, V.H., Tuma, H.J., Koch, R.M., Mandigo, R.W., Axe, J.B., 1986. Longissimus muscle quality, palatability and connective tissue histological characteristics of bulls and steers fed different energy levels and slaughtered at four ages. *J. Anim. Sci.* 63, 92–101.
- Dransfield, E., Martin, J.F., Bauchart, D., Abouelkaram, S., Lepetit, 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.
- Folch, J., Lees, M., Sloane Stanley, G.H., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226, 497–509.
- Geay, Y., Bauchart, D., Hocquette, J.F., Culioli, J., 2001. Effect of nutritional factors on biochemical, structural and metabolic characteristics of muscles in ruminants, consequences on dietetic value and sensorial qualities of meat. *Reprod. Nutr. Dev.* 41, 377–377.
- Guillemin, N., Cassar-Malek, I., Hocquette, J.F., Jurie, C., Micol, D., Lustrat, A., Leveziel, H., Renand, G., Picard, B., 2009. La maîtrise de la tendreté de la viande bovine: identification de marqueurs biologiques. *INRA Prod. Anim.* 22, 331–344.
- Guillemin, N.P., Jurie, C., Renand, G., Hocquette, J.F., Micol, D., Lepetit, J., Picard, B., 2012. Different phenotypic and proteomic markers explain variability of beef tenderness across muscles. *Int. J. Biol.* 4, 26–38.
- Hocquette, J.F., Cassar-Malek, I., Bernard-Capel, C., Picard, B., 2009. Functional genomics and new markers for beef production—minireview. *Anim. Sci. Pap. Rep.* 27, 273–279.
- Hocquette, J.F., Chatellier, V., 2011. Prospects for the European beef sector over the next 30 years. *Anim. Front.* 1, 20–28.
- Hocquette, J.F., Meurice, P., Brun, J.P., Jurie, C., Denoyelle, C., Bauchart, D., Renand, G., Nute, G.R., Picard, B., 2011. BIF-Beef: A data warehouse for muscle biology to predict beef quality. Application to the relationship between intramuscular fat level and flavour. *Anim. Prod. Sci.* 51, 975–981.
- Hocquette, J.F., Renand, G., Leveziel, H., Picard, B., Cassar-Malek, I., 2006. The potential benefits of genetics and genomics to improve beef quality—a review. *Anim. Sci. Pap. Rep.* 24, 173–189.
- Johnston, D.J., Reverter, A., Ferguson, D.M., Thompson, J.M., Burrow, H.M., 2003. Genetic and phenotypic characterisation of animal, carcass, and meat quality traits from temperate and tropically adapted beef breeds. 3. Meat quality traits. *Aust. J. Agric. Res.* 54, 135–147.
- Jurie, C., Cassar-Malek, I., Bonnet, M., Leroux, C., Bauchart, D., Boulesteix, P., Pethick, D.W., Hocquette, J.F., 2007a. Adipocyte fatty acid-binding protein and mitochondrial enzyme activities in muscles as relevant indicators of marbling in cattle. *J. Anim. Sci.* 85, 2660–2669.
- Jurie, C., Martin, J.F., Lustrat, A., Jailler, R., Culioli, J., Picard, B., 2005. Effects of age and breed of beef bulls on growth parameters, carcass and muscle characteristics. *Anim. Sci.* 80, 257–263.
- Jurie, C., Ortigues-Marty, I., Picard, B., Micol, D., Hocquette, J.F., 2006. The separate effects of the nature of diet and grazing mobility on metabolic potential of muscles from Charolais steers. *Livest. Sci.* 104, 182–192.
- Jurie, C., Picard, B., Hocquette, J.F., Dransfield, E., Micol, D., Lustrat, A., 2007b. Muscle and meat quality characteristics of Holstein and Salers cull cows. *Meat Sci.* 77, 459–466.
- Kamoun, M., Culioli, J., 1988. Mechanical-behavior of cooked meat under sinusoidal compression. *J. Texture Stud.* 19, 117–136.
- Legrand, I., Hocquette, J.F., Polkinghorne, R., Pethick, D., 2012. Prediction of beef eating quality in France using the Meat Standards Australia system. *Animal* 7, 524–529.
- Lepetit, J., 2007. A theoretical approach of the relationships between collagen content, collagen cross-links and meat tenderness. *Meat Sci.* 76, 147–159.
- Lepetit, J., Sale, P., Ouali, A., 1986. Postmortem evolution of rheological properties of the myofibrillar structure. *Meat Sci.* 16, 161–174.
- Lustrat, A., Hocquette, J.F., 2004. Analytical limits of total and insoluble collagen content measurements and of type I and III collagen analysis by electrophoresis in bovine muscles. *Meat Sci.* 68, 127–136.
- Lustrat, 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.
- Lorenzen, C.L., Miller, R.K., Taylor, J.F., Neely, T.R., Tatum, J.D., Wise, J.W., Buyck, M.J., Reagan, J.O., Savell, J.W., 2003. Beef customer satisfaction: Trained sensory panel ratings and Warner–Bratzler shear force values. *J. Anim. Sci.* 81, 143–149.
- Maltin, C., Balcerzak, D., Tilley, R., Delday, M., 2003. Determinants of meat quality: tenderness. *Proc. Nutr. Soc.* 62, 337–347.
- Maltin, C., Sinclair, K.D., Warriss, P.D., Grant, C.M., Porter, A.D., Delday, M. I., Warkup, C.C., 1998. The effects of age at slaughter, genotype and finishing system on the biochemical properties, muscle fibre type characteristics and eating quality of bull beef from suckled calves. *Anim. Sci.* 66, 341–348.
- Mandell, I.B., Gullett, E.A., Wilton, J.W., Kemp, R.A., Allen, O.B., 1997. Effects of gender and breed on carcass traits, chemical composition, and palatability attributes in Hereford and Simmental bulls and steers. *Livest. Prod. Sci.* 49, 235–248.
- Marshall, D.M., 1999. Genetics of meat quality. CABI Publishing, Oxfordshire (UK): CABI International.
- McCormick, R.J., 1999. Extracellular modifications to muscle collagen: Implications for meat quality. *Poult. Sci.* 78, 785–791.
- McKeith, F.K., Devol, D.L., Miles, R.S., Bechtel, P.J., Carr, T.R., 1985. Chemical and sensory properties of thirteen major beef muscles. *J. Food Sci.* 50, 869–872.
- Morgan, J.B., Savell, J.W., Hale, D.S., Miller, R.K., Griffin, D.B., Cross, H.R., Shackelford, S.D., 1991. National beef tenderness survey. *J. Anim. Sci.* 69, 3274–3283.
- Nishimura, T., Fang, S., Wakamatsu, J., Takahashi, K., 2009. Relationships between physical and structural properties of intramuscular connective tissue and toughness of raw pork. *Anim. Sci. J.* 80, 85–90.
- Ouali, A., Talmant, A., 1990. Calpains and calpastatin distribution in bovine, porcine and ovine skeletal-muscles. *Meat Sci.* 28, 331–348.
- Oury, M.P., Dumont, R., Jurie, C., Hocquette, J.F., Picard, B., 2010. Specific fibre composition and metabolism of the rectus abdominis muscle of bovine Charolais cattle. *BMC Biochem.* 11.
- Oury, M.P., Picard, B., Briand, M., Blanquet, J.P., Dumont, R., 2009. Interrelationships between meat quality traits, texture measurements and physicochemical characteristics of M. rectus abdominis from Charolais heifers. *Meat Sci.* 83, 293–301.
- Picard, B., 2012. Relationship between muscle fibers, growth efficiency and beef quality. In: Proceedings of the 8th SIMCORTE, Viçosa, Minas Gerais, Brasil.
- Picard, B., Duris, M.P., Jurie, C., 1998. Classification of bovine muscle fibres by different histochemical techniques. *Histochem. J.* 30, 473–479.
- Picard, B., Jurie, C., Bauchart, D., Dransfield, E., Ouali, A., Martin, J.F., Jailler, R., Lepetit, J., Culioli, J., 2007. Muscle and meat characteristics from the main beef breeds of the Massif Central. *Sci. Aliments* 27, 168–180.
- Picard, B., Sante-Lhoutellier, V., Ameslant, C., Micol, D., Boissy, A., Hocquette, J.F., Compan, H., Durand, D., 2006. Physiological characteristics of a group of fighting bulls (Brava breed). *Rev. Med. Vet.* 157, 293–301.
- Piot, C., Veerkamp, J.H., Bauchart, D., Hocquette, J.F., 1998. Contribution of mitochondria and peroxisomes to palmitate oxidation in rat and bovine tissues. *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 121, 185–194.
- Renand, G., Picard, B., Touraille, C., Berge, P., Lepetit, J., 2001. Relationships between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls. *Meat Sci.* 59, 49–60.
- Renand, G., Touraille, C., Geay, Y., Berge, P., Lepetit, J., Picard, B., 1997. Variation in beef meat quality traits in relation to muscle characteristics. *Renc. Rech. Ruminants* 4, 311–314.
- Rhee, M.S., Wheeler, T.L., Shackelford, S.D., Koohmaraie, M., 2004. Variation in palatability and biochemical traits within and among eleven beef muscles. *J. Anim. Sci.* 82, 534–550.
- SAS, 1987. SAS user's guide Statistics. Version 6. Cary, NC, SAS Institute Inc.
- Schönfeldt, H.C., Strydom, P.E., 2011. Effect of age and cut on tenderness of South African beef. *Meat Sci.* 87, 206–218.
- Schreurs, N.M., Garcia, F., Jurie, C., Agabriel, J., Micol, D., Bauchart, D., Lustrat, A., Picard, B., 2008. Meta-analysis of the effect of animal maturity on muscle characteristics in different muscles, breeds, and sexes of cattle. *J. Anim. Sci.* 86, 2872–2887.
- Scollan, N.D., Choi, N.J., Kurt, E., Fisher, A.V., Enser, M., Wood, J.D., 2001. Manipulating the fatty acid composition of muscle and adipose tissue in beef cattle. *Br. J. Nutr.* 85, 115–124.
- Seideman, S.C., Crouse, J.D., 1986. The effects of sex condition, genotype and diet on bovine muscle-fibre characteristics. *Meat Sci.* 17, 55–72.
- Seideman, S.C., Crouse, J.D., Cross, H.R., 1986. The effect of sex condition and growth implants on bovine muscle fiber characteristics. *Meat Sci.* 17, 79–95.
- Seideman, S.C., Koohmaraie, M., Crouse, J.D., 1987. Factors associated with tenderness in young beef. *Meat Sci.* 20, 281–291.
- Shackelford, S.D., Wheeler, T.L., Koohmaraie, M., 1995. Relationship between shear force and trained sensory panel tenderness ratings of 10 major muscles from *Bos indicus* and *Bos taurus* cattle. *J. Anim. Sci.* 73, 3333–3340.

- Shackelford, S.D., Wheeler, T.L., Koohmaraie, M., 1999. Evaluation of slice shear force as an objective method of assessing beef longissimus tenderness. *J. Anim. Sci.* 77, 2693–2699.
- Shackelford, S.D., Koohmaraie, M., Wheeler, T.L., Cundiff, L.V., Dikeman, M.E., 1994. Effect of biological type of cattle on the incidence of the dark, firm, and dry condition in the longissimus muscle. *J. Anim. Sci.* 72, 337–343.
- Silva, J.A., Patarata, L., Martins, C., 1999. Influence of ultimate pH on bovine meat tenderness during ageing. *Meat Sci.* 52, 453–459.
- Stolowski, G.D., Baird, B.E., Miller, R.K., Savell, J.W., Sams, A.R., Taylor, J.F., Sanders, J.O., Smith, S.B., 2006. Factors influencing the variation in tenderness of seven major beef muscles from three Angus and Brahman breed crosses. *Meat Sci.* 73, 475–483.
- Strydom, P.E., Naude, R.T., Smith, M.F., Scholtz, M.M., van Wyk, J.B., 2000. Characterization of indigenous African cattle breeds in relation to carcass characteristics. *Anim. Sci.* 70, 241–252.
- Sullivan, G.A., Calkins, C.R., 2011. Ranking beef muscles for Warner-Bratzler shear force and trained sensory panel ratings from published literature. *J. Food Qual.* 34, 195–203.
- Therkildsen, M., Larsen, L.M., Bang, H.G., Vestergaard, M., 2002. Effect of growth rate on tenderness development and final tenderness of meat from Friesian calves. *Anim. Sci.* 74, 253–264.
- Torrescano, G., Sanchez-Escalante, A., Gimenez, B., Roncales, P., Beltran, J. A., 2003. Shear values of raw samples of 14 bovine muscles and their relation to muscle collagen characteristics. *Meat Sci.* 64, 85–91.
- Totland, G.K., Kryvi, H., 1991. Distribution patterns of muscle-fiber types in major muscles of the bull (*Bos taurus*). *Anat. Embryol.* 184, 441–450.
- Touraille, C., 1994. Effect of muscle characters on organoleptic traits in meat. In: *Meeting on Ruminant Research*, vol. 1, pp. 169–175.
- Tuma, H.J., Venable, J.H., Wuthier, P.R., Henrickson, R.L., 1962. Relationship of fiber diameter to tenderness and meatiness as influenced by bovine age. *J. Anim. Sci.* 21.
- Verbeke, W., Van Wezemael, L., de Barcellos, M.D., Kugler, J.O., Hocquette, J.F., Ueland, O., Grunert, K.G., 2010. European beef consumers' interest in a beef eating-quality guarantee: Insights from a qualitative study in four EU countries. *Appetite* 54, 289–296.
- Wheeler, T.L., Cundiff, L.V., Koch, R.M., Crouse, J.D., 1996. Characterization of biological types of cattle (cycle IV): Carcass traits and longissimus palatability. *J. Anim. Sci.* 74, 1023–1035.
- Wheeler, T.L., Cundiff, L.V., Shackelford, S.D., Koohmaraie, M., 2010. Characterization of biological types of cattle (Cycle VIII): Carcass, yield, and longissimus palatability traits. *J. Anim. Sci.* 88, 3070–3083.
- Wheeler, T.L., Shackelford, S.D., Johnson, I.P., Miller, M.F., Miller, R.K., Koohmaraie, M., 1997. A comparison of Warner-Bratzler shear force assessment within and among institutions. *J. Anim. Sci.* 75, 2423–2432.
- Whipple, G., Koohmaraie, M., Dikeman, M.E., Crouse, J.D., Hunt, M.C., Klemm, R.D., 1990. Evaluation of attributes that affect longissimus muscle tenderness in *Bos taurus* and *Bos indicus* cattle. *J. Anim. Sci.* 68, 2716–2728.
- Zamora, F., Canistro, J., Tassy, C., Aubry, L., Lepetit, J., Lebert, A., Ouali, A., 1996a. Biological variability of tenderness of meat: possible causes. *Viandes Prod. Carnés* 17, 315–318.
- Zamora, F., Debiton, E., Lepetit, J., Lebert, A., Dransfield, E., Ouali, A., 1996b. Predicting variability of ageing and toughness in beef *M longissimus lumborum et thoracis*. *Meat Sci.* 43, 321–333.

II. Conclusion

Nos résultats, basés sur un large jeu de données représentatif de la variabilité des muscles et types d'animaux de la filière viande bovine française, nous permettent de confirmer que la relation entre la tendreté et les caractéristiques musculaires est dépendante du type de muscle et parfois aussi du type d'animal.

Dans le muscle LT, la teneur en collagène total, le taux de lipides intramusculaires (IMF), la surface moyenne des fibres musculaires, les activités de la LDH et ICDH expliquent, respectivement, 2% ; 0,3% ; 1,8% ; 1,6% et 1,7% de la variabilité (r^2) des notes de tendreté sensorielle. Toutefois, dans le muscle ST, la teneur en collagène total et insoluble, l'activité de la LDH et de la proportion des fibres rapides glycolytiques (FG) expliquent, respectivement, 6% ; 6% ; 4% et 5% de la variabilité de la force de cisaillement (WB).

D'une façon globale, les données biochimiques étudiées dans cet article ont permis d'expliquer 21% de la variabilité de la tendreté mécanique (force de cisaillement) et 7,5% de la variabilité de la tendreté sensorielle.

Avec cette méta-analyse, nous avons démontré que, selon le type de muscle considéré, la tendreté de la viande peut être expliquée par des caractéristiques différentes. Ceci nous permet de comprendre les nombreuses contradictions rencontrées dans la littérature concernant les relations entre caractéristiques biochimiques et qualité sensorielle de la viande. En effet, selon les auteurs, les études ont été conduites sur des types de muscles ou d'animaux différents. Ceci montre également qu'aucune caractéristique d'un muscle donné ne peut être prédictive de la qualité sensorielle de l'ensemble des autres muscles de la carcasse.

Toutefois, même si les proportions de variance expliquée sont faibles, connaître les caractéristiques musculaires qui influencent la tendreté de la viande revêt une importance particulière pour la filière bovine qui vise à maîtriser la qualité sensorielle de la viande, notamment par la sélection génétique dont l'objectif est d'améliorer les caractéristiques des carcasses et des muscles.

Par ailleurs, afin de satisfaire le consommateur, il est important de compléter ce travail par l'intégration d'un certain nombre de facteurs tels que les caractéristiques des carcasses (poids, le persillé, ossification, pH ...), les méthodes de cuisson et les temps de maturation, qui contribuent également au déterminisme de la qualité de la viande, d'où, la nécessité d'intégrer ultérieurement les approches zootechnique, biochimique et génomique dans un même modèle de prédiction.

Discussion générale
& Conclusions

Discussion générale et conclusions

Dans un contexte de chute de la consommation de viande rouge sur le marché intérieur, un des enjeux de la filière bovine est la maîtrise et la prédiction de la qualité sensorielle de la viande et notamment de la tendreté. Comme, il a été mentionné à plusieurs reprises dans ce manuscrit de thèse, la tendreté est la qualité sensorielle la plus importante pour le consommateur de viande bovine. Les consommateurs sont toujours demandeurs d'un système de prédiction fiable de la qualité de la viande bovine (Verbeke *et al* 2010) qui pourrait ainsi contribuer à enrayer la chute de la consommation. Les consommateurs sont prêts à payer plus cher des pièces de viande de tendreté garantie tout en ayant des attentes diverses (allant de la viande pour une consommation courante à la viande des repas festifs) (Boleman *et al* 1997). Selon certains auteurs (Miller 2002), jusqu'à 20% des steaks vendus aux consommateurs sont durs. La tendreté est aussi l'un des critères de qualité d'origine multifactorielle le plus variable, et donc le plus difficile à maîtriser ou à prédire (Culioli 1998, Geay *et al* 2001, Morgan *et al* 1991). Ce critère de qualité est complexe en raison de l'existence de nombreux mécanismes impliqués dans son déterminisme, mais également en raison des différences qui existent entre les différents muscles, types d'animaux et races bovines. C'est pourquoi, la prédiction de la tendreté a fait l'objet de nombreux travaux scientifiques de par le monde.

Dans le cadre du programme européen « ProSafeBeef » (www.prosafebeef.eu/ 2007-2012) auquel participent deux partenaires français (INRA, UNCEIA, ...) afin de prédire au mieux la tendreté, notre objectif a été de contribuer, par une approche de méta-analyse, à la mise en place d'un modèle de prédiction de la qualité sensorielle de la viande bovine adapté au contexte européen et plus particulièrement français. Nous nous sommes pour cela inspiré du système MSA (Meat Standards Australia). Un tel système de prédiction, pour pouvoir être mis en place, a besoin d'une part de mesures de tendreté (jury de dégustation ou mesures physiques) et d'autre part d'autres informations utilisées comme prédicteurs (données zootechniques, données d'élevage, données de composition chimique du muscle...) C'est pourquoi mon travail de thèse s'est appuyé sur l'utilisation des données de la base BIF-Beef (Biologie Intégrative et Fonctionnelle de la viande bovine), qui regroupe des mesures allant de l'animal, la carcasse, le muscle et la viande issues de plusieurs programmes de recherches (Chriki *et al* 2012, Hocquette *et al* 2011b, Meurice *et al* 2008) (Cf. Volet 1). J'en présenterai successivement les principaux apports mais aussi les atouts et les limites avant de dégager les perspectives et suites à donner à mon travail de thèse.

I. Les principaux apports de ce travail

Ce travail de méta-analyse a permis de mieux explorer et de valoriser par une approche globale des informations sur les caractéristiques musculaires qui, à l'échelle d'une seule expérimentation, n'ont qu'un intérêt limité pour la prédiction de la qualité de la viande. En effet, le regroupement de plusieurs expérimentations peut permettre de donner plus de sens à ces caractéristiques musculaires et d'en déduire de nouvelles réponses ou des lois générales de prédiction de la qualité de la viande à partir de notre connaissance de la biologie musculaire qui dépassent le cadre individuel de chaque dispositif expérimental.

Grâce aux différentes méta-analyses réalisées au cours de ma thèse, nous avons démontré que, selon le type de muscle considéré et aussi de façon moindre selon le type d'animal, la tendreté de la viande peut être expliquée par des caractéristiques musculaires différentes. Ceci signifie que les équations de prédiction de la tendreté sont à raisonner par type de muscle et par type d'animal. Ceci nous permet de comprendre les nombreuses contradictions rencontrées dans la littérature sur les relations entre caractéristiques biochimiques et qualité sensorielle de la viande.

Par ailleurs, d'après la littérature, les caractéristiques biochimiques du muscle (fibres musculaires, collagène, lipides...) peuvent expliquer jusqu'à 30% des variations de la tendreté dans certaines populations de bovins (Renand *et al* 2001). Au cours de ma thèse, et à partir d'un grand jeu de données (Cf. Volet 4), ce pourcentage n'a pas été atteint puisque les données biochimiques étudiées ont permis d'expliquer au mieux 21% de la variabilité de la tendreté mécanique (force de cisaillement) et 7,5% pour la tendreté sensorielle. Par conséquent, comme dans le système MSA, il est important de compléter ce travail par l'intégration d'un certain nombre d'autres caractéristiques telles que des données de carcasses (rendement...), et des muscles (persillé, pH ...). De plus, les temps de maturation et les méthodes de cuisson contribuent également au déterminisme de la qualité de la viande. Ainsi, dans une étude récente sur 111 bovins (Juarez *et al* 2012), en intégrant les mesures de la durée de maturation de la carcasse en suspension pelvienne, les auteurs ont réussi à expliquer, par ces facteurs *post mortem*, 70% de la variabilité de la tendreté mécanique et sensorielle.

Toutefois, même si les proportions de variance expliquée sont faibles à modérées dans le cadre de mon travail de thèse, connaître les caractéristiques musculaires qui contribuent au déterminisme de la qualité de la viande revêt une importance particulière pour certains objectifs d'élevage et de sélection. Il n'existe pas à ce jour de sélection génétique sur la

tendreté de la viande en raison de l'absence de méthode d'évaluation de la qualité à coût raisonnable sur animal vivant et l'absence d'incitation financière de la filière à sélectionner les animaux sur des critères de qualité de viande. Une approche serait de sélectionner les animaux en faveur de caractéristiques musculaires faciles à mesurer en routine et prédictrices de la tendreté comme par exemple les caractéristiques du tissu conjonctif, des lipides et des fibres musculaires pour améliorer la qualité de la viande. Toutefois, cette démarche présente peu d'intérêt pour les éleveurs tant qu'il n'existe pas d'incitation financière de la part de la filière.

II. Les atouts et les limites des bases de données

II.1. Les atouts

Partager les données entre scientifiques présente deux avantages majeurs. Cela permet tout d'abord à une équipe de recherche de vérifier la pertinence des analyses précédemment publiées par une autre équipe. De plus, malgré l'hétérogénéité des expériences, rassembler des données de diverses origines permet d'accroître la puissance statistique des analyses réalisées, en prenant en compte un effet « expérimentation ». Dans une optique de diffusion et de partage de données (« data sharing », « open data »), la mutualisation des gisements de données dans des bases de données qui doivent être accessibles devient de plus en plus appréciée et encouragée dans le monde scientifique (Hrynaszkiewicz 2010). Comme l'a écrit Vincent Smith (2009) : « *les données sont le carburant de la Science* ». Effectivement, la science ne cesse d'évoluer, sous l'effet d'une révolution dans les technologies numériques, ce qui facilite l'acquisition et la communication entre chercheurs de quantités massives de données. Mais « si les technologies numériques sont le moteur de cette révolution, les données numériques en sont le carburant. Toutefois, pour de nombreuses disciplines scientifiques, ce carburant est encore une denrée rare » (Smith 2009) car la culture du partage des données est encore peu répandue en sciences animales sauf en génétique pour des caractères assez simples à mesurer. Il est cependant important de continuer à mettre en place des expérimentations scientifiques afin d'alimenter les bases de données par de grands volumes de mesures. En retour, l'utilisation de ces bases permet aussi de proposer de nouvelles hypothèses biologiques à valider par des expérimentations.

Glass (2000) a proposé que « les chercheurs doivent cesser de penser à eux-mêmes comme des scientifiques examinant des grandes théories, et faire face au fait qu'ils sont des techniciens qui collectent et classent des informations, souvent sous des formes quantitatives ». En outre, les études menées par les différents chercheurs, chacun dans son laboratoire, peuvent être controversées sur une même question ou sujet. Ainsi, grâce au rassemblement des résultats de différentes mesures dans ces bases de données, associées aux méta-analyses, des lois générales peuvent être dégagées et conclues. A ce sujet, un numéro spécial (Anonymous 2009, Nelson 2009, Schofield *et al* 2009, Toronto Int Data Release 2009) sur le partage de données est apparu dans la revue internationale « Nature ». Il existe donc un enjeu autour des bases de données qui va encore aller en s'accroissant car, au cours

des toutes prochaines années, il sera produit sur toute la planète plus de données de recherche que tout ce qui a été produit dans l'histoire de l'humanité (Beagrie, 2007).

Ma thèse s'inscrit dans cette démarche de partage de données puisque la base de données BIF-Beef est un exemple de mutualisation des gisements de données issues de différents programmes de recherche française et européens (Cf. Volet 1). Ce jeu de données, original et précurseur dans le domaine de la qualité de la viande, est unique de par la quantité de mesures effectuées, essentiellement, sur les tissus musculaires de bovins, et a constitué une source de données solides et originales pour ma thèse. La base BIF-Beef se caractérise aussi par des données individuelles sur animaux et échantillons musculaires directement issues d'expérimentations, et non pas par des moyennes ou par des données calculées issues de la bibliographie.

Malgré tout, le nombre ne suffit pas à faire la qualité des entrepôts de données et plusieurs limites et difficultés d'utilisation de bases de données rassemblant des résultats de différentes expériences ont été identifiées au cours de mon travail.

II.2. Difficultés et limites des bases de données

II.2.1. Le cas des données manquantes

Une difficulté majeure du traitement des bases de données est le fait que cette dernière contient des données manquantes (DM) (ou données non renseignées). On parle de donnée manquante lorsqu'on n'a pas d'observations pour une variable donnée pour un individu donné. Certains auteurs estiment que 95% des jeux de données sont incomplets avec au moins une DM (Sauvant *et al* 2005). Les DM constituent un problème majeur puisque cette absence d'information diminue la fiabilité du dispositif expérimental impacté (Sauvant *et al* 2005). En raison de différences dans les protocoles entre expérimentations qui constituent la base BIF-Beef, après extraction des jeux de données pour une méta-analyse, on peut se retrouver avec des DM.

La plupart des logiciels statistiques (comme SAS par exemple) suppriment purement et simplement les observations incomplètes. Même si cela n'a pas de conséquences pratiques lorsqu'on dispose de données très nombreuses, cela peut supprimer tout intérêt à l'étude si le nombre de données restantes est trop faible ou si les DM concernent spécifiquement un sous échantillon particulier d'individus.

Selon leur proportion et leur type, des solutions différentes vont être choisies pour traiter ces DM. Certains auteurs proposent de remplacer chaque valeur manquante (imputation) par la moyenne ou la médiane (calculée sur les données réellement observées) de la variable correspondante, mais cette moyenne peut être une très mauvaise approximation dans le cas où la variable présente une grande dispersion (Cottrell et Letremy, 2005). D'autres méthodes d'imputation sont également disponibles, comme l'imputation par le plus proche voisin qui remplace les DM par des valeurs provenant d'individus similaires pour lesquels toute l'information a été observée, et l'imputation par régression qui consiste à remplacer les DM par des valeurs prédites selon un modèle de régression ou une approche algorithmique (Cottrell et Letremy, 2005). Cependant, il existe de sérieuses contre-indications à l'application de certaines de ces méthodes (Schafer et Graham, 2002). Toutefois, certaines d'entre elles ont été améliorées en ajoutant une marge d'erreur aléatoire afin que l'imputation reflète mieux l'incertitude liée aux DM.

Même si elles sont tout à fait envisageables dans le cas de la base de données BIF-Beef, toutes ces solutions « statistiques » ne sont pas utilisables actuellement parce qu'elles induisent des biais dans l'interprétation des résultats puisque les imputations peuvent être une mauvaise estimation dans le cas où la variable présente une grande dispersion. L'expertise scientifique de l'utilisateur des données est là pour valider ou non ces estimations, ce qui souligne que les bases de données doivent être utilisées par des experts des questions scientifiques à traiter. En outre, la base BIF-Beef contient des données individuelles mesurées sur l'animal qui sont structurées par les expérimentations que l'on ne peut pas relier entre elles. En revanche, il est possible d'éviter les DM si les protocoles expérimentaux sont standardisés entre les différentes expériences, ce qui n'est pas le cas de la base BIF-Beef, mais ce qui a été le cas dans la démarche du système MSA.

II.2.2. Le cas des dispositifs expérimentaux non « connexes »

Par construction, les schémas d'analyses possibles (ou « méta-dispositifs »), des données issues d'une base qui rassemble plusieurs expérimentations, n'ont jamais été conçus à l'avance. De ce fait, un tel schéma d'analyse n'est, en général ni classique ni équilibré, ni orthogonal. Dans certains cas, la répartition des données manquantes fait que le « méta-dispositif » n'est pas *connexe* comme disent les spécialistes [une connexion satisfaisante étant une répartition suffisamment équilibrée des données dans les différents niveaux des facteurs

de variation (race, sexe...)] (revue de Hanocq *et al* 1999) et, en conséquence les effets envisagés ne peuvent pas être testés (Sauvant *et al* 2005).

En outre, dans la plupart des situations traitées par méta-analyse, la variabilité entre les différentes expérimentations est souvent bien plus importante que celle qui a été induite expérimentalement à l'intérieur de la même expérimentation. De plus, les relations existantes entre deux variables ne sont en général pas identiques entre et à l'intérieur des expérimentations. La question se pose alors de savoir si c'est la relation inter ou intra-expérimentation qui présente la portée la plus générale (Sauvant *et al* 2005).

De plus, dans notre étude, en raison de variabilité dans les protocoles expérimentaux, les mêmes mesures n'ont pas été effectuées dans les mêmes conditions ou sur les mêmes muscles dans toutes les expérimentations, ce qui est à l'origine d'un écart d'effectif considérable dans certains cas (Cf. Volet 3 où le muscle *Longissimus thoracis* était majoritairement présent dans chaque classe de tendreté).

III. Les perspectives de ce travail

Afin de surmonter les obstacles que j'ai rencontrés dans mon travail de thèse (notamment le manque d'homogénéité des données), il est conseillé que les projets de recherche et de développement en sciences animales doivent être davantage harmonisés (ce qui veut dire une plus grande standardisation des protocoles expérimentaux). En effet, les avancées technologiques récentes de la biologie (capteurs, monitoring...) permettent, théoriquement, la production de grandes quantités de données selon un modèle standard afin d'être en capacité de décrire de plus en plus précisément les phénotypes (Monget et Le Bail, 2009) sous réserve d'un cout raisonnable des mesures.

Dans ce contexte, un vaste programme de phénotypage des animaux d'élevage est en cours de réflexion pour une mise en place à l'échelle nationale. Il a pour ambition d'établir des relations fonctionnelles de plus en plus fines entre le génotype des animaux et leurs phénotypes dans une perspective d'élevage durable au sein des différentes filières animales (ruminants, porcins, volailles, poissons).

Ces nouvelles approches impliquent (Hocquette *et al* 2012c) :

- (i) la définition précise de phénotypes complexes obtenus à partir de l'intégration de données obtenues à différents niveaux (échelles moléculaires, tissulaires, de l'animal ou d'une de ses fonctions, des troupeaux) ;
- (ii) la mise en œuvre de méthodes et de technologies standards à haut débit pour caractériser à moindre coût et le plus précisément possible le plus grand nombre d'animaux avec une meilleure prise en compte de leur environnement ; et
- (iii) le développement d'importantes bases de données nécessaire aux traitements des informations à des fins de modélisation.

Dans ce contexte, l'obtention d'informations phénotypiques précises, fiables, répétables et comparables entre pays, laboratoires ou entreprises est critique pour acquérir une bonne compréhension de la relation entre les gènes et les phénotypes. Jusqu'à présent, il est en effet extrêmement difficile de combiner différentes sources de données phénotypiques elles-mêmes diverses et issues de bases de données d'origines multiples en raison notamment de la variabilité dans les méthodes de phénotypage et l'absence d'information concernant les conditions d'élevage.

III.1. La définition homogène des caractères

Pour répondre à cet enjeu, l'INRA en France en collaboration avec l'USDA aux USA (Hughes *et al* 2008) a mis en place un programme nommé ATOL (pour «Animal Trait Ontology for Livestock») dont l'objectif est de construire une ontologie visant à définir et à organiser les caractères phénotypiques des animaux d'élevage (Bugeon *et al* 2012). ATOL vise à annoter des bases de données phénotypiques à partir d'un langage commun dont chaque terme est univoque. Une telle standardisation est notamment nécessaire pour faire des méta-analyses et de la modélisation (Bugeon *et al* 2012).

Les programmes de phénotypage à haut débit (Hocquette *et al* 2012c) impliquent également la construction d'un réseau coordonné d'infrastructures de recherche (laboratoires, unités expérimentales) ou de développement (réseaux d'élevage, fermes expérimentales de la profession) qui s'appuient sur des méthodes de mesure standardisées et partagées.

III.2. Apport de la génomique

Ces dernières années, beaucoup de progrès ont été accomplis dans notre compréhension des processus biologiques qui contribuent à la qualité de la viande. En particulier, l'utilisation des techniques de génomique fonctionnelle a révélé des gènes et/ou des protéines comme marqueurs moléculaires des qualités sensorielles (tendreté, flaveur, jutosité) de la viande bovine. L'utilisation de la génomique fonctionnelle permettant une recherche sans *a priori* de marqueurs biologiques de la tendreté sur des centaines, voire des milliers de gènes ou de protéines, permet d'établir une liste de candidats potentiels de marqueurs de la tendreté (revues de Cassar-Malek *et al* 2008, et Guillemin, 2009).

Ces marqueurs génomiques permettent de développer une sélection assistée par marqueurs, des méthodes de sélection génomique ou une meilleure prédiction de la qualité de la viande (revue de Hocquette *et al* 2008). En revanche, les marqueurs identifiés doivent être validés sur un nombre important d'animaux les plus représentatifs de notre production en fonction du caractère d'intérêt.

Associés aux caractéristiques biochimiques des muscles que j'ai étudiées dans le cadre de ma thèse, ou aux critères du système MSA, ces marqueurs génomiques sont en capacité de contribuer à améliorer la prédiction de la qualité de la viande bovine.

IV. Les applications

Travailler sur la base de données BIF-Beef, volumineuse tant par le nombre que la nature des mesures, est une originalité. En effet, après avoir défini l'objectif de l'étude, des jeux spécifiques de données peuvent être extraits, analysés et interprétés afin de répondre à une question spécifique de recherche ou avec une application immédiate pour la filière. De ce fait, une multitude de questions peuvent être traitées à l'aide de cette base de données pour dégager des lois générales concernant le déterminisme de la qualité de la viande. A travers la base de données BIF-Beef, les méta-analyses permettent en effet d'identifier les paramètres et les caractéristiques (biochimiques et zootechniques) les plus favorables au développement du « potentiel tendreté » de la viande. Ainsi, la filière pourrait optimiser les effets des mesures ou paramètres visant à augmenter la tendreté de la viande. En revanche, il faut toujours trouver un compromis entre la tendreté souhaitée et les coûts des mesures effectuées.

Les résultats de ce travail de thèse montrent que les caractéristiques reliées à la tendreté sont différentes d'un muscle à l'autre. Nous pouvons ainsi conclure que mesurer le diamètre de section transversale des fibres musculaires est judicieux lorsqu'on s'intéresse au muscle LT. Au contraire, pour d'autres muscles tels que le ST, il est complètement inutile de réaliser cette mesure qui n'apporte rien dans la prédiction de la tendreté. Cette observation est d'une extrême importance pour les chercheurs pour le montage des futurs projets de manière raisonnée. On peut en effet regretter que de nombreux auteurs au niveau international mesurent systématiquement la taille des fibres sur tout type de muscle pour la mettre en relation avec la tendreté.

D'autre part, nous avons clairement montré que pour le LT, le type lent oxydatif des fibres musculaires est corrélé positivement à la tendreté, alors que cette relation est inverse pour le ST. Ce résultat montre l'importance de s'intéresser à la tendreté par pièce de boucherie (comme cela est fait dans le système MSA) et de ne pas généraliser les résultats à partir d'un seul muscle, ce qui est souvent fait dans la littérature.

Nous avons démontré que les caractéristiques biochimiques du muscle expliquent une faible part de la variabilité de la tendreté. Ceci confirme à partir d'un grand nombre de données ce qui avait été observé à partir d'effectifs plus faibles (Picard *et al* 2007). Ce résultat conforte la stratégie proposée depuis quelques années de recherches qui est la recherche d'autres caractéristiques reliées à la tendreté (revues de Cassar-Malek *et al* 2008, Guillemain *et al* 2009). Les programmes de génomique fonctionnelle conduits au cours des dix dernières

années ont permis de révéler des transcrits (puce Genotend) (Hocquette *et al* 2012a) et des protéines (puce Phenotend) considérés comme marqueurs de tendreté. Actuellement, la démarche est de valider cette liste de marqueurs biologiques de tendreté sur un grand nombre de bovins représentatifs de la filière bovine française.

La démarche de méta-analyse mise en œuvre dans ma thèse pourra être appliquée à cet ensemble de gènes ou protéines en association avec ce qui a été fait à partir des données biochimiques. L'objectif final de ces prédictions est d'utiliser les marqueurs génomiques et biochimiques validés pour le développement d'outils d'évaluation du « potentiel tendreté » d'un animal à partir d'un échantillon prélevé sur l'animal vivant par biopsie ou sur la carcasse. Cet outil transformé en outil pratique utilisable pour la filière pourra être utilisé en élevage pour orienter les animaux vers les circuits les plus appropriés à leur potentiel et en sélection, en appui à la sélection génomique.

Une autre application de ce travail de thèse est le fait de compléter l'approche de prédiction de la qualité de la viande australienne représentée par le système MSA. Il est certain que le système MSA forme un tout complet, cohérent et scientifiquement étayé. Il constitue le premier système élaboré de prédiction de la garantie sensorielle d'un morceau de viande bovine selon sa durée de maturation et son mode de cuisson. Malgré une mise en œuvre progressive par la filière australienne (le nombre de carcasses classées par le système MSA augmente régulièrement), le système MSA de prédiction de la qualité de la viande bovine peut répondre à la demande de la filière qui souhaite une plus grande maîtrise de la qualité de la viande bovine, notamment la tendreté.

Tout en ayant des protocoles standardisés, le système MSA est basé sur le développement et l'exploitation d'une vaste base de données, comprenant les résultats de dégustations consommateurs des muscles de la carcasse cuisinés de différentes manières, ainsi que des informations sur les animaux correspondants. Contrairement à la base de données BIF-Beef, il s'agit d'une répétition du même protocole expérimental. Ensuite, par des traitements statistiques, ce système permet d'identifier et de hiérarchiser les principaux facteurs expliquant le degré de satisfaction des consommateurs, puis d'élaborer un modèle de prédiction de cette satisfaction (Thompson et Polkinghorne, 2008, Watson *et al* 2008).

Malgré la conception intéressante du système MSA, des questions se posent sur sa fiabilité, sa robustesse dans un contexte de production de viande français beaucoup plus varié que celui de l'Australie (Moëvi *et al* 2008b). Pour une éventuelle application en France ou à l'Europe, il serait nécessaire d'inclure, dans le système MSA, différentes races, différents âges et des

males entiers et des femelles âgées en complément des bouvillons puisque nous consommons en Europe des vaches de réformes et des jeunes bovins mâles. Des différences culturelles et reliées à la tradition bouchère sont aussi à prendre en considération (Moëvi *et al* 2008b).

De plus, des interrogations subsistent quant à la façon dont la filière pourrait se saisir d'un tel système à court ou moyen terme (Hocquette *et al* 2011a, Moëvi *et al* 2008b).

Par ailleurs, le système MSA étant basé essentiellement sur des données zootechniques ou relatives aux conditions d'abattage et de maturation *post mortem*, il peut être potentiellement complété par des critères de qualité issus d'approches de méta-analyses concernant des données (surtout biochimiques) disponibles dans la base de données BIF-Beef.

Ainsi, un éventuel système de prédiction de la tendreté pourrait être utilisé par les éleveurs afin d'adapter les conduites d'élevage et orienter les animaux vers les circuits les plus appropriés à leur potentiel de qualité. Toutefois, ceci n'est envisageable que lorsque l'éleveur sera payé sur la base de la qualité de la viande qu'il produit, et non pas uniquement sur la conformation ou le rendement de ses carcasses comme aujourd'hui. Dans ce cas de figure, la filière orienterait les différents morceaux de la carcasse vers le bon circuit (steak haché pour une qualité inférieure et un score de qualité élevé pour les morceaux les plus nobles de la carcasse) selon des critères objectifs. De plus, le consommateur bénéficierait d'une meilleure information sur la qualité de la viande, et serait sans doute moins déçu par la viande qu'il achètera.

Par ailleurs, compte tenu de la présence des signes officiels de qualité (SOQ)¹⁷ en France, la mise en place d'un éventuel système de prédiction de la tendreté de la viande bovine comme décrit ci-dessus, est un sujet complexe. Il ne faut pas se cacher que l'émergence d'un système de prédiction (comme le système MSA) dérange la filière bovine française qui craint que les nouveaux systèmes de qualité détruisent les efforts de structuration de la filière française. De notre côté, nous pensons que ces craintes sont injustifiées dans la mesure où les SOQ restent très orientés sur le système de production et/ou la carcasse (c'est la carcasse dans son ensemble qui est labellisée), ce qui n'est pas le cas du système MSA (qui prédit la qualité par morceau de la carcasse). Donc, il faut voir les deux approches comme étant complémentaires et non pas concurrentes. En effet, malgré leurs différences, le système des SOQ et un éventuel système de prédiction (comme le système MSA) ont un but commun à savoir la satisfaction du consommateur. Ceci nous a incité à décrire les SOQ existants non pas pour les opposer au système MSA ou aux conclusions issues de mon travail avec la base BIF-

¹⁷ Cf. le chapitre I.4. Les signes d'identification de la qualité et l'origine

Beef mais, au contraire, pour montrer la complémentarité de ces différentes approches et de la possibilité de leurs coexistence dans le seul but de prédiction de la qualité de la viande bovine.

En revanche, avant de mettre en place un nouveau système de prédiction de la tendreté de la viande (comme le système MSA), nous pensons que la filière bovine devrait mettre en application certaines démarches favorables à la tendreté déjà connues depuis quelques décennies. Par exemple, la prolongation du temps de maturation ou l'application d'une suspension pelvienne (Bastien, 2001) sont des pratiques connues pour avoir un effet favorable sur la tendreté, mais la filière ne les a pas encore intégrées dans sa démarche d'amélioration de la qualité de la viande. Ainsi, avant la mise en place d'un nouveau système de prédiction de la tendreté de la viande, il y a encore une marge de progrès et des efforts à réaliser par la filière afin de mettre en application des acquis scientifiques garantissant une meilleure tendreté de la viande (revue de Troy et Kerry, 2010).

Références bibliographiques

Références bibliographiques

Abbas, K. A., Mohamed, A. and Jamilah, B., 2009. Fatty acids in fish and beef and their nutritional values: A review. *Journal of Food Agriculture & Environment* 7 (3-4): 37-42.

AFNOR. 1999. Analyse sensorielle – guide générale pour l'évaluation sensorielle – description, différenciation et mesure hédonique. *XP V09-501*.

Allais, S., Leveziel, H., Payet-Duprat, N., Hocquette, J. F., Lepetit, J., Rousset, S., Denoyelle, C., Bernard-Capel, C., Journaux, L., Bonnot, A. and Renand, G., 2010. The two mutations, q204x and nt821, of the myostatin gene affect carcass and meat quality in young heterozygous bulls of french beef breeds. *Journal of Animal Science* 88 (2): 446-454.

Anonymous. 2009. Data's shameful neglect. *Nature* 461 (7261): 145.

Bailly, G. et collaborateurs. 2011. *La situation et l'avenir du secteur de la viande bovine en France. Rapport d'information N° 734 fait au au nom de la commission de l'économie, du développement durable et de l'aménagement du territoire sur la situation et l'avenir du secteur de la viande bovine en France., Le sénat Session extraordinaire de 2010-2011.* 82 pages.

Balcerzak, D., Querengesser, L., Dixon, W. T. and Baracos, V. E., 2001. Coordinate expression of matrix-degrading proteinases and their activators and inhibitors in bovine skeletal muscle. *Journal of Animal Science* 79 (1): 94-107.

Balev, D. K., Staykov, A. S., Ivanov, G. Y., Dragoev, S. G. and Filizov, E. H., 2011. Color stability improvement of chilled beef by natural antioxidant treatment and modified atmosphere packaging. *American Journal of Food Technology* 6 (2): 117-128.

Bas, P. et Sauvant, D., 2001. Variations de la composition des depots lipidiques chez les bovins. *INRA Productions Animales* 14 (5): 311-322.

Bastien, D., 2001. Suspension pelvienne : Un impact important sur la tendreté des gros bovins. *Viandes et produits carnés* 24 (2).

Bauchart, D., Chantelot, F. et Gandemer, G., 2008. Nutritional quality of beef and bovine offal: Recent results for the main nutrients. *Cahiers de nutrition et de diététique* 43 (Hors Série 1): 1S9-1S39.

Bauchart, D. et Gandemer, G., 2010. *Qualité nutritionnelle des viandes et abats de bovins.* In: D. Bauchart and B. Picard (eds.) *Muscle et viande de ruminant.* p 115-130.

Beagrie, N., 2007. E-infrastructure strategy for research : Final report from the osi preservation and curation working group. *London: Office of Science and Innovation (OSI).* Retrieved July 11, 2007.

Berchtold, M. W., Brinkmeier, H. and Muntener, M., 2000. Calcium ion in skeletal muscle: Its crucial role for muscle function, plasticity, and disease. *Physiological Reviews* 80 (3): 1215-1265.

Bernard, C., 2007. *Profils d'expression génique associés aux qualités sensorielles de la viande bovine*, Université Blaise Pascal - Université d'Auvergne (Ecole doctorale des sciences de la vie et de la santé) de Clermont-Ferrand.

Bernard, C., Cassar-Malek, I., Le Cunff, M., Dubroeuq, H., Renand, G. and Hocquette, J. F., 2007. New indicators of beef sensory quality revealed by expression of specific genes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 55 (13): 5229-5237.

Besson, D., 2008. Le repas depuis 45 ans : Moins de produits frais, plus de plats préparé. *INSEE* 1208. <http://www.insee.fr/fr/ffc/ipweb/ip1208/ip1208.pdf>.

Billon, A., 2008. Labels de qualité pour la viande – un état des lieux. *Etude d'Aurélié Billon pour le WWF France, mars 2008*.

Boleman, S. J., Boleman, S. L., Miller, R. K., Taylor, J. F., Cross, H. R., Wheeler, T. L., Koochmaraie, M., Shackelford, S. D., Miller, M. F., West, R. L., Johnson, D. D. and Savell, J. W., 1997. Consumer evaluation of beef of known categories of tenderness. *Journal of Animal Science* 75 (6): 1521-1524.

Bonnet, M., Cassar-Malek, I., Chilliard, Y. and Picard, B., 2010. Ontogenesis of muscle and adipose tissues and their interactions in ruminants and other species. *Animal* 4 (7): 1093-1109.

Bottinelli, R. and Reggiani, C., 2000. Human skeletal muscle fibres: Molecular and functional diversity. *Progress in Biophysics & Molecular Biology* 73 (2-4): 195-262.

Bouley, J., Meunier, B., Chambon, C., De Smet, S., Hocquette, J. F. and Picard, B., 2005. Proteomic analysis of bovine skeletal muscle hypertrophy. *Proteomics* 5 (2): 490-500.

Bouley, J., Meunier, B., Culioli, J. et Picard, B., 2004. Analyse protéomique du muscle de bovin appliquée à la recherche de marqueurs de la tendreté de la viande. *Rencontres Recherches Ruminants* 11 87-89.

Bourre, J. M., 2011. Apports nutritifs des viandes bovines. *Académie d'Agriculture de France*. http://www.academieagriculture.fr/mediatheque/seances/2011/20111115_integral1.pdf

Bratzler, L. J., 1958. Fifty years of progress in meat research. *Journal of Animal Science* 17 1079-1087.

Brooke, M. H. and Kaiser, K. K., 1970. Muscle fiber types: How many and what kind? *Archives of Neurology* 23 (4): 369-379.

Brouard, S., Renand, G. et Turin, F., 2001. Relations entre caractéristiques musculaires et tendreté du muscle *longissimus lumborum* de jeunes bovins de races rustiques. *Rencontres Recherches Ruminants* 8 49-52.

Bruckner, C. M. and Slinger, W. D., 1986. Symmetric differences squared and analysis of variance procedures for estimating genetic and environmental variances and covariances for beef cattle weaning weight: II. Estimates from a data set. *Journal of Animal Science* 63 (6): 1779-1793.

Bugeon, J., Baeza, E., Brun, J., Cassar-Malek, I., Fernandez, X., Gondret, F., Hue, I., Jurie, C., Leibovitch, S., Picard, B., Prache, S., Rescan, P. et Le Bail, P., 2012. Atol : Une ontologie dédiée aux traits des animaux d'élevage, un exemple sur le thème de la croissance et de la qualité de la viande. 14^{èmes} édition des Journées Sciences du Muscle et Technologies des Viandes, Cean. 151-152.

Caillavet, F., Combris, P. et Nichèle, V., 2006. *Données : Recueil des consommations alimentaires en France*. In: M. Feinberg, P. Bertail, J. Tressou and P. Verger (eds.) Analyse des risques alimentaires. p 3-31.

Cassar-Malek, I., Picard, B., Bernard, C. and Hocquette, J. F., 2008. Application of gene expression studies in livestock production systems: A european perspective. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 48 (6-7): 701-710.

Chambaz, A., Scheeder, M. R. L., Kreuzer, M. and Dufey, P. A., 2003. Meat quality of angus, simmental, charolais and limousin steers compared at the same intramuscular fat content. *Meat Science* 63 (4): 491-500.

Chatellier, V., Guyomard, H. et Le Bris, K., 2003. La consommation de viande bovine dans le monde et dans l'union européenne : Évolutions récentes et perspectives. *INRA Productions Animales* 16 (5): 381-391.

Chen, F., Chang, R., Trivedi, M., Capetanaki, Y. and Cryns, V. L., 2003. Caspase proteolysis of desmin produces a dominant-negative inhibitor of intermediate filaments and promotes apoptosis. *Journal of Biological Chemistry* 278 (9): 6848-6853.

Choi, Y. M. and Kim, B. C., 2009. Muscle fiber characteristics, myofibrillar protein isoforms, and meat quality. *Livestock Science* 122 (2-3): 105-118.

Chriki, S., Picard, B., Jurie, C., Reichstadt, M., Micol, D., Brun, J. P., Journaux, L. and Hocquette, J. F., 2012. Meta-analysis of the comparison of the metabolic and contractile characteristics of two bovine muscles: *Longissimus thoracis* and *semitendinosus*. *Meat Science* 91 423-429.

CIV. 2009. L'alimentation des français. Quelle place pour la viande aujourd'hui ? <http://web.lerelaisinternet.com/201401127/CMS/modules/dl/1848620842/viandesconsoCIV.pdf>

Coibion, L., 2008. *Acquisitaion des qualités organoleptiques de la viande bovine : Adaptation à la demande du consommateur*. Université Paul-Sabatier de Toulouse - Ecole Nationale Vétérinaire.

Contreras, J., 2008. Meat consumption throughout history and across cultures. *Sciences des Aliments* 28 (4-5): 293-301.

Corpet, D. E., 2011. Red meat and colon cancer: Should we become vegetarians, or can we make meat safer? *Meat Science* 89 (3): 310-316.

Cortright, R. N., Muoio, D. M. and Dohm, G. L., 1997. Skeletal muscle lipid metabolism: A frontier for new insights into fuel homeostasis. *Journal of Nutritional Biochemistry* 8 (5): 228-245.

Cottrell, M. and Letremy, P., 2005. How to use the kohonen algorithm to simultaneously analyze individuals and modalities in a survey. *Neurocomputing* 63 193-207.

Crouse, J. D., Koochmaraie, M. and Seideman, S. D., 1991. The relationship of muscle-fibre size to tenderness of beef. *Meat Science* 30 (4): 295-302.

Cucherat, M., Boissel, J.-P. and Leizorovicz, A., 1997. *Méta-analyse des essais thérapeutiques*. p 1-2. Masson. <http://www.spc.univ-lyon1.fr/livreMA/frame.htm>.

Culioli, J., 1998. La qualité de la viande bovine : Aspects biologiques et technologiques de la gestion de la tendreté. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France* 71 25-46.

Culioli, J., Berri, C. and Mouro, J., 2003. Muscle foods: Consumption, composition and quality. *Sciences des Aliments* 23 (1): 13-34.

Dahlmann, B., Ruppert, T., Kloetzel, P. M. and Kuehn, L., 2001. Subtypes of 20s proteasomes from skeletal muscle. *Biochimie* 83 (3-4): 295-299.

Dargelos, E., Poussard, S., Brule, C., Daury, L. and Cottin, P., 2008. Calcium-dependent proteolytic system and muscle dysfunctions: A possible role of calpains in sarcopenia. *Biochimie* 90 (2): 359-368.

Denoyelle, C., 2008. Les viandes, une question de définition. *Cahiers de nutrition et de diététique* 43 (Hors-série): 1S7-1S10.

Destefanis, G., Barge, M. T., Brugiapaglia, A. and Tassone, S., 2000. The use of principal component analysis (pca) to characterize beef. *Meat Science* 56 (3): 255-259.

Detaille, J. C., 2012. Boeuf AOC voué à l'exception. *Revue de presse sur* <http://www.maine-anjou.fr/> (37): 25-34.

Devun, J. and Guino, C. 2012. *Alimentation de bovins : Rations moyennes et autonomie alimentaire*, Institut de l'Elevage. Compte-rendu final 001239005

Dollé, J. B., Agabriel, J., Peyraud, J. L., Faverdin, P., Manneville, V., Raison, C., Gac, A. et Le Gall, A., 2011. Les gaz à effet de serre en élevage bovin : Évaluation et leviers d'action. *INRA Productions Animales* 24 (5): 415-431.

Dransfield, E., Martin, J. F., Bauchart, D., Abouelkaram, S., Lepetit, J., Culioli, J., Jurie, C. and Picard, B., 2003. Meat quality and composition of three muscles from french cull cows and young bulls. *Animal Science* 76 387-399.

Dransfield, E. et Zamora, F., 1997. Beef steak: What price tenderness? *Viandes et produits carnés* 18 (4): 185-188.

Evrat-Georgel, C. 2008. *Bibliographie critique des méthodes instrumentales et mesure de la tendreté de la viande bovine*, Office d'élevage et Interbev. [http://www.agrireseau.qc.ca/bovinsboucherie/documents/pdf_CR_170832028\[1\].pdf](http://www.agrireseau.qc.ca/bovinsboucherie/documents/pdf_CR_170832028[1].pdf)

FAO. 2003. *Bilans alimentaires : Manuel*.
<http://www.fao.org/docrep/005/x9892f/x9892f02.htm>

Ferguson, L. R., 2010. Meat and cancer. *Meat Science* 84 (2): 308-313.

Fil Rouge. 2011. Boeufs, veaux et agneaux. Label rouge-indications géographiques. *Fédération Interprofessionnelle des Labels Rouge Boeuf Veau Agneau*.
http://www.alliances.coop/doc/09/stats_2008_fil_rouge.pdf

Fishell, V. K., Aberle, E. D., Judge, M. D. and Perry, T. W., 1985. Palatability and muscle properties of beef as influenced by preslaughter growth rate. *Journal of Animal Science* 61 (1): 151-157.

FranceAgrimer. 2009. Filière bovine. *Les cahier de FranceAgrimer/Données statistiques/Elevage* 1-7. <http://www.franceagrimer.fr/content/download/3128/16982>

FranceAgrimer. 2010a. La consommation française de viandes. Évolutions depuis 40 ans et dernières tendances. *Les cahier de FranceAgrimer/Données statistiques/Elevage* 1-8. http://www.saone-et-loire.gouv.fr/IMG/pdf/famsynt_conso_viande_0910_cle2cb4b1.pdf

FranceAgrimer. 2010b. Prix et marges dans la filière viande bovine . Première approche à partir du suivi de la valeur de la carcasse (rapport préliminaire). <http://www.ladocumentationfrancaise.fr/var/storage/rapports-publics/114000012/0000.pdf>

FranceAgrimer. 2011a. Crise économique et comportements de consommation alimentaire des français 1-11. http://www.franceagrimer.fr/content/download/7984/48179/file/crise_conso2011.pdf

FranceAgrimer. 2011b. Les "global players" dans les filières viandes américains et brésiliens aux premières places/ élevage / viandes 1-12. <http://www.lafranceagricole.fr/Download/var/gfa/storage/Mediatheque/Docs/global-players-viande-08-2011.pdf>

Geay, Y., Bauchart, D., Hocquette, J. F. and Culioli, J., 2001. Effect of nutritional factors on biochemical, structural and metabolic characteristics of muscles in ruminants, consequences on dietetic value and sensorial qualities of meat. *Reproduction Nutrition*

Development 41 (1): 1-26. (Erratum in *Reproduction Nutrition Development*, 41 (24), 377-377).

GEB. 2010. Chiffres clés 2010 - productions bovines lait & viande. *Rapport technique de l'institut technique, institut de l'élevage.*

http://idele.fr/?eID=cmis_download&oID=workspace://SpacesStore/6a74fbc2-a67f-4098-8f56-0a2ebc69dc31

Gerber, P., Key, N., Portet, F. and Steinfeld, H., 2010. Policy options in addressing livestock's contribution to climate change. *Animal* 4 (3): 393-406.

Giordano, J. L., 2006. Définition et enjeux : Donner du sens et de la valeur par la qualité perçue. In: *E. d'Organisation (ed.). L'approche qualité perçue.* p 18-50. http://www.editions-eyrolles.com/Chapitres/9782708134935/Chap1_Giordano.pdf

Glass, G. V., 2000. Meta-analysis at 25. *Technical Report.*

<http://www.gvglass.info/papers/meta25.html>

Goll, D. E., Thompson, V. F., Li, H. Q., Wei, W. and Cong, J. Y., 2003. The calpain system. *Physiological Reviews* 83 (3): 731-801.

Gotoh, T., Albrecht, E., Teuscher, F., Kawabata, K., Sakashita, K., Iwamoto, H. and Wegner, J., 2009. Differences in muscle and fat accretion in japanese black and european cattle. *Meat Science* 82 (3): 300-308.

Gruhier, F., 1989. Quand les ingénieurs font la cuisine. *Autrement* 108 : 120-124.

Grunert, K. G., Bredahl, L. and Brunso, K., 2004. Consumer perception of meat quality and implications for product development in the meat sector - a review. *Meat Science* 66 (2): 259-272.

Guillemin, N., 2010. *Marqueurs protéiques de la tendreté de la viande bovine : Étude prédictive et fonctionnelle*, Université Blaise Pascal - Université D'Auvergne (Ecole doctorale des sciences de la vie et de la santé).

Guillemin, N., Cassar-Malek, I., Hocquette, J. F., Jurie, C., Micol, D., Listrat, A., Leveziel, H., Renand, G. et Picard, B., 2009. La maîtrise de la tendreté de la viande bovine: Identification de marqueurs biologiques. *INRA Productions Animales* 22 (4): 331-344.

Guyomard, H., Manceron, S. and Peyraud, J.-L., 2013. Trade in feed grains, animals, and animal products: Current trends, future prospects, and main issues. *Animal Frontiers* 3 (1): 14-18.

Hanocq, E., Tiphine, L. et Bibe, B., 1999. Le point sur la notion de connexion en génétique animale. *INRA Productions Animales* 12 (2): 101-111.

Hanzelková, S., Simeonovova, J., Hampel, D., Dufek, A. and Subrt, J., 2011. The effect of breed, sex and aging time on tenderness of beef meat. *Acta Veterinaria Brno* 80 (2): 191-196.

Hébel, P., 2012. Evolution de la consommation de viande en France. Les nouvelles données de l'enquête « comportements et consommations alimentaires en France » (CCAF) 2010. *Crédoc*. http://www.credoc.fr/pdf/Sou/Consommation_viande_CCAF2010.pdf

Highfill, C. M., Esquivel-Font, O., Dikeman, M. E. and Kropf, D. H., 2012. Tenderness profiles of ten muscles from F1 bos indicus x bos taurus and bos taurus cattle cooked as steaks and roasts. *Meat Science* 90 (4): 881-886.

Hoch, T., Begon, C., Cassar-Malek, I., Picard, B. and Savary-Auzeloux, I., 2003. Mécanismes et conséquences de la croissance compensatrice chez les ruminants. *INRA Productions Animales* 16 (1): 49-59.

Hocquette, J. F., 2004. Les lipides dans la viande bovine : Mythe ou réalité ? *Cahiers Agricultures* 13 1-2.

Hocquette, J. F., Bernard-Capel, C., Vidal, V., Jesson, B., Leveziel, H., Renand, G. and Cassar-Malek, I., 2012a. The genotend chip: A new tool to analyse gene expression in muscles of beef cattle for beef quality prediction. *BMC Veterinary Research* 8 (135): (15 August 2012).

Hocquette, J. F., Bernard, C., Cassar-Malek, I., Lepetit, J., Micol, D., Jurie, C., Meunier, B., Renand, G. and Picard, B., 2007a. New indicators of beef tenderness revealed by functional genomic approaches (the mugene project). *Rencontres Recherches Ruminants* 117-120.

Hocquette, J. F., Boichard, D., Cassar-Malek, I., Laville, E., Renand, G., Leveziel, H. and Picard, B., 2008. Functional and positional genomics in beef cattle: Current programs and potential progress. *Sciences des Aliments* 28 (4-5): 335-350.

Hocquette, J. F., Botreau, R., Picard, B., Jacquet, A., Pethick, D. W. and Scollan, N. D., 2012b. Opportunities for predicting and manipulating beef quality. *Meat Science* 92 (3): 197-209.

Hocquette, J. F., Capel, C., David, V., Guemene, D., Bidanel, J., Ponsart, C., Gastinel, P. L., Le Bail, P. Y., Monget, P., Mormede, P., Barbezant, M., Guillou, F. and Peyraud, J. L., 2012c. Objectives and applications of phenotyping network set-up for livestock. *Animal Science Journal* 83 (7): 517-528.

Hocquette, J. F., Cassar-Malek, I., Listrat, A., Jurie, C., Jailler, R. et Picard, B., 2005a. Évolution des recherches sur le muscle des bovins et la qualité sensorielle de leur viande i. Vers une meilleure connaissance de la biologie musculaire. *Cahiers Agricultures* 14 (4): 365-372.

Hocquette, J. F., Cassar-Malek, I., Listrat, A., Jurie, C., Jailler, R. et Picard, B., 2005b. Evolution des recherches sur le muscle des bovins et la qualité sensorielle de leur viande. Ii. Influence des facteurs d'élevage sur les caractéristiques musculaires. *Cahiers Agricultures* 14 (4): 365-372.

Hocquette, J. F. and Chatellier, V., 2011. Prospects for the european beef sector over the next 30 years. *Animal Frontiers* 1 20-28.

Hocquette J.F., Jurie C., Picard B., Alberti P., Panea B., Christensen M., Failla S., Gigli S., Levéziel H., Olleta J.L., Sañudo C., Ertbjerg P., Nute G.R., and Williams J.L. 2007b. Metabolic and contractile characteristics of Longissimus thoracis muscle of young bulls from 15 European breeds in relationship with body composition. 2nd International Symposium on Energy and Protein Metabolism and Nutrition, September 9 - September 13, 2007, Vichy (France). Publication 124, Wageningen Academic Publishers, Wageningen, The Netherlands, p. 111-114..

Hocquette, J. F., Legrand, I., Jurie, C., Pethick, D. W. and Micol, D., 2011a. Perception in france of the australian system for the prediction of beef quality (meat standards australia) with perspectives for the european beef sector. *Animal Production Science* 51 (1): 30-36.

Hocquette, J. F., Leveziel, H., Renand, G. and Malafosse, A., 2007c. The genomics revolution and its benefits to the beef industry. *Cahiers Agricultures* 16 (6): 457-463.

Hocquette, J. F., Meurice, P., Brun, J. P., Jurie, C., Denoyelle, C., Bauchart, D., Renand, G., Nute, G. R. and Picard, B., 2011b. Bif-beef: A data warehouse for muscle biology to predict beef quality. Application to the relationship between intramuscular fat level and flavour. *Animal Production Science* 51 975–981.

Hocquette, J. F., Ortigues-Marty, I., Pethick, D., Herpin, P. and Fernandez, X., 1998. Nutritional and hormonal regulation of energy metabolism in skeletal muscles of meat-producing animals. *Livestock Production Science* 56 (2): 115-143.

Hocquette, J. F., Renand, G., Leveziel, H., Picard, B. and Cassar-Malek, I., 2006. The potential benefits of genetics and genomics to improve beef quality - a review. *Animal Science Papers and Reports* 24 (3): 173-189.

Hopkins, D. L. and Taylor, R. G., 2004. *Post-mortem muscle proteolysis and meat tenderness*. CABI Publishing.

Hrynaszkiwicz, I., 2010. A call for bmc research notes contributions promoting best practice in data standardization, sharing and publication. *BMC Research Notes* 3 235.

Hughes, L. M., Bao, J., Hu, Z. L., Honavar, V. and Reecy, J. M., 2008. Animal trait ontology: The importance and usefulness of a unified trait vocabulary for animal species. *Journal of Animal Science* 86 (6): 1485-1491.

INAO. 2008-2009. Les signes officiels de l'origine et de la qualité. *Rapport d'activité*. <https://www.inao.gouv.fr/fichier/100720-INAO-RA-basse-def.pdf>

INCA 2. 2006-2007. Etude individuelle nationale des consommations alimentaires. *Agence française de sécurité sanitaire des aliments (Afssa)*. <http://www.anses.fr/Documents/PASER-Ra-INCA2.pdf>

Institut de l'Elevage. 2011. La production de viande bovine en France. Qui produit quoi, comment et où ? *Dossier Economie de l'Elevage* 415.

https://www.google.fr/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=3&cad=rja&ved=0CDUQFjAC&url=http%3A%2F%2Fidele.fr%2F%3F%3FID%3Dcmis_download%26oID%3Dworkspace%3A%2F%2FSpacesStore%2F2cc1c137-15b5-407b-8733-ef392dd864d2&ei=pLWUUZKnJcaGhQfd24GoDg&usq=AFQjCNGVKFA8NWLPPp53mFjEXORRuMn3HFg&bvm=bv.46471029,d.ZG4

Jerez-Timaure, N., Huerta-Leidenz, N., Ortega, J. and Rodas-Gonzalez, A., 2013. Prediction equations for warner-bratzler shear force using principal component regression analysis in brahman-influenced venezuelan cattle. *Meat Science* 93 (3): 771-775.

Johnston, D. J., Reverter, A., Ferguson, D. M., Thompson, J. M. and Burrow, H. M., 2003. Genetic and phenotypic characterisation of animal, carcass, and meat quality traits from temperate and tropically adapted beef breeds. 3. Meat quality traits. *Australian Journal of Agricultural Research* 54 (2): 135-147.

Joyet, L. and Delobel, M., 2006. Protection des produits traditionnels rhônalpins par la spécialité traditionnelle garantie (STG) : Limites et stratégies alternatives. *Chambre Régionale d'Agriculture Rhône-Alpes*.

[http://savoie.synagri.com/synagri/pj.nsf/46b50bbad2cf901c1256c2f0041b9a7/28c531179caf020bc1257227003bb074/\\$FILE/Document%20de%20synth%C3%A8se%20STG.pdf](http://savoie.synagri.com/synagri/pj.nsf/46b50bbad2cf901c1256c2f0041b9a7/28c531179caf020bc1257227003bb074/$FILE/Document%20de%20synth%C3%A8se%20STG.pdf)

Juarez, M., Basarab, J. A., Baron, V. S., Valera, M., Larsen, I. L. and Aalhus, J. L., 2012. Quantifying the relative contribution of ante- and post-mortem factors to the variability in beef texture. *Animal* 6 (11): 1878-1887.

Jurie, C., Bauchart, D., Culioli, J., Dransfield, E., Jailler, R., Lepetit, J., Listrat, A., Martin, J. F., Ouali, A., Geay, Y. et Picard, B., 2002. Les caractéristiques du muscle *longissimus thoracis* ne sont pas modifiées chez les vaches de réforme entre 4 et 9 ans d'âge. *Rencontres Recherches Ruminants* 9, 266.

Jurie, C. et Listrat, A., 2010. *Structure et fonction des constituants du muscle squelettique*. In: B. Picard and D. Bauchart (eds.) *Muscle et viande de ruminant*. p 61-70.

Jurie, C., Ortigues-Marty, I., Picard, B., Micol, D. and Hocquette, J. F., 2006. The separate effects of the nature of diet and grazing mobility on metabolic potential of muscles from charolais steers. *Livestock Science* 104 (1-2): 182-192.

Jurie, C., Picard, B., Heyman, Y., Cassar-Malek, I., Chavatte-Palmer, P., Richard, C. and Hocquette, J. F., 2009. Comparison of cloned and non-cloned holstein heifers in muscle contractile and metabolic characteristics. *Animal* 3 (2): 244-250.

Jurie, C., Picard, B., Hocquette, J. F., Dransfield, E., Micol, D. and Listrat, A., 2007. Muscle and meat quality characteristics of holstein and salers cull cows. *Meat Science* 77 (4): 459-466.

Karlsson, A., Enfalt, A. C., Essengustavsson, B., Lundstrom, K., Rydhmer, L. and Stern, S., 1993. Muscle histochemical and biochemical-properties in relation to meat quality

during selection for increased lean tissue-growth rate in pigs. *Journal of Animal Science* 71 (4): 930-938.

Kemp, C. M. and Parr, T., 2012. Advances in apoptotic mediated proteolysis in meat tenderisation. *Meat Science* 92 (3): 252-259.

Khayat, D., 2010. Le vrai régime anticancer. *Edition Odile Jacob*.

Koch, R. M., Jung, H. G., Crouse, J. D., Varel, V. H. and Cundiff, L. V., 1995. Growth, digestive capability, carcass and meat characteristics of bison-bison, bos-taurus, and bos x bison. *Journal of Animal Science* 73 (5): 1271-1281.

Koohmaraie, M. and Geesink, G. H., 2006. Contribution of postmortem muscle biochemistry to the delivery of consistent meat quality with particular focus on the calpain system. *Meat Science* 74 (1): 34-43.

Laporte, R. and Mainsant, P., 2012. La viande voit rouge. *Edition Fayard*.

Lepetit, J., 2004. Rôle des tissus conjonctifs dans le déterminisme de la tendreté de la viande. 10^{ème} *Journées des Sciences du Muscle et Technologies de la Viande, Viandes et Produits Carnés* 10, 15-25.

Lepetit, J. and Culioli, J., 1994. Mechanical properties of meat. *Meat Science* 36 (1-2): 203-237.

Lepetit, J. and Salé, P., 1985. Analysis of the rheological behavior of meat by a sinusoidal compressive device. *Sciences des Aliments* 5 (4): 521-540.

Liais, J.-C., 2006. Méta-analyses, en vue de la modélisation de l'évolution des caractéristiques/propriétés du muscle chez le bovin. *Rapport de stage de fin d'étude* Licence professionnelle de Bioinformatique.

Listrat, A., Picard, B. and Geay, Y., 1998. Age-related changes and location of type i, iii and iv collagens during skeletal muscle development of double-muscled and normal bovine fetuses. *Journal of Muscle Research and Cell Motility* 19 (1): 1-14.

Lorenzen, C. L., Miller, R. K., Taylor, J. F., Neely, T. R., Tatum, J. D., Wise, J. W., Buyck, M. J., Reagan, J. O. and Savell, J. W., 2003. Beef customer satisfaction: Trained sensory panel ratings and warner-bratzler shear force values. *Journal of Animal Science* 81 (1): 143-149.

Luning, P. A., Marcelis, W. J. and Jongen, W. M. F., 2002. Food quality management: A techno-managerial approach. *Food quality management: a techno-managerial approach* 323 pp.

Maltin, C., Balcerzak, D., Tilley, R. and Delday, M., 2003. Determinants of meat quality: Tenderness. *Proceedings of the Nutrition Society* 62 (2): 337-347.

Marsh, B. B., Ringkob, T. P., Russel, R. L., Swartz, D. R. and Pagel, L. A., 1988. Mechanisms and strategies for improving meat tenderness. *41st Reciprocal Meat Conference, 12-15 juin, University of Wyoming, Laramie, USA*, 113-125.

Marshall, D. M., 1999. *Genetics of meat quality*. CABI Publishing.

McCormick, R. J., 1999. Extracellular modifications to muscle collagen: Implications for meat quality. *Poultry Science* 78 (5): 785-791.

Meurice, P., Brun, J. P., Jurie, C., Renan, G., Nute, G. R., Picard, B. et Hocquette, J. F., 2008. Bif-beef : Un entrepôt de données sur la biologie du muscle pour prédire la qualité de la viande bovine. *Viandes et Produits Carnés*, Numéro Hors série 153-154.

Micol, D., Jailler, R., Jurie, C., Meteau, K., Juin, H., Nute, G. R., Richardson, R. I. and Hocquette, J. F., 2010a. *Sensory evaluation of beef eating quality in france and uk at two cooking temperature*. In: Book of Abstracts of the 61th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, Heraklion, Greece. Session 41, Poster 15. p. 337

Micol, D., Jurie, C. and Hocquette, J. F., 2010b. *Qualités sensorielles de la viande bovine. Impacts des facteurs d'élevage ?* In: D. Bauchart and B. Picard (eds.) *Muscle et viande de ruminant*. p 163-172.

Micol, D. and Lherm, M., 2010. *Viande bovine en france. Quels types de production pour quels produits ?* In: D. Bauchart and B. Picard (eds.) *Muscle et viande de ruminant*. p 3-13. Quae.

Miller, R. K., 2002. *Factors affecting the quality of raw meat*. Woodhead Publishing Ltd, Cambridge, UK.

Moëvi, I., Hocquette, J. F., Jurie, C. et Micol, D., 2008a. Expertise du système australien de prédiction de la qualité de la viande bovine (msa). Quelles perspectives pour la filière française ? *Compte-rendu final N°170832010-Département techniques d'Élevage et Qualité-Service Qualité des Viandes*.

Moëvi, I., Hocquette, J. F., Jurie, C. et Micol, D., 2008b. Le système australien de prédiction de la qualité sensorielle de la viande bovine MSA : Présentation, expertises scientifique et professionnelle. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants* 15, 97-100.

Moloney, A. P., Keane, M. G., Dunne, P. G., Mooney, M. T. and Troy, D. J., 2008. Effect of concentrate feeding pattern in a grass silage/concentrate beef finishing system on performance, selected carcass and meat quality characteristics. *Meat Science* 79 (2): 355-364.

Monget, P. et Le Bail, P. Y., 2009. Le phénotypage des animaux : Le nouveau défi ? Animal phenotyping: The new challenge? *Rencontres Recherches Ruminants* 16, 407-409.

Monin, G., 1991. Facteurs biologiques des qualités de la viande bovine. *INRA Productions Animales* 4 (2): 151-160.

Morgan, J. B., Savell, J. W., Hale, D. S., Miller, R. K., Griffin, D. B., Cross, H. R. and Shackelford, S. D., 1991. National beef tenderness survey. *Journal of Animal Science* 69 (8): 3274-3283.

Morzel, M., Terlouw, C., Chambon, C., Micol, D. and Picard, B., 2008. Muscle proteome and meat eating qualities of longissimus thoracis of "blonde d'aquitaine" young bulls: A central role of hsp27 isoforms. *Meat Science* 78 (3): 297-304.

Narum, B., Rødbotten, R., Johannessen, T. C., Haugen, V., Torkel, R. and Hildrum, K. I., 2012. *Muscle profiling and added value – the norwegian prosafebeef network for smes*. In: Advancing Beef Safety and Quality through Research and Innovation. p 39.

Nelson, B., 2009. Empty archives. *Nature* 461 (7261): 160-163.

Normand, J., Rubat, E., Evrat-Georgel, C., Turin, F. et Denoyelle, C., 2009. Enquete "nationale" sur la tendre de la viande bovine proposee au consommateur francais. *Rencontres Recherches Ruminants* 16, 147-150.

Nute, G. R., 2002. *Sensory analysis of meat*. Woodhead Publishing Ltd, Cambridge UK.

Office de l'élevage. 2008a. Le marché des produits laitiers, carnés et avicoles en 2008. Le marché des gros bovins en france. *Office de l'élevage* 167-175. <http://www.pleinchamp.com/content/download/442819/25627815/file/1242.pdf>

Office de l'élevage. 2008b. Les chiffres clés 2007 bovins : Union Européenne. *Office de l'élevage* 92-112. [http://www.gds38.asso.fr/web/gds.nsf/df4acb54f136c9afc12575c10033b4d5/110854cdb0690875c12574bc006466e1/\\$FILE/cv-cc-07-02.pdf](http://www.gds38.asso.fr/web/gds.nsf/df4acb54f136c9afc12575c10033b4d5/110854cdb0690875c12574bc006466e1/$FILE/cv-cc-07-02.pdf)

Office de l'élevage. 2008c. Les chiffres clés 2007 bovins : Monde. *Office de l'élevage* 157-161. [http://www.gds38.asso.fr/web/gds.nsf/df4acb54f136c9afc12575c10033b4d5/110854cdb0690875c12574bc006466e1/\\$FILE/cv-cc-07-02.pdf](http://www.gds38.asso.fr/web/gds.nsf/df4acb54f136c9afc12575c10033b4d5/110854cdb0690875c12574bc006466e1/$FILE/cv-cc-07-02.pdf)

Olleta, J. L., Sanudo, C., Monson, F., Campo, M. M., Panea, B., Alberti, P., Christensen, M., Ertbjerg, P., Failla, S., Gigli, S., Hocquette, J. F., Hughes, S. I., Williams, J. L. and Nute, G. R., 2006. *Sensory evaluation of several european cattle breeds*. In: Mediterranean livestock production: uncertainties and opportunities. Proceedings of the 2nd Seminar of the Scientific-Professional Network on Mediterranean Livestock Farming (RME). p 297-300.

Ouali, A., 1991. Consequences des traitements technologiques sur la qualite de la viande. *INRA Productions Animales* 4 (3): 195-208.

Ouali, A., 1992. Proteolytic and physicochemical mechanisms involved in meat texture development. *Biochimie* 74 (3): 251-265.

Ouali, A., Herrera-Mendez, C. H., Coulis, G., Becila, S., Boudjellal, A., Aubry, L. and Sentandreu, M. A., 2006. Revisiting the conversion of muscle into meat and the underlying mechanisms. *Meat Science* 74 (1): 44-58.

Ouali, A. and Talmant, A., 1990. Calpains and calpastatin distribution in bovine, porcine and ovine skeletal-muscles. *Meat Science* 28 (4): 331-348.

Oury, M. P., Dumont, R., Jurie, C., Hocquette, J. F. and Picard, B., 2010. Specific fibre composition and metabolism of the rectus abdominis muscle of bovine charolais cattle. *BMC Biochemistry* 11 (12).

Oury, M. P., Picard, B., Briand, M., Blanquet, J. P. and Dumont, R., 2009a. Interrelationships between meat quality traits, texture measurements and physicochemical characteristics of m. Rectus abdominis from charolais heifers. *Meat Science* 83 (2): 293-301.

Oury, M. P., Picard, B., Istasse, L., Micol, D. et Dumont, R., 2007. Mode de conduite en élevage et tendreté de la viande bovine. *INRA Productions Animales* 20 (4): 309-325.

Oury, M. P., Pierret, R., Coulmier, D. et Dumont, R., 2009b. Eléments de maîtrise de la couleur des viandes chez les bovins de race charolaise. *INRA Productions Animales* 22 (2): 131-140.

Oxman, A. D., Clarke, M. J. and Stewart, L. A., 1995. From science to practice. Meta-analyses using individual patient data are needed. *Jama-Journal of the American Medical Association* 274 (10): 845-846.

Péré Brissaud, A., 2012. *Rôle(s) biologique(s) des anti-protéases bovserpina3s : Expression, localisation tissulaire et protéase(s) cible(s) de bovserpina3-7*, Université de Limoges.

Picard, B., 2012. *Relationship between muscle fibers, growth efficiency and beef quality*. In: In proceedings of the 8th SIMCORTE, Viçosa, Minas Gerais (Brasil)

Picard, B., Berri, C., Lefaucheur, L., Molette, C., Sayd, T. and Terlouw, C., 2010a. Skeletal muscle proteomics in livestock production. *Briefings in Functional Genomics* 9 (3): 259-278.

Picard, B., Duris, M. P. et Jurie, C., 1998. Classification of bovine muscle fibres by different histochemical techniques. *Histochemical Journal* 30 (7): 473-479.

Picard, B., Hocquette, J. F. and Cassar-Malek, I., 2010b. *Marqueurs biologiques de la qualité sensorielle des viandes bovines*. In: D. Bauchart and B. Picard (eds.) *Muscle et viande de ruminant*. p 143-150. Quae.

Picard, B., Jurie, C., Bauchart, D., Dransfield, E., Ouali, A., Martin, J. F., Jailler, R., Lepetit, J. and Culioli, J., 2007. Muscle and meat characteristics from the main beef breeds of the massif central. *Sciences des Aliments* 27 (2): 168-180.

Picard, B., Jurie, C., Duris, M. P. and Renand, G., 2006. Consequences of selection for higher growth rate on muscle fibre development in cattle. *Livestock Science* 102 (1-2): 107-120.

Picard, B., Robelin, J. et Geay, Y., 1995. Influence of castration and postnatal energy restriction on the contractile and metabolic characteristics of bovine muscle. *Annales de Zootechnie* 44 (4): 347-357.

Polkinghorne, R. J. and Thompson, J. M., 2010. Meat standards and grading a world view. *Meat Science* 86 (1): 227-235.

Raude, J., 2008. La place de la viande dans le modèle alimentaire français : Bilan et perspectives. *Cahiers de nutrition et de diététique* 43 19-28.

Rémond, D., Peyron, M.-A. and Savary-Auzeloux, I., 2010. *Viande et nutrition protéique*. In: B. D and P. B (eds.) *Muscle et viande de ruminant*. p 255-266.

Renand, G., Picard, B., Touraille, C., Berge, P. and Lepetit, J., 2001. Relationships between muscle characteristics and meat quality traits of young charolais bulls. *Meat Science* 59 (1): 49-60.

Renand, G., Touraille, C., Geay, Y., Berge, P., Lepetit, J. and Picard, B., 1997. Variation in beef meat quality traits in relation to muscle characteristics. *Rencontres Recherches Ruminants* 4, 311-314.

Renerre, R., 1981. La couleur de la viande et sa mesure. *Viandes et Produits Carnés*, 2(5), 10-16.

Rhee, M. S., Wheeler, T. L., Shackelford, S. D. and Koohmaraie, M., 2004. Variation in palatability and biochemical traits within and among eleven beef muscles. *Journal of Animal Science* 82 (2): 534-550.

Robelin, J. and Casteilla, L., 1990. Différenciation, croissance et développement du tissu adipeux. *INRA Productions Animales* 3 (4): 243-252.

Robelin, J. and Geay, Y., 1975. Estimation of composition of beef carcasses from composition of 11th rib cut .1. Anatomical composition. *Annales de Zootechnie* 24 (3): 391-402.

Robitaille, J., 2012. La consommation de viande. Évolution et perspectives de croissance. *Bioclips plus* 15 (1).

Rødbotten, R., Berg, J., Hildrum, K. I. and Wold, J. P., 2010. *Meat from steers has superior quality compared with bulls*. In: *Advancing Beef Safety and Quality through Research and Innovation*. p 38.

Salmi, B., 2011. *Méta-analyse et analyse multidimensionnelle : Application à la qualité de la viande de porc*, l'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (Agro Paris Tech).

Salter, A. M., 2013. Impact of consumption of animal products on cardiovascular disease, diabetes, and cancer in developed countries. *Animal Frontiers* 3 (1): 20-27.

Sans, P. et Fontguyon, G.D., 2008. Consommation de viande de ruminants en France: Une analyse des évolutions à partir de l'enquête "budget des familles" (1995-2005). *Rencontres Recherches Ruminants* 15, 235-238.

Sans, P. and Fontguyon, G. d., 2010. *Consommation de viande de ruminant : Entre renouveler l'offre finale et communiquer sur les systèmes de production*. In: D. Bauchart and B. Picard (eds.) *Muscle et viande de ruminant*. p 269-282. Quae.

Sauvant, D., Schmidely, P. et Daudin, J. J., 2005. Les méta-analyses des données expérimentales : Applications en nutrition animale. *INRA Productions Animales* 18 (1): 63-73.

Schafer, J. L. and Graham, J. W., 2002. Missing data: Our view of the state of the art. *Psychological Methods* 7 (2): 147-177.

Schiaffino, S. and Reggiani, C., 2011. Fiber types in mammalian skeletal muscles. *Physiological Reviews* 91 (4): 1447-1531.

Schofield, P. N., Bubela, T., Weaver, T., Brown, S. D., Hancock, J. M., Einhorn, D., Tocchini-Valentini, G., de Angelis, M. H., Rosenthal, N. and Casimir Rome Meeting, P., 2009. Post-publication sharing of data and tools. *Nature* 461 (7261): 171-173.

Seideman, S. C., Crouse, J. D. and Cross, H. R., 1986. The effect of sex condition and growth implants on bovine muscle fiber characteristics. *Meat Science* 17 (2): 79-95.

Sentandreu, M. A., Coulis, G. and Ouali, A., 2002. Role of muscle endopeptidases and their inhibitors in meat tenderness. *Trends in Food Science & Technology* 13 (12): 400-421.

Shackelford, S. D., Koohmaraie, M., Cundiff, L. V., Gregory, K. E., Rohrer, G. A. and Savell, J. W., 1994. Heritabilities and phenotypic and genetic correlations for bovine postrigor calpastatin activity, intramuscular fat content, Warner-Bratzler shear force, retail product yield, and growth rate. *Journal of Animal Science* 72 (4): 857-863.

Shackelford, S. D., Koohmaraie, M., Whipple, G., Wheeler, T. L., Miller, M. F., Crouse, J. D. and Reagan, J. O., 1991. Predictors of beef tenderness - development and verification. *Journal of Food Science* 56 (5): 1130-1135.

Shackelford, S. D., Koohmaraie, M., Wheeler, T. L., Cundiff, L. V. and Dikeman, M. E., 1994. Effect of biological type of cattle on the incidence of the dark, firm, and dry condition in the longissimus muscle. *Journal of Animal Science* 72 (2): 337-343.

Silva, J. A., Patarata, L. and Martins, C., 1999. Influence of ultimate pH on bovine meat tenderness during ageing. *Meat Science* 52 (4): 453-459.

Smith, G. C., Belk, K. E., Sofos, J. N., Tatum, J. D. and Williams, S. N., 2000. *Economic implications of improved color stability in beef.* John Wiley and Sons, New York.

Smith, J., Sones, K., Grace, D., MacMillan, S., Tarawali, S. and Herrero, M., 2013. Beyond milk, meat, and eggs: Role of livestock in food and nutrition security. *Animal Frontiers* 3 (1): 6-13.

Smith, V. S., 2009. Data publication: Towards a database of everything. *BMC Research Notes* 2 113.

Taylor, R. C., Cullen, S. P. and Martin, S. J., 2008. Apoptosis: Controlled demolition at the cellular level. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* 9 (3): 231-241.

Terlouw, C., Bourguet, C., Cassar-Malek, I., Deiss, V., Lerbret, B., Lefevre, F. et Picard, B., 2012. Stress a l'abattage et qualités des viandes : Les liens se confirment. *Viandes et Produits Carnés*, Numéro Hors série 135-142.

Terlouw, E. M. C. and Rybarczyk, P., 2008. Explaining and predicting differences in meat quality through stress reactions at slaughter: The case of large white and duroc pigs. *Meat Science* 79 (4): 795-805.

Therkildsen, M., Larsen, L. M., Bang, H. G. and Vestergaard, M., 2002. Effect of growth rate on tenderness development and final tenderness of meat from friesland calves. *Animal Science* 74 253-264.

Thomas, A. R., Gondoza, H., Hoffman, L. C., Oosthuizen, V. and Naude, R. J., 2004. The roles of the proteasome, and cathepsins b, l, h and d, in ostrich meat tenderisation. *Meat Science* 67 (1): 113-120.

Thompson, J. and Polkinghorne, R., 2008. Special issue: Meat standards australia. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 48 (11): iv + 1351-1480.

Toronto Int Data Release, W., 2009. Prepublication data sharing. *Nature* 461 (7261): 168-170.

Touraille, C., 1982. Qualité des viandes de taurillons : Évolution avec l'âge des caractéristiques physico-chimiques des muscles - la tendreté de la viande. *Bull. Tech. C.R.Z.V. Theix, INRA*, 48 37-41.

Touraille, C., 1994. Effect of muscle characters on organoleptic traits in meat. *Rencontres Recherches Ruminants*, 1, 169-175.

Troy, D. J. and Kerry, J. P., 2010. Consumer perception and the role of science in the meat industry. *Meat Science* 86 (1): 214-226.

Underwood, K. R., Means, W. J. and Du, M., 2008. Caspase 3 is not likely involved in the postmortem tenderization of beef muscle. *Journal of Animal Science* 86 (4): 960-966.

Verbeke, W., Van Wezemael, L., de Barcellos, M. D., Kugler, J. O., Hocquette, J. F., Ueland, O. and Grunert, K. G., 2010. European beef consumers' interest in a beef eating-quality guarantee insights from a qualitative study in four eu countries. *Appetite* 54 (2): 289-296.

Vernet, J. and Ortigues-Marty, I., 2006. Conception and development of a bibliographic database of blood nutrient fluxes across organs and tissues in ruminants: Data gathering and management prior to meta-analysis. *Reproduction Nutrition Development* 46 (5): 527-546.

Volatier, J. L. and Dufour, A., 2006. La place de la viande et des produits a base de viande comme aliments-vecteurs dans les apports nutritionnels de la population française. *11^{ème} JSMTV, Viandes et Produits Carnés*, Numéro Hors série, 55-60.

Von Seggern, D. D., Calkins, C. R., Johnson, D. D., Brickler, J. E. and Gwartney, B. L., 2005. Muscle profiling: Characterizing the muscles of the beef chuck and round. *Meat Science* 71 (1): 39-51.

Watson, R., Polkinghorne, R. and Thompson, J. M., 2008. Development of the meat standards australia (msa) prediction model for beef palatability. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 48 (11): 1368-1379.

WCRF-AICR. 2007. Food, nutrition, physical activity, and the prevention of cancer: A global perspective. *World Cancer Research Fund/ American Institute for Cancer Research, Washington DC* 517 p.

Wheeler, T. and Reynolds, C., 2013. Predicting the risks from climate change to forage and crop production for animal feed. *Animal Frontiers* 3 (1): 36-41.

Wheeler, T. L., Cundiff, L. V., Shackelford, S. D. and Koohmaraie, M., 2010. Characterization of biological types of cattle (cycle viii): Carcass, yield, and longissimus palatability traits. *Journal of Animal Science* 88 (9): 3070-3083.

Wheeler, T. L., Shackelford, S. D., Johnson, I. P., Miller, M. F., Miller, R. K. and Koohmaraie, M., 1997. A comparison of warner-bratzler shear force assessment within and among institutions. *Journal of Animal Science* 75 (9): 2423-2432.

Whipple, G., Koohmaraie, M., Dikeman, M. E., Crouse, J. D., Hunt, M. C. and Klemm, R. D., 1990. Evaluation of attributes that affect *longissimus* muscle tenderness in *bos taurus* and *bos indicus* cattle. *Journal of Animal Science* 68 (9): 2716-2728.

Wolfe, R. R., 2006. The underappreciated role of muscle in health and disease. *American Journal of Clinical Nutrition* 84 (3): 475-482.

Zamora, F., Canistro, J., Tassy, C., Aubry, L., Lepetit, J., Lebert, A. and Ouali, A., 1996a. Biological variability of tenderness of meat: Possible causes. *Viandes et Produits Carnés* 17 (6): 315-318.

Zamora, F., Debiton, E., Lepetit, J., Lebert, A., Dransfield, E. and Ouali, A., 1996b. Predicting variability of ageing and toughness in beef m *longissimus lumborum et thoracis*. *Meat Science* 43 (3-4): 321-333.

Annexes

Prédiction de la tendreté de la viande bovine par méta-analyse des caractéristiques musculaires

Prédiction par méta-analyse de la tendreté de la viande bovine ou de la force de cisaillement par les caractéristiques du muscle (fibres, collagène) en fonction du type de muscle et du type d'animal.

Mots-clés : Tendreté, base de données, caractéristiques du muscle, sélection et conduite des animaux

Auteurs : Chriki S.^{1,2,3}, Renand G.^{4,5}, Gardner G.⁶, Micol D.^{1,2}, Lopez C.⁷, Journaux L.³, Picard B.^{1,2,*}, Hocquette J.F.^{1,2}

¹INRA, UMR1213, Recherches sur les Herbivores, F-63122 Saint Genès Champanelle, France ; ²VetAgro Sup, UMR1213, Recherches sur les Herbivores, F-63122 Saint Genès Champanelle, France ; ³UNCEIA, 149 rue de Bercy, F-75595 Paris Cedex 12, France ; ⁴INRA, UMR1313, Génétique Animale et Biologie Intégrative, F-78352 Jouy-en-Josas, France ; ⁵AgroParisTech, INRA UMR1313, Génétique Animale et Biologie Intégrative, F-78352 Jouy-en-Josas, France ; ⁶Beef CRC, Murdoch University, 1650 Murdoch, WA, Australie ; ⁷Institut de l'Élevage, 149, Rue de Bercy, F-75595, Paris, France.

* E-mail de l'auteur correspondant : brigitte.picard@clermont.inra.fr

La tendreté est une qualité sensorielle primordiale pour le consommateur de viande bovine. Elle est d'origine multifactorielle et particulièrement variable, donc difficile à maîtriser ou à prédire. Différentes méta-analyses ont permis d'identifier les caractéristiques musculaires associées à la tendreté et de montrer que ces caractéristiques peuvent différer entre muscles et types d'animaux.

Résumé :

Un des enjeux de la filière bovine est la maîtrise et la prédiction de la tendreté de la viande, critère important pour les consommateurs. Ce travail avait pour objectif de mieux prédire la tendreté par méta-analyse à partir des caractéristiques biochimiques du muscle. Pour cela, nous nous sommes appuyés sur la base de données BIF-Beef regroupant des données individuelles issues de plusieurs programmes de recherche, allant de l'animal à la viande en passant par la carcasse et le muscle. Après avoir identifié par une approche par classe de tendreté les caractéristiques musculaires associées à la tendreté, nous avons montré que ces caractéristiques sont différentes entre muscles et types d'animaux. Dans le muscle *Longissimus thoracis* (entrecôte) des taurillons, la surface moyenne des fibres musculaires est la variable qui joue le principal rôle sur la tendreté sensorielle, l'ensemble des caractéristiques musculaires étudiées expliquant 7% de la variabilité des notes de tendreté. Principalement dans le muscle *Semitendinosus* (rond de gîte), les teneurs en collagène total et insoluble et l'activité du métabolisme glycolytique sont les principales variables associées à la force de cisaillement, l'ensemble des caractéristiques musculaires étudiées expliquant 21% de la variabilité de la force de cisaillement.

Abstract: Meta-analysis of muscle characteristics to predict beef tenderness

One of the challenges of the beef industry is the control and prediction of meat tenderness, an important criterion for consumers. This work was aimed at better predicting tenderness based on biochemical muscle characteristics using meta-analysis approaches. For this, we relied on the BIF-Beef database gathering individual data from several research programs, ranging from animal to meat through the carcass and muscle. After identifying tenderness muscle characteristics associated with tenderness by a cluster approach, we showed that these characteristics were different between muscles and animal types. In the *Longissimus thoracis* (strip loin) muscle of bulls, the average size of muscle fibers was the variable that plays the major role in sensory tenderness, with all muscle characteristics studied explaining 7% of the variability in tenderness scores. Mainly in the *Semitendinosus* (eye of the round) muscle, levels of total and insoluble collagen and the activity of the glycolytic metabolism were the main variables associated with shear force, all muscle characteristics studied explaining 21% of the variability in shear force.

INTRODUCTION

Dans un contexte d'érosion de la consommation de viande rouge sur le marché national, la filière bovine a comme enjeu la maîtrise et la prédiction de la qualité sensorielle de la viande et notamment de la tendreté. La tendreté est la qualité sensorielle la plus importante pour le consommateur de viande bovine. Les consommateurs européens sont demandeurs d'un système de prédiction fiable de la qualité de la viande bovine (Verbeke et al., 2010) qui pourrait, avec d'autres facteurs, contribuer à enrayer la chute de la consommation. Les consommateurs sont prêts à payer plus cher des pièces de viande de tendreté garantie tout en ayant des attentes diverses (allant d'une consommation courante à des repas festifs) (Boleman et al., 1997; revue de Polkinghorne & Thompson, 2010). La tendreté est aussi l'un des critères de qualité d'origine multifactorielle le plus variable, et donc le plus difficile à maîtriser ou à prédire (revue de Guillemin et al., 2009). Ce critère de qualité sensorielle est complexe en raison de l'implication de nombreux mécanismes impliqués dans son déterminisme, et qui peuvent différer entre les différents muscles, types d'animaux et races bovines. C'est pourquoi, la prédiction de la tendreté a fait l'objet de nombreux travaux scientifiques de par le monde (Zamora et al., 1996) que ce soit pour le consommateur final ou les acteurs de la filière. Les généticiens s'intéressent notamment aux caractéristiques du muscle susceptibles d'être utilisées en sélection génétique afin de produire des animaux ayant un potentiel plus important à produire une viande de qualité.

Dans le cadre du programme européen « ProSafeBeef » (www.prosafebeef.eu, 2007-2012) auquel participent des

partenaires français (INRA, UNCEIA), notre objectif a été de contribuer, par une approche de méta-analyse, à la mise en place d'un modèle de prédiction de la qualité sensorielle de la viande bovine afin de prédire au mieux la tendreté à partir des caractéristiques musculaires dans le contexte européen et plus particulièrement français. La méta-analyse consiste à réaliser des revues critiques et des études statistiques d'ensemble de données, à partir de résultats publiés ou non, de différentes origines, afin de rassembler et de mettre en forme la connaissance sur un sujet délimité. Elle permet ainsi de tirer des conclusions globales dotées d'une signification plus grande, qu'aucune des études prises isolément ne pourrait fournir. Nous nous sommes par ailleurs inspiré du système MSA (Meat Standards Australia) (Legrand et al., 2012). Un tel système de prédiction, pour pouvoir être mis en place, a besoin d'une part de mesures de tendreté (jury de dégustation ou mesures physiques) et d'autre part d'autres informations utilisées comme prédicteurs (données zootechniques, données d'élevage, données de composition chimique du muscle...). C'est pourquoi notre étude, qui est complémentaire à l'approche MSA, s'est appuyée sur l'utilisation des données de la base « Biologie Intégrative et Fonctionnelle de la viande bovine » (BIF-Beef), qui regroupe des mesures allant de l'animal, la carcasse, le muscle et la viande issues de plusieurs programmes de recherches (Chriki et al., 2013a).

L'objectif de cette étude a été de rechercher les caractéristiques musculaires les plus explicatives de la tendreté de la viande bovine et de préciser l'influence du type de muscle et du type d'animal sur la relation entre tendreté et caractéristiques musculaires.

I. MATERIELS ET METHODES

I.1. Description de la base de données BIF-Beef

La base de données « Biologie Intégrative et Fonctionnelle de la viande bovine » (BIF-Beef) regroupe des données individuelles issues de plusieurs projets de recherche (français et européens), allant de l'animal à la viande en passant par la carcasse et le muscle. Actuellement BIF-Beef contient les résultats de 43 expérimentations avec 331 153 données qui renseignent 621 variables (mesures

zootechniques, biochimiques, qualité sensorielle et nutritionnelle...). Ces données proviennent d'animaux âgés de 1 à 120 mois issus de 20 races bovines, mâles entiers ou castrés et femelles. Cette base de données a été consolidée dans le cadre du programme « PRAI e-nnovergne LifeGrid » avec le soutien de l'Union Européenne (Feder) (Chriki et al., 2013a).

I.2. Analyse sensorielle et mesure mécanique de la tendreté

Pour cette étude, deux critères de tendreté ont été extraits de la base BIF-Beef, puis analysés. Les données représentant les notes de tendreté ont été attribuées par des jurys de dégustation entraînés. Les personnes composant les jurys ont noté les **échantillons grillés** à 55-60°C à cœur (N=4 366) en fonction de leur tendreté sur une échelle de 0 à 10 (Dransfield et al., 2003). La dureté des différents échantillons a également été évaluée par un test mécanique mesurant la force de cisaillement (Warner-Bratzler : WB)

sur **échantillons crus** en raison de l'absence de données sur la force de cisaillement sur des échantillons cuits sur plusieurs muscles et types d'animaux. Ces échantillons, tous maturés pendant 14 jours à 4°C, provenaient de différents muscles : *Rectus abdominis* (RA : bavette de flanchet), *Semitendinosus* (ST : rond de gîte), *Semimembranosus* (SM : tende de tranche), *Triceps brachii* (TB : macreuse) et majoritairement *Longissimus thoracis* (LT : entrecôte).

I.3. Caractéristiques biochimiques musculaires

Dans ce travail, nous nous sommes surtout intéressés aux caractéristiques musculaires qui avaient été renseignées sur un grand nombre d'animaux dans la base BIF-Beef. Les caractéristiques musculaires suivantes étaient disponibles sur les muscles étudiés : teneurs en collagène total et insoluble, surface moyenne des fibres musculaires, activités enzymatiques de la Lactate déshydrogénase (LDH,

métabolisme glycolytique) et Isocitrate déshydrogénase (ICDH, métabolisme oxydatif) et proportions des types de fibres musculaires : SO (lentes oxydatives) et FG (rapides glycolytiques) (Chriki et al., 2013a).

I.4. Analyse statistique

I.4.1. Première analyse : Approche en classes de tendreté

L'analyse statistique des résultats a été réalisée à l'aide du logiciel SAS (1987). En premier lieu, une analyse constituant trois classes ou « clusters » de tendreté (faible, intermédiaire et élevée) a été effectuée par la procédure FASTCLUS de SAS. Le but de cette approche était de regrouper les individus dans des classes les plus homogènes possibles. Dans notre étude, on a choisi une typologie à trois classes (n=3).

Par la suite et quand les données étaient disponibles, chaque cluster a été testé en association avec différentes caractéristiques biochimiques (teneurs en collagène total et insoluble, surface moyenne et propriétés métaboliques et contractiles des fibres musculaires) et propriétés mécaniques

(force de cisaillement Warner-Bratzler) des muscles qui peuvent être liées à la tendreté, dans le but de voir leurs comportements dans chaque classe. Chaque variable a fait l'objet d'une analyse de variance pour tester d'éventuelles différences entre classes de tendreté (Chriki et al., 2012).

Cette analyse a été réalisée une deuxième fois avec uniquement des échantillons provenant du muscle *Longissimus thoracis* (LT) (Chriki et al., 2012).

Toutefois, toutes les mesures n'ayant pas été réalisées sur les mêmes animaux en raison de la variabilité des protocoles entre les différentes expérimentations, toutes les données n'étaient pas disponibles pour l'ensemble des animaux. Cela explique la différence de nombre de données selon les caractères considérés (Tableau 1).

Tableau 1 : Nombre de mesures des variables dans les différents muscles étudiés

		Tendreté élevée					
Muscle		LT ⁶	ST ⁷	TB ⁸	RA ⁹	SM ¹⁰	
Variables							Total
Tendreté		778	123	87	15	16	1019
WB ¹		619	-	-	-	-	619
Collagène Total		136	106	74	3	16	335
Collagène Insoluble		136	106	74	3	16	335
ICDH ²		176	103	76	11	16	382
LDH ³		176	103	76	11	16	382
FG (%) ⁴		141	123	87	15	16	261
SO (%) ⁵		141	123	87	15	16	261
Surface moyenne des fibres		690	110	76	11	16	903
		Tendreté moyenne					
Muscle		LT ⁶	ST ⁷	TB ⁸	RA ⁹	SM ¹⁰	
Variables							Total
Tendreté		1839	82	85	65	7	2078
WB ¹		1645	-	-	-	-	1645
Collagène Total		132	75	72	10	7	296
Collagène Insoluble		132	75	72	10	7	296
ICDH ²		149	82	81	53	7	372
LDH ³		149	82	81	53	7	372
FG (%) ⁴		103	74	73	10	7	267
SO (%) ⁵		103	74	73	10	7	267
Surface moyenne des fibres		1748	74	73	10	7	1912
		Tendreté faible					
Muscle		LT ⁶	ST ⁷	TB ⁸	RA ⁹	SM ¹⁰	
Variables							Total
Tendreté		1157	41	24	46	1	1269
WB ¹		1054	-	-	-	-	1054
Collagène Total		62	41	21	9	1	134
Collagène Insoluble		62	41	21	9	1	134
ICDH ²		76	40	23	40	1	180
LDH ³		76	40	23	40	1	180
FG (%) ⁴		59	41	21	10	1	132
SO (%) ⁵		59	41	21	10	1	132
Surface moyenne des fibres		1112	41	21	11	1	1186

¹WBSF: Force de cisaillement Warner-Bratzler; ²ICDH: activité isocitrate déshydrogénase; ³LDH: activité lactate déshydrogénase; ⁴FG (%): proportion de fibres musculaires rapides glycolytiques; ⁵SO: proportion de fibres musculaires lentes oxydatives; ⁶LT : *Longissimus thoracis*; ⁷ST : *Semitendinosus*; ⁸TB : *Triceps brachii*; ⁹RA : *Rectus abdominis*; ¹⁰SM : *Semimembranosus*.

1.4.2. Deuxième analyse : Régression entre tendreté et caractéristiques musculaires

Cette deuxième analyse a été réalisée sur uniquement les muscles *Longissimus thoracis* (LT, entrecôte, muscle à griller de bonne tendreté) et *Semitendinosus* (ST, rond de gîte, muscle à griller de tendreté moyenne) provenant de deux types d'animaux : taurillons et vaches.

Avant de réaliser les analyses de corrélation et de régression, toutes les variables ont été au préalable ajustées pour les effets de l'expérimentation en prenant les résidus du

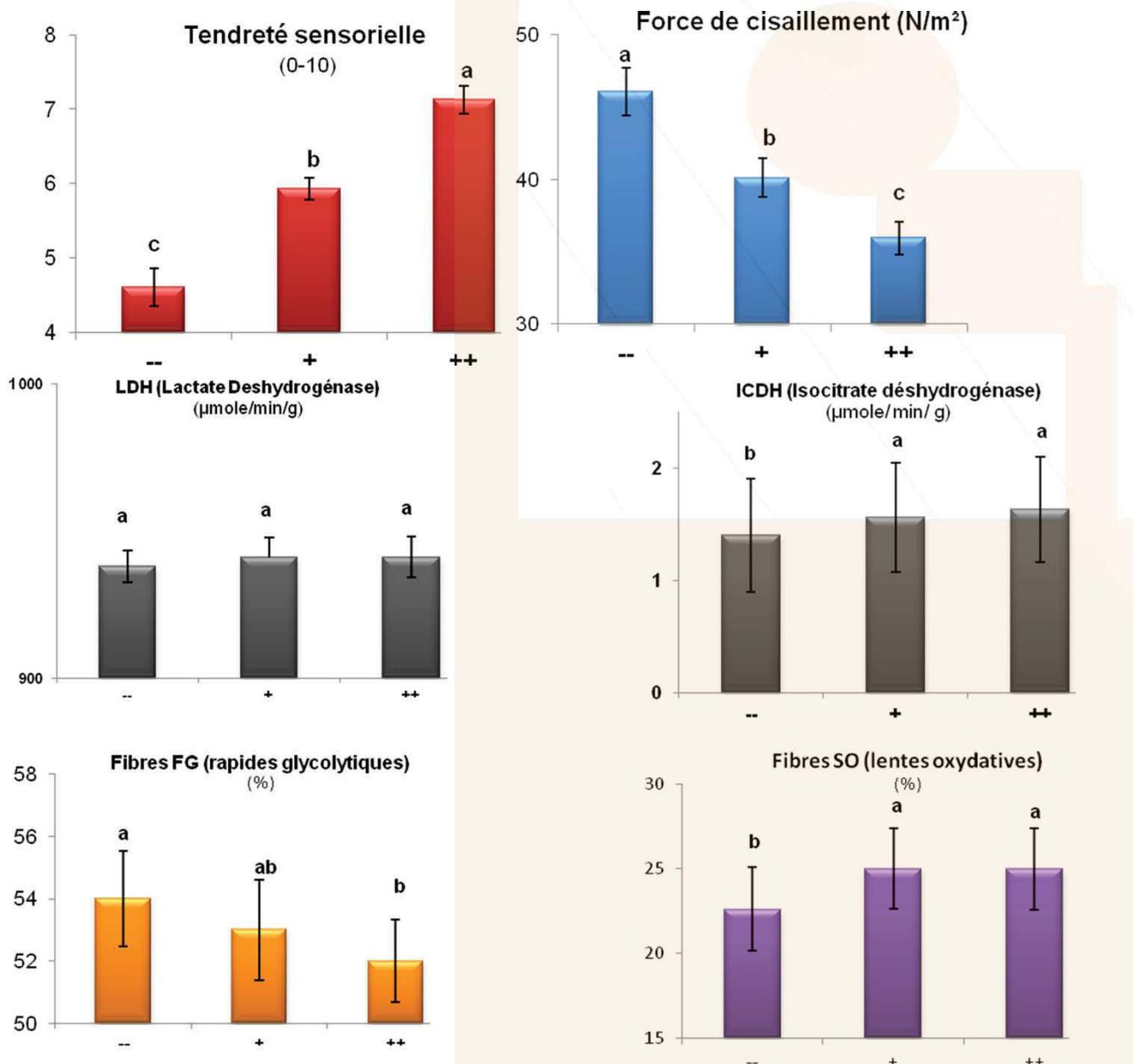
modèle linéaire intégrant les facteurs de variation identifiés (en l'occurrence sexe et muscle). L'analyse conjointe des résultats de l'ensemble des 36 expérimentations issues de la base de données BIF-Beef a consisté à estimer les coefficients de régression des deux critères de tendreté (test sensoriel et force de cisaillement) avec toutes les caractéristiques musculaires, en testant si ces relations diffèrent entre muscles (LT, ST) et entre types d'animaux (taurillons, vaches) ou si elles suivent une loi qui pourrait être considérée comme générale (Chrïki et al., 2013b).

II. RESULTATS

II.1. Résultats de l'analyse en clusters (classes de tendreté)

Les trois classes de tendreté (élevée, intermédiaire et faible) présentent, respectivement, les notes moyennes suivantes : 7,1 ; 5,9 et 4,6 (Figure 1) avec une répartition homogène des races et des sexes (données non présentées).

Figure 1 : Histogrammes des trois classes de tendreté (-- : faible ; + : moyenne ; ++ : élevée) et des caractéristiques métaboliques et contractiles des fibres musculaires pour chacune de ces trois classes.



Une analyse de variance a été réalisée pour comparer les valeurs moyennes des trois classes de tendreté. Les valeurs correspondant aux histogrammes avec des lettres différentes en exposant sont significativement différentes ($P < 0,05$).

Comme attendu, la force de cisaillement (correspondant plus particulièrement à la résistance mécanique myofibrillaire) la plus faible est significativement associée à la tendreté de la viande la plus élevée ($P < 0,05$). En outre, les muscles de la classe la plus tendre présentent les activités les plus élevées des enzymes mitochondriales oxydatives (ICDH) et la proportion la plus forte de fibres musculaires lentes oxydatives (SO) ($P < 0,05$). Au contraire, ils présentent la proportion la plus faible de fibres musculaires rapides glycolytiques (FG) sans aucune différence entre les classes au niveau de l'activité enzymatique glycolytique (LDH) ($P < 0,05$) (Figure 1).

Par opposition, les muscles de la classe la moins tendre présentent l'activité la plus faible de l'enzyme mitochondriale oxydative (ICDH), la proportion la plus faible de fibres musculaires lentes oxydatives (SO) et la proportion la plus forte de fibres musculaires rapides glycolytiques (FG) ($P < 0,05$) (Figure 1).

Par ailleurs, les viandes les plus tendres correspondent aux muscles qui contiennent le moins de collagène insoluble. En revanche, les viandes les plus dures correspondent aux muscles qui contiennent le plus de collagène total ($P < 0,05$) (données non présentées).

A l'exception des proportions des fibres musculaires SO et FG, ces résultats, observés dans tous les muscles, sont similaires à ceux obtenus avec uniquement des échantillons provenant du muscle LT. En effet, aucune différence significative des proportions des fibres musculaires SO et FG n'a été observée dans le muscle LT entre les différentes classes de tendreté (Tableau 2).

De nombreux travaux ont mis en évidence des relations entre les propriétés des fibres musculaires (surface moyenne des fibres et type contractile et métabolique) et la tendreté (revue de Guillemain et al., 2009). Toutefois, ces relations sont très variables selon les études. Certains auteurs (Dransfield et al., 2003 ; Zamora et al., 1996) indiquent que le métabolisme oxydatif favorise la tendreté de la viande bovine. Cependant, cette relation est controversée dans d'autres études et diffère d'un muscle à l'autre (revue de Maltin et al., 2003).

Certains auteurs ont montré que la surface moyenne des fibres musculaires est négativement corrélée à la tendreté (Renand et al., 2001), mais cette relation est contestée dans d'autres études avec d'autres types de muscles (Oury et al., 2010).

Par ailleurs, le collagène intervient à la fois négativement dans la tendreté par sa teneur, et positivement par sa solubilité (Renand et al., 2001). Toutefois, ces relations n'ont pas été systématiquement retrouvées (revue de Guillemain et al., 2009).

Notre étude a donc permis de lever des controverses observées dans la littérature par l'analyse simultanée des résultats issus d'un grand nombre d'expérimentations grâce à une approche par méta-analyse. **En effet, cette première méta-analyse a permis de montrer que la viande la plus tendre est caractérisée par une activité oxydative plus élevée, une proportion plus forte de fibres musculaires lentes oxydatives, et aussi par la proportion la plus faible de fibres musculaires rapides glycolytiques et par la taille des fibres musculaires la plus faible.**

Tableau 2 : Nombres (N), moyennes et erreurs standards (SE) des trois classes de tendreté et les valeurs correspondant des mesures de force de cisaillement WB, des teneurs en collagène total et insoluble, et des différentes caractéristiques musculaires dans le muscle Longissimus thoracis.

	Faible	Moyenne	Elevée
Tendreté (0-10)	4,7^c ± 0,5 (N=871)	6,1^b ± 0,3 (N=1749)	7,1^a ± 0,5 (N=1154)
WB¹ (N/cm²)	45,7^a ± 0,3 (N=619)	40,0^b ± 0,2 (N=1645)	36,0^c ± 0,3 (N=1054)
collagène Total (mg/g)	25,5^a ± 1,4 (N=136)	23,7^b ± 1,3 (N=132)	20,5^c ± 1,1 (N=62)
collagène Insoluble (mg/g)	19,0^a ± 1,1 (N=136)	19,0^a ± 1,1 (N=132)	17,0^b ± 0,7 (N=62)
ICDH² (µmole/min/ g)	1,5^b ± 0,04 (N=176)	1,7^a ± 0,04 (N=149)	1,75^a ± 0,06 (N=76)
LDH³ (µmole/min/ g)	978^a ± 15 (N=176)	957^a ± 16 (N=149)	940^a ± 22 (N=76)
FG⁴ (%)	52^a ± 1,2 (N=141)	50^a ± 1,1 (N=103)	50^a ± 1,3 (N=59)
SO⁵ (%)	33^a ± 1,1 (N=141)	33^a ± 0,9 (N=103)	33^a ± 1,2 (N=59)
Surface moyenne des fibres (µm²)	3070^a ± 12 (N=690)	2960^b ± 13 (N=1748)	2814^c ± 13 (N=1112)

¹WBSF: Force de cisaillement Warner-Bratzler ; ²ICDH: activité isocitrate déshydrogénase ; ³LDH: activité lactate déshydrogénase ; ⁴FG (%): proportion de fibres musculaires rapides glycolytiques ; ⁵SO: proportion de fibres musculaires lentes oxydatives.

Une analyse de variance a été réalisée pour comparer les valeurs moyennes des trois classes de tendreté. Les valeurs correspondant avec des lettres différentes en exposant sont significativement différentes ($P < 0,05$).

II.2. Résultats des régressions entre tendreté et caractéristiques musculaires

Dans le muscle LT, la teneur en collagène total chez les vaches, la surface moyenne des fibres musculaires et l'activité ICDH chez les taurillons sont significativement corrélées avec la tendreté mesurée par un test sensoriel. Dans le muscle ST, seule l'activité LDH est significativement corrélée, chez les vaches, à la valeur de la tendreté. Les régressions des notes de tendreté sensorielle sur ces caractéristiques musculaires sont significatives (Tableau 3 et Figure 2). Elles n'expliquent, toutefois, que 2% (teneur en collagène total) ; 1,8% (surface moyenne des fibres musculaires) ; 1,7% (activité ICDH) et 1,6% (activité LDH) de la variabilité (R^2) pour les deux muscles (résultats non présentés) (Chriki et al., 2013b).

Dans le muscle ST, la teneur en collagène total chez les taurillons et les vaches, la teneur en collagène insoluble chez les vaches seulement, l'activité de la LDH et la proportion des fibres rapides glycolytiques (FG) chez les taurillons sont significativement corrélées avec la tendreté mesurées par la force de cisaillement (Tableau 3 et Figure 2). Ces caractéristiques musculaires expliquent, respectivement, 6% (teneur en collagène total); 6% (teneur en collagène insoluble); 4% (activité ICDH) et 5% (proportion des FG) de la variabilité de la force de cisaillement (WB) (résultats non présentés) (Chriki et al., 2013b).

D'une façon générale, les données biochimiques étudiées dans cet article ont permis d'expliquer 21% de la variabilité de la tendreté mécanique (force de

cisaillement) dans le muscle ST et 7% de la variabilité de la tendreté sensorielle dans le muscle LT. Ces résultats ne confirment pas des travaux préalables qui avaient montrés que les mêmes caractéristiques biochimiques du muscle (fibres musculaires, collagène...) peuvent expliquer jusqu'à 30% des variations de la tendreté (Renand et al., 2001). Contrairement à notre étude qui a porté sur des échantillons maturés 14 jours, les 30% d'explication de la variabilité des propriétés mécaniques rapportés par Renand et al., (2001) concernent des échantillons maturés seulement 2 jours post-mortem. Ces auteurs ont d'ailleurs montré que la part de variabilité de la résistance mécanique expliquée par les caractéristiques musculaires diminue avec la durée de maturation.

Il serait important de compléter ce travail par l'intégration d'un certain nombre d'autres caractéristiques telles que des données de carcasses (rendement, conformation,...), et des muscles (persillé, pH ...) connues pour participer au déterminisme de la tendreté de la viande. De plus, les temps de maturation et les conditions de cuisson (température, méthode, etc) contribuent grandement au déterminisme de la qualité de la viande. En effet, en intégrant d'autres caractéristiques techniques, zootechniques ou biochimiques dans un même modèle, il est possible d'améliorer la prédiction de la tendreté de la viande bovine comme cela a été fait en Australie (Watson et al., 2008).

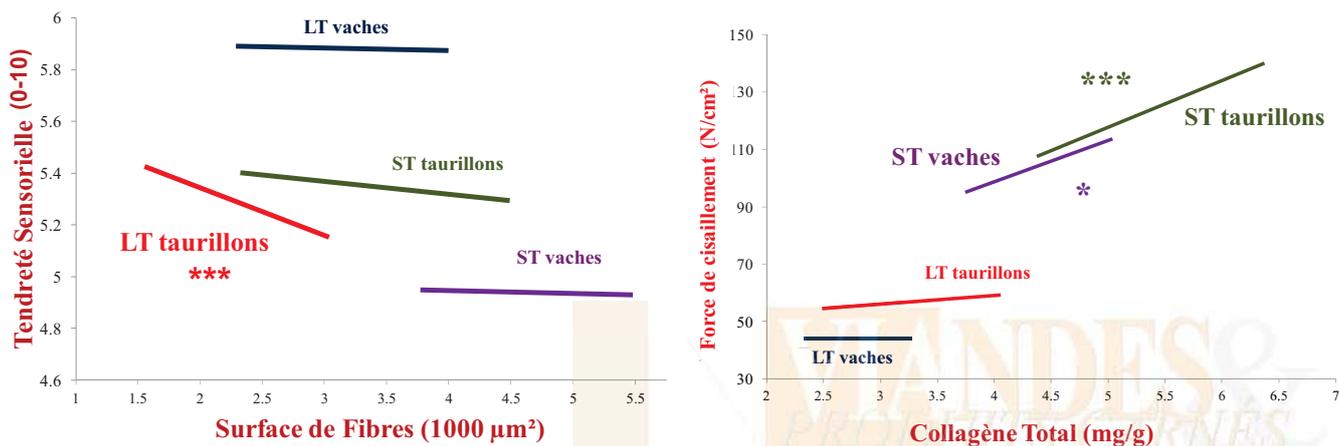
Tableau 3 : Régressions (pentes) de la tendreté (sensorielle et WB) sur les caractéristiques des muscles Longissimus thoracis (LT) et Semitendinosus (ST) des taurillons et des vaches.

Variable Dépendante	Variable Indépendante	muscle LT		muscle ST	
		Taurillons	Vaches	Taurillons	Vaches
Tendreté sensorielle (0-10)	Collagène Total (mg/g)	0,18 (NS) ^b	-0,5 (*)^a	-0,02 (NS) ^b	0,03 (NS) ^b
	Surface moyenne des fibres (μm^2)	-0,18 (***)^a	-0,01 (NS) ^b	-0,05 (NS) ^b	0,01 (NS) ^b
	LDH ² ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$)	-0,0008 (NS) ^b	-0,0007 (NS) ^b	0,0003 (NS) ^b	0,001 (*)^a
	ICDH ³ ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$)	0,40 (*)^b	0,30 (NS) ^b	0,20 (NS) ^b	-0,70 (NS) ^a
WB ¹ (N/cm ²)	Collagène Total (mg/g)	3 (NS) ^b	1 (NS) ^b	17 (***)^a	14 (*)^a
	Collagène Insoluble (mg/g)	9 (NS) ^a	4 (NS) ^a	19 (*) ^a	16 (*)^a
	LDH ² ($\mu\text{mole}/\text{min}/\text{g}$)	0,00 (NS) ^b	-0,01 (NS) ^b	-0,09 (**)^a	-0,02 (NS) ^b
	FG ⁴ (%)	0,17 (NS) ^b	0,05 (NS) ^b	-1,70 (**)^a	0,43 (NS) ^b

Comparaison des pentes (a, b: $p < 0,05$) ; Différence de zéro (* $p < 0,05$, ** $p < 0,001$, *** $p < 0,0001$, NS: non significative).

¹WBSF: Force de cisaillement Warner-Bratzler ; ²LDH: activité lactate déshydrogénase; ³ICDH: activité isocitrate déshydrogénase; ⁴FG (%): proportion fibres musculaires rapides glycolytiques.

Figure 2 : Régressions (i) entre la tendreté de la viande et la surface moyenne des fibres musculaires, et (ii) entre la force de cisaillement de la viande et la teneur en collagène total dans les muscles *Longissimus thoracis* (LT) et *Semitendinosus* (ST) des taurillons et vaches.



Sont indiquées les pentes significativement différentes de zéro à 5% (*) ou à 0,1% (***)

III. CONCLUSION

Avec cette méta-analyse, nous avons démontré que, selon le type de muscle considéré, la tendreté de la viande peut être expliquée par des caractéristiques différentes. Ceci nous permet de comprendre les nombreuses contradictions rencontrées dans la littérature concernant les relations entre caractéristiques biochimiques et qualité sensorielle de la viande. En effet, selon les auteurs, les études ont été conduites sur des types de muscles ou d'animaux différents. Ceci montre également qu'aucune caractéristique d'un

muscle donné ne peut être prédictrice de la qualité sensorielle de l'ensemble des autres muscles de la carcasse.

Toutefois, même si les proportions de variance expliquée sont faibles, connaître les caractéristiques musculaires qui influencent la tendreté de la viande revêt une importance particulière pour la filière bovine qui vise à maîtriser la qualité sensorielle de la viande, notamment par la sélection génétique dont l'objectif est d'améliorer les caractéristiques des carcasses et des muscles.

Bibliographie

- Boleman, S.J., Boleman, S.L., Miller, R.K., Taylor, J.F., Cross, H.R., Wheeler, T.L., Koohmaraie, M., Shackelford, S.D., Miller, M.F., West, R.L., Johnson, D.D., Savell, J.W., 1997. Consumer evaluation of beef of known categories of tenderness. *J. Anim. Sci.*, 75, 1521-1524.
- Chriki, S., Gardner, G. E., Jurie, C., Picard, B., Micol, D., Brun, J. P., Journaux, L., Hocquette, J. F., 2012. Cluster analysis application in search of muscle biochemical determinants for beef tenderness. *BMC Biochem.*, 13, 29.
- Chriki, S., Picard, B., Faulconnier, Y., Micol, D., Brun, J.P., Reichstadt, M., Jurie, C., Durand, D., Renand, G., Journaux, L., Hocquette, J.F., 2013a. A data warehouse of muscle characteristics and beef quality in France and a demonstration of potential applications. *Ital. J. Anim. Sci.*, 12:e41, 247- 256.
- Chriki, S., Renand, G., Picard, B., Micol, D., Journaux, L. and Hocquette, J.F., 2013b. Meta-analysis of the relationships between beef tenderness and muscle characteristics, *Livest. Sci.*, sous presse.
- Dransfield, E., Martin, J.F., Bauchart, D., Abouelkaram, S., Lepetit, 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.
- Guillemin, N., Cassar-Malek, I., Hocquette, J.F., Jurie, C., Micol, D., Listrat, A., Leveziel, H., Renand, G., Picard, B., 2009. La maîtrise de la tendreté de la viande bovine: identification de marqueurs biologiques. *INRA Prod. Anim.*, 22, 331-344.
- Legrand, I., Hocquette, J.F., Polkinghorne, R., Pethick, D., 2012. Prediction of beef eating quality in France using the Meat Standards Australia system. *Animal*, 7, 524-529
- Maltin, C., Balcerzak, D., Tilley, R., Delday, M., 2003. Determinants of meat quality: tenderness. *Proc.Nutr.Soc.*, 62, 337-347.
- Oury, M.P., Dumont, R., Jurie, C., Hocquette, J.F., Picard, B., 2010. Specific fibre composition and metabolism of the *rectus abdominis* muscle of bovine Charolais cattle. *BMC Biochem.* 11.
- Polkinghorne, R., Thompson, J.M., 2010. Meat standards and grading. A world view. *Meat Sci.*, 86, 227-235.
- Renand, G., Picard, B., Touraille, C., Berge, P., Lepetit, J., 2001. Relationships between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls. *Meat Sci.*, 59, 49-60.
- SAS, 1987. SAS user's guide Statistics. Version 6. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Verbeke, W., Van Wezemael, L., de Barcellos, M.D., Kugler, J.O., Hocquette, J.F., Ueland, O., Grunert, K.G., 2010. European beef consumers' interest in a beef eating-quality guarantee: Insights from a qualitative study in four EU countries. *Appetite*, 54, 289-296.
- Watson, R., Polkinghorne, R., Thompson, J.M. 2008. Development of the Meat Standards Australia (MSA) prediction model for beef palatability. *Aus. J. Exp. Agr.*, 48, 1368-1379.
- Zamora, F., Debiton, E., Lepetit, J., Lebert, A., Dransfield, E., Ouali, A., 1996. Predicting variability of ageing and toughness in beef *M longissimus lumborum et thoracis*. *Meat Sci.*, 43, 321-333.

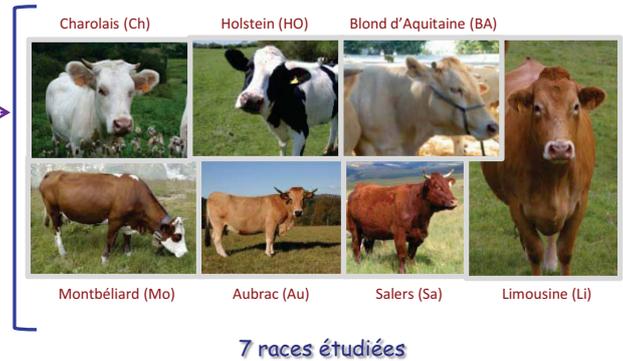
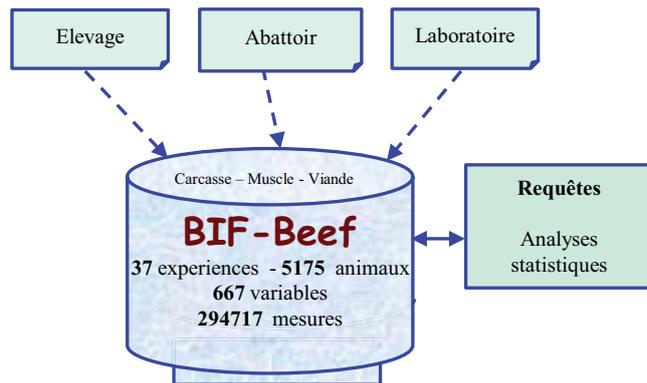
S. Chriki^(1, 2), B. Picard⁽¹⁾, C. Jurie⁽¹⁾, M. Reichstadt⁽¹⁾, D. Micol⁽¹⁾, J. P. Brun⁽¹⁾, L. Journaux⁽²⁾, J. F. Hocquette⁽¹⁾

(1) INRA UR1213, Unité de Recherches sur les Herbivores, Theix, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France

(2) UNCEIA, 149 rue de Bercy, 75595 Paris Cedex 12, France,

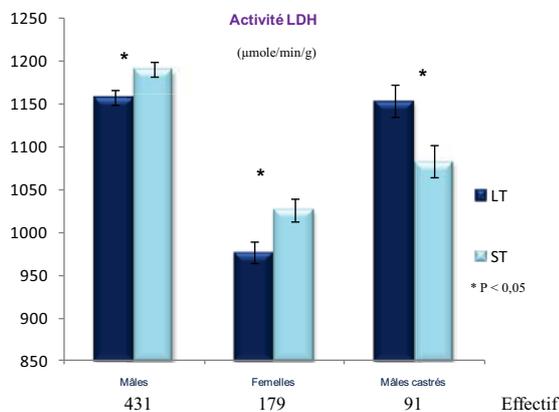
L'objectif de cette étude est de vérifier si le *Semitendinosus* (ST : rond de gîte) est toujours de type plus rapide glycolytique que le *Longissimus thoracis* (LT : entrecôte) quel que soit le type d'animal (sexe et race). Pour cela, nous avons extrait des données provenant de la base BIF-Beef[®] (Biologie Intégrative et Fonctionnelle de la viande bovine) qui regroupe des mesures allant de l'animal, la carcasse, le muscle et la viande pour plusieurs programmes de recherches.

Méthodes



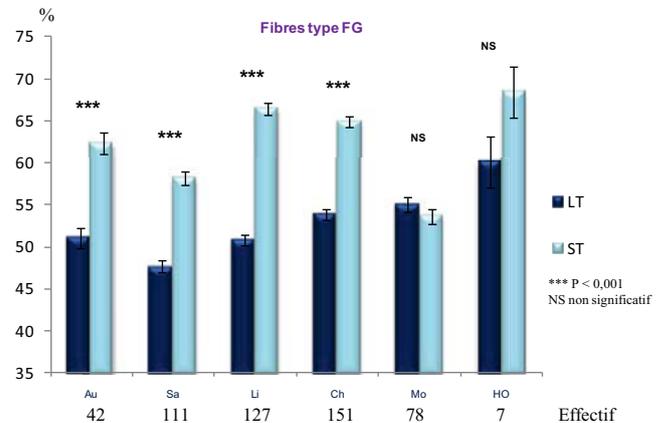
Résultats

Propriétés métaboliques



- Toutes races confondues, le muscle LT est moins glycolytique que le ST chez les mâles et les femelles.
- **Particularité des mâles castrés** : ils présentent une activité LDH plus élevée dans le LT que dans le ST.
- **Particularité des Montbéliards** : le LT est moins oxydatif et plus glycolytique que le ST (résultats non montrés).

Propriétés contractiles



- Le muscle LT présente plus de fibres SO et moins de fibres FOG et FG que le muscle ST quel que soit le sexe.
- **Particularité des races laitières (Mo et HO)** : le ST a les mêmes proportions de fibres FG et de fibres FOG que le LT.

Conclusion

A partir des données sur les deux muscles ST et LT issues de la base BIF-Beef, nous pouvons conclure que le muscle ST est de type plus rapide glycolytique que le LT chez les mâles entiers et les femelles mais pas chez les mâles castrés. D'autre part, les races laitières comparativement aux races allaitantes, présentent des différences moins marquées entre ces deux muscles qui sont inversées en race Montbéliarde.

**Meurice P., Brun J.P., Jurie C., Renand G., Nute G.R., Picard B., Hocquette J.F., 2008. Viandes Prod. Carnés, Numéro Hors Série, 153-154.

S. Chriki^(1, 2), G. Gardner⁽³⁾, C. Jurie⁽¹⁾, B. Picard⁽¹⁾, D. Micol⁽¹⁾, J. P. Brun⁽¹⁾, L. Journaux⁽²⁾, J. F. Hocquette⁽¹⁾

(1) INRA UR1213, Unité de Recherches sur les Herbivores, Theix, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France

(2) UNCEIA, 149 rue de Bercy, 75595 Paris Cedex 12, France, (3) Beef CRC, Murdoch University, 1650 Murdoch, WA, Australie

A partir d'un grand nombre (4366) de données disponibles dans la base de données BIF-Beef (Biologie Intégrative et Fonctionnelle de la viande bovine), sur des notes de tendreté sensorielle attribuées par des jurys de dégustation entraînés, l'objectif de cette étude était d'expliquer les variations de la tendreté de la viande bovine à partir de plusieurs caractéristiques biochimiques du muscle bovin. Ce travail s'inscrit dans le programme européen ProSafeBeef.

Méthodes



3 classes de tendreté à partir de notes de tendreté sensorielle attribuées par des jurys de dégustation sur des steaks grillés (55°- 60 C°) (N = 4366)

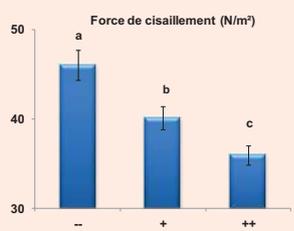
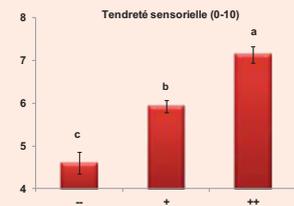
Longissimus thoracis
Représente **76-91 %** des muscles dans chaque classe ou cluster

Faible intermédiaire Elevée

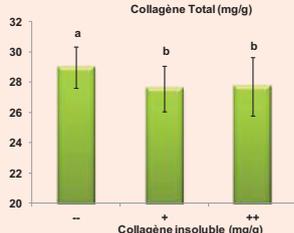
Tendreté (Echelle 0-10)			
Effectif	1019	2078	1269
Moyenne ± sd	4,60 ^c ± 0.55	5,93 ^b ± 0.35	7,13 ^a ± 0.50

- ❖ Une analyse en cluster, qui vise à séparer les données en trois classes ou clusters de tendreté (faible, intermédiaire et élevée), a été effectuée. Par la suite et quand les données étaient disponibles, chaque cluster a été testé en association avec différentes caractéristiques biochimiques des muscles qui peuvent être liées à la tendreté, dans le but de retenir les variables les plus discriminantes de la tendreté.
- ❖ Ces échantillons proviennent de différents muscles : *Semitendinosus*, *Semimembranus*, *Rectus abdominis*, *Triceps brachii* et majoritairement *Longissimus thoracis* ; de différents types (mâles, femelles et mâles castrés) et de différentes races : Charolaise, Limousine, Blonde d'Aquitaine...

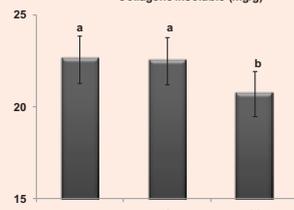
Résultats



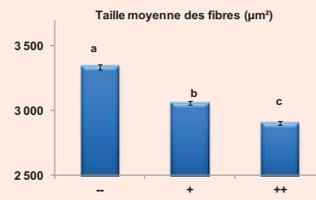
Tendreté ++
Force de cisaillement ↓



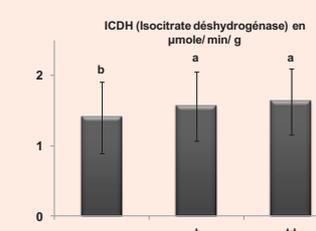
Tendreté --
Collagène Total ↑



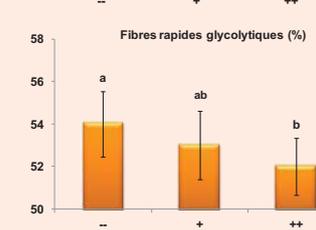
Tendreté ++
Collagène Insoluble ↓



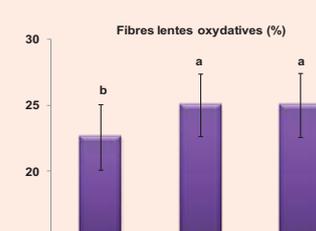
Tendreté ++ Taille des fibres musculaires ↓



Tendreté --
Métabolisme oxydatif ↓



Tendreté -- Fibres rapides-glycolytiques ↑



Tendreté -- Fibres lentes-oxydatives ↓

Conclusion

Ce travail de méta-analyse confirme l'importance des caractéristiques du collagène et des fibres musculaires dans le déterminisme de la tendreté de la viande bovine. Chaque cluster ou classe de tendreté contient majoritairement (76-91%) d'échantillons provenant du *Longissimus thoracis*. Donc, la loi générale issue de cette étude s'applique principalement au muscle *Longissimus thoracis*. D'où, l'intérêt de valider ces résultats sur les autres muscles. Des études plus approfondies sur les marqueurs génomiques de la tendreté de la viande viendront compléter ces résultats.

S. Chriki^(1,2), G. Renand⁽³⁾, B. Picard⁽¹⁾, D. Micol⁽¹⁾, L. Journaux⁽²⁾, J. F. Hocquette⁽¹⁾

(1) INRA, VetAgro Sup, UMR1213 Herbivores, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France ;
 (2) UNCEIA, 75595 Paris Cedex 12, (3) INRA, AgroParisTech, UMR 313, GABI, 78352 Jouy-en-Josas

En s'appuyant sur la base de données « Biologie Intégrative et Fonctionnelle de la viande bovine » (BIF-Beef) dans le cadre du programme européen « ProSafeBeef » (Chriki et al., 2012), l'étude présentée ici a pour objectif de mettre en évidence des lois générales qui régissent les relations entre les caractéristiques musculaires et la tendreté de la viande bovine.

Méthodes



Données issues de **5062 bovins** sur la **Tendreté** évaluée par

- i) un test sensoriel, sur échantillons cuits en grillade à 55-60° C, faisant appel à des jurés de dégustateurs entraînés
- ii) un test mécanique, sur échantillons crus, mesurant la force de cisaillement (Warner-Bratzler : WB)

Données sur les deux muscles :

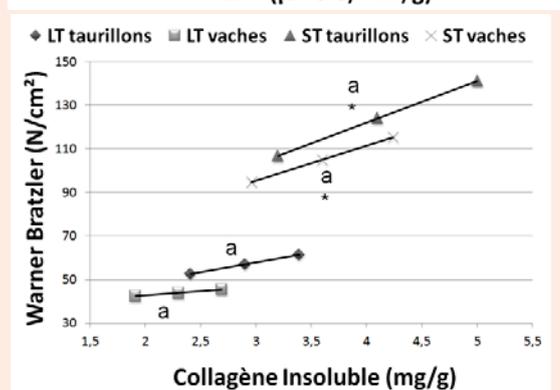
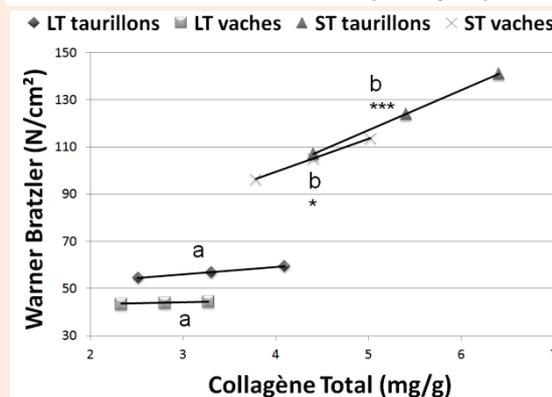
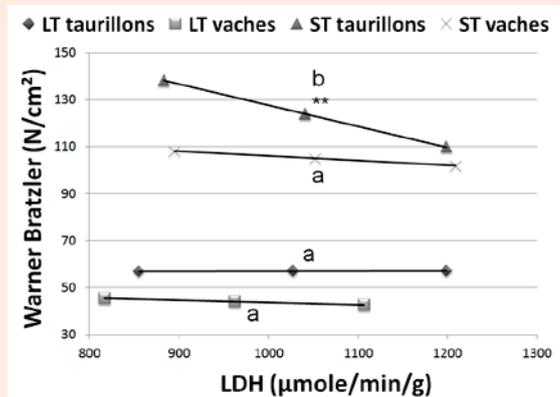
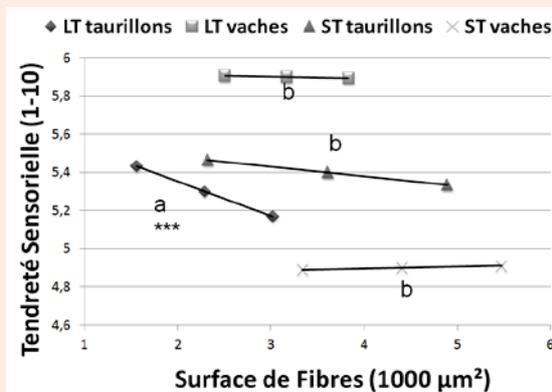
Longissimus thoracis (LT : entrecôte) et *Semitendinosus* (ST : rond de gîte)

- Caractéristiques musculaires mesurées sur les deux muscles LT et ST : teneurs en collagène total et insoluble, teneur en lipides intramusculaires (IMF), surface moyenne de section transversale des fibres musculaires, activités enzymatiques de la LDH (Lactate Déshydrogénase, métabolisme glycolytique) et ICDH (Isocitrate Déshydrogénase, métabolisme oxydatif) et proportions des types de fibres musculaires : SO (lentes oxydatives), FOG (rapides oxydo-glycolytiques) et FG (rapides glycolytiques).
- Les coefficients de régression des deux mesures de la tendreté avec toutes les caractéristiques musculaires ont été estimés en testant si ces relations diffèrent entre muscles (LT, ST) et entre types d'animaux (taurillon, vache) ou si elles suivent une loi générale.

Résultats

Régression entre la tendreté de la viande et les caractéristiques musculaires

Seules les pentes des variables significativement corrélées avec la Tendreté sont indiquées



Conclusion

Comparaison entre pentes (a, b : $P < 0.05$) ; Différence avec zéro (* $P < 0.05$, ** $P < 0.001$, *** $P < 0.0001$)

Nos résultats, basés sur un large jeu de données représentatif de la variabilité des muscles et types d'animaux de la filière viande bovine française, nous permettent de confirmer que la relation entre la tendreté et les caractéristiques musculaires est dépendante du type de muscle et parfois aussi du type d'animal. La surface moyenne des fibres musculaires est corrélée négativement, bien que faiblement, à la tendreté uniquement pour le muscle LT. Ce n'est donc pas une caractéristique pertinente à mesurer dans le muscle ST. De même, l'activité LDH et les teneurs en collagène total et insoluble sont de bons indicateurs à mesurer surtout dans le muscle ST.