

ÉVOLUTION POST-MORTEM DU TISSU MUSCULAIRE ET CONSÉQUENCES SUR LES QUALITÉS DE LA VIANDE DE PORC

G. MONIN

Institut National de la Recherche Agronomique, Centre de Clermont Ferrand - Theix, 63122 CEYRAT

INTRODUCTION

La viande est le résultat de l'évolution physique et chimique des muscles squelettiques initiée par la mort de l'animal. Elle est composée pour l'essentiel de tissu musculaire, mais aussi de tissus conjonctifs et adipeux. Dans cet article, nous ne considérerons que le tissu musculaire, et même plus précisément les fibres musculaires, les aspects relatifs au tissu adipeux étant traités par GIRARD et BOUT dans une autre communication présentée à ces Journées.

Les fibres musculaires constituent 75 à 90 % du volume musculaire. Après la mort de l'animal, leurs caractéristiques physiques, physicochimiques et biochimiques changent rapidement, et les évolutions les plus intéressantes du point de vue des qualités de la viande de porc ont lieu en quelques heures : ce sont l'installation de la rigidité cadavérique et la diminution du pH, phénomènes étroitement liés. Au contraire, les tissus conjonctifs et adipeux évoluent relativement lentement (l'échelle de temps n'est plus la minute, mais l'heure ou le jour). La viande de porc est généralement transformée ou consommée trop tôt pour que les changements affectant le tissu conjonctif aient une influence notable sur ses qualités.

D'un animal à l'autre, on observe des variations dans la composition (teneur en pigment, en lipides...) et dans la micros-

structure du tissu musculaire, variations susceptibles d'affecter sensiblement les qualités de la viande, surtout les qualités organoleptiques. Toutefois, l'évolution du pH après la mort est le premier facteur explicatif des variations des qualités technologiques (tableau 1), et contribue largement à l'élaboration des qualités organoleptiques. L'installation de la rigidité cadavérique constitue donc la part la plus significative, pour les qualités de la viande, des phénomènes responsables de la transformation du muscle en viande.

1. INSTALLATION DE LA RIGIDITÉ CADAVÉRIQUE ET ÉVOLUTION DU pH.

Comme tout tissu vivant, le muscle squelettique a besoin d'énergie. Au repos, l'énergie est nécessaire au maintien de l'homéostasie. La dépense énergétique augmente considérablement lorsque le muscle remplit sa fonction physiologique, la contraction, génératrice du mouvement.

Les relations du muscle avec son environnement sont assurées par :

- les vaisseaux sanguins, qui apportent les nutriments et l'oxygène nécessaire à leur oxydation (figure 1) ; ils convoient donc les sources d'énergie permettant le fonctionnement du muscle, et assurent l'évacuation des déchets. Ils transportent également des informations, sous la forme de messagers chimiques, les hormones.

- les nerfs, qui transmettent dans les deux sens des informations entre le système nerveux central et les muscles, sous la forme d'influx nerveux.

- les tendons et aponévroses qui assurent les liaisons mécaniques entre le muscle et le reste de l'animal.

Le principal transporteur d'énergie dans la cellule est l'adénosine triphosphate (ATP). Ce composé dit "riche en énergie" assure la liaison entre les réactions productrices d'énergie - la dégradation des nutriments - et les réactions utilisatrices : biosynthèse (travail chimique), maintien des gradients (travail osmotique) et contraction (travail mécanique). Les réactions de synthèse de l'ATP sont schématisées dans la figure 2.

TABLEAU 1
CORRÉLATIONS ENTRE LE pH DE LA VIANDE ET QUELQUES CARACTÉRISTIQUES TECHNOLOGIQUES (d'après JACQUET et OLLIVIER, 1971)

	PRE Biceps femoris (1)	Pertes cuisson (2)	Rendement technologique (2)
pH Biceps femoris	-0,71	-0,68	0,70
pH moyen pondéré (3)	-0,70	-0,69	0,74

(1) pouvoir de rétention d'eau mesuré par la méthode de pression de GOUTEFONGEA.

(2) pertes à la cuisson et rendement technologique lors de la transformation du jambon en jambon de Paris.

(3)
$$\text{pH moyen pondéré} = \frac{21 \text{ pH Biceps femoris} + 17 \text{ pH Semi-membranosus} + 5 \text{ pH Adductor}}{43}$$

d'après Anonyme, 1958.

FIGURE 1
 REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DES RELATIONS DU MUSCLE
 SQUELETTIQUE AVEC LES AUTRES ORGANES
 ET L'ENVIRONNEMENT
 (modifiée d'après FORREST *et al.*, 1975)

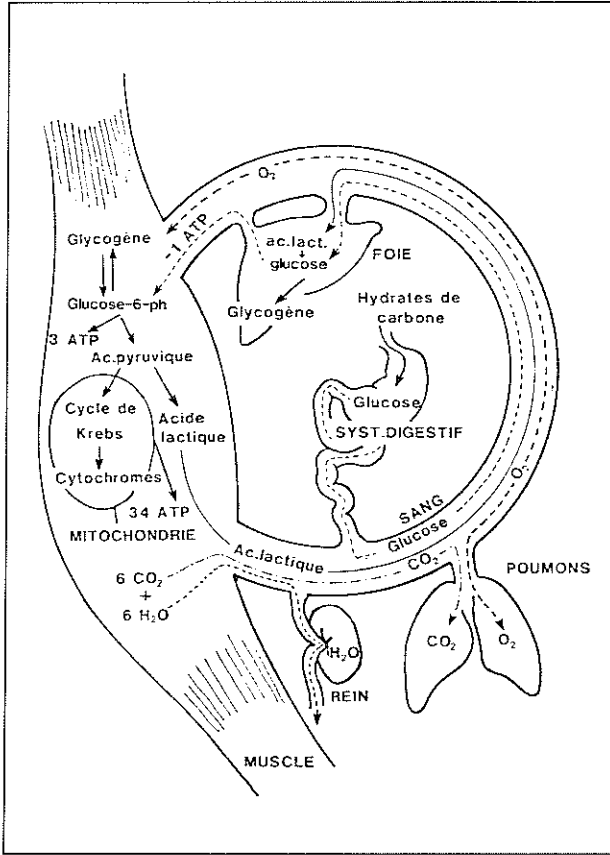
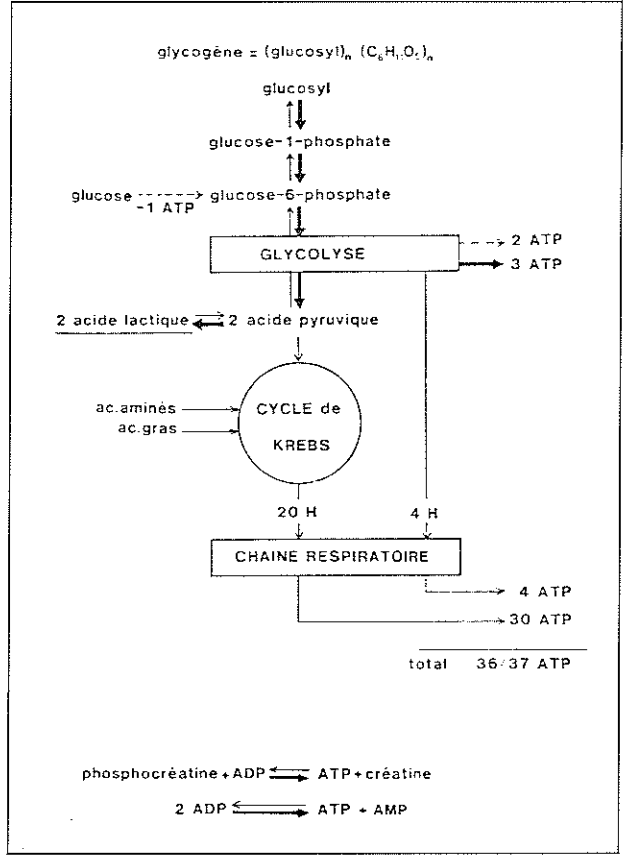


FIGURE 2
 RÉACTIONS DE SYNTHÈSE DE L'ADÉNOSINE TRIPHOSPHATE
 ← Réactions subsistant après la mort de l'animal



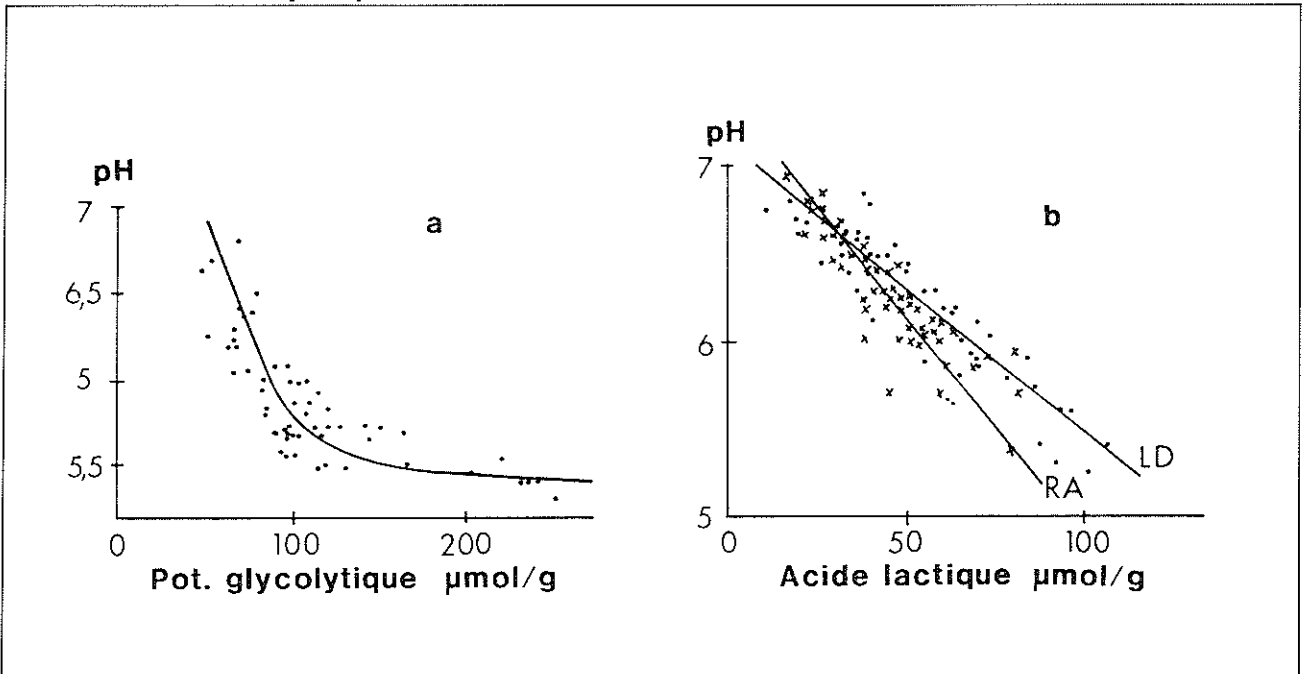
a - RELATIONS ENTRE LE POTENTIEL GLYCOLYTIQUE ET LE pH ULTIME

Le potentiel glycolytique exprime le potentiel de production d'acide lactique et est calculé par la formule suivante :

$$PG = 2[\text{glycogène}] + [\text{glucose}] + [\text{glucose-6-phosphate}] + [\text{lactate}]$$

FIGURE 3

b - RELATIONS ENTRE LE TAUX D'ACIDE LACTIQUE ET LE pH DANS LES MUSCLES LONGISSIMUS DORSI (LD) ET RECTUS ABDOMINIS (RA) DU PORC •LD x RA
 dans le LD : $\text{pH} = 7,13 - 0,017 \text{ AL}$, $r = -0,89$;
 dans le RA : $\text{pH} = 7,38 - 0,025 \text{ AL}$, $r = -0,84$

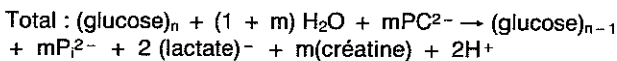
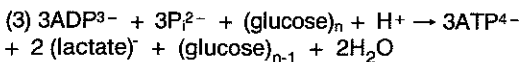
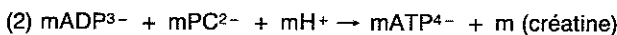
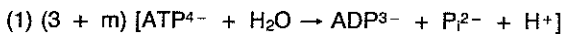


1.1. Changements biochimiques

L'abattage entraîne un bouleversement du métabolisme musculaire. En effet, les mécanismes de conservation de l'homéostasie continuent de fonctionner, donc la consommation basale d'ATP persiste ; mais l'arrêt de la circulation sanguine supprime l'apport d'oxygène et de nutriments, c'est à dire l'approvisionnement en sources d'énergie d'origine extérieure. Dès la fin de la saignée, le muscle dépend exclusivement de ses réserves énergétiques pour le maintien de son homéostasie. De plus, la dégradation des nutriments, jusqu'alors essentiellement aérobie, n'est plus possible que par un processus anaérobie : la glycolyse. Les seules réactions de resynthèse de l'ATP qui subsistent sont celles représentées avec des flèches épaisses sur la figure 2. Le glycogène devient de loin la principale source d'énergie du muscle, puisqu'il en existe plusieurs dizaines de μ môles par gramme de tissu à la fin de la saignée chez les animaux abattus en bon état physiologique, contre quelques môleles seulement de phosphocréatine.

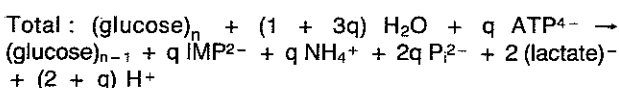
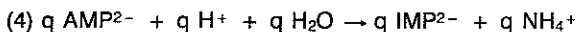
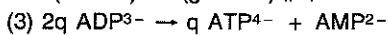
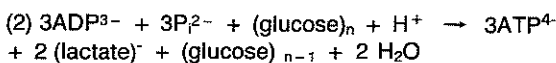
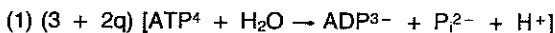
immédiatement après la mort :

L'ensemble des réactions biochimiques peut s'écrire ainsi, selon BENDALL (1973) :



m serait de l'ordre de 1,5, ce qui signifie que le tiers environ de l'ATP resynthétisé pendant cette période l'est à partir de la phosphocréatine.

Ces réactions permettent une resynthèse efficace de l'ATP, et le taux de celui-ci se maintient tant qu'il reste de la phosphocréatine. Mais celle-ci s'épuise rapidement, et dès lors le taux d'ATP diminue car la glycolyse est un mécanisme de synthèse d'ATP assez peu performant : chaque molécule de glucose dégradée fournit seulement 3 molécules d'ATP, contre 37 lorsque la respiration fonctionne. Une autre réaction de d'ATP intervient alors, celle de la myokinase. Les réactions biochimiques deviennent :



– la réaction 3 fournirait environ 10 % de l'ATP.

L'acide lactique provenant de la glycolyse s'accumule dans le tissu musculaire. Pour chaque molécule de lactate produite, le système libère un proton. Il s'ensuit une acidification progressive du muscle, traduite par la diminution du pH jusqu'à une valeur dite **pH ultime**. La glycolyse cesse :

– soit par disparition de l'adénosine monophosphate (AMP), nécessaire comme cofacteur d'enzymes de la glycolyse et de la glycogénolyse (SCOPES, 1971). Le pH se stabilise alors à des valeurs très variables selon l'espèce animale et le mus-

cle, en présence d'une quantité parfois importante de glycogène résiduel. Chez le Porc, ces valeurs sont de 5,4 à 5,7 dans la plupart des muscles

– soit par carence en glycogène dégradable. Dans ce cas le pH se stabilise à des valeurs plus élevées que précédemment. La relation entre le potentiel glycolytique (estimation du taux de glycogène musculaire présent à l'abattage) et le pH ultime dans le muscle Semitendinosus du Porc est montrée sur la figure 3a.

L'évolution *post-mortem* du pH peut être caractérisée par sa **vitesse** et son **amplitude** :

– La **vitesse est directement proportionnelle à l'activité d'hydrolyse de l'ATP ou activité ATPasique**. Tout facteur modifiant l'activité ATPasique entraîne un changement similaire de la vitesse de chute du pH (BENDALL, 1973)

– l'amplitude est mesurée par le pH ultime puisque le pH musculaire avant l'abattage est à peu près constant et proche de la neutralité. Elle est **proportionnelle pour un muscle donné, à la quantité totale de lactate produit ou encore de glycogène dégradé**.

Chez le Porc, la vitesse de chute du pH peut varier dans des proportions de 1 à 10, ce qui distingue cette espèce des autres animaux de boucherie (figure 4). Le pH peut atteindre des valeurs de l'ordre de 5,5 en quelques dizaines de minutes, si le taux de glycogène musculaire à l'abattage est suffisant. Les principaux changements biochimiques intervenant dans des muscles présentant des vitesses de chute très différentes sont illustrés figure 5, on remarque la concordance dans l'évolution des différents composés mesurés.

Le pH ultime se situe entre 5,2 et 7 (des valeurs inférieures à 5,2 sont exceptionnelles). Il diffère d'un muscle à l'autre dans une même carcasse, car il est déterminé par le taux de glycogène initial ou la cinétique de disparition de l'AMP d'une part et le pouvoir tampon d'autre part, trois caractères qui varient avec le muscle considéré (figure 3b).

FIGURE 4
ÉVOLUTION POST MORTEM DU pH DANS LE MUSCLE GRACILIS DE PORCS
(d'après CHARPENTIER et GOUTEFONGEA, 1963)

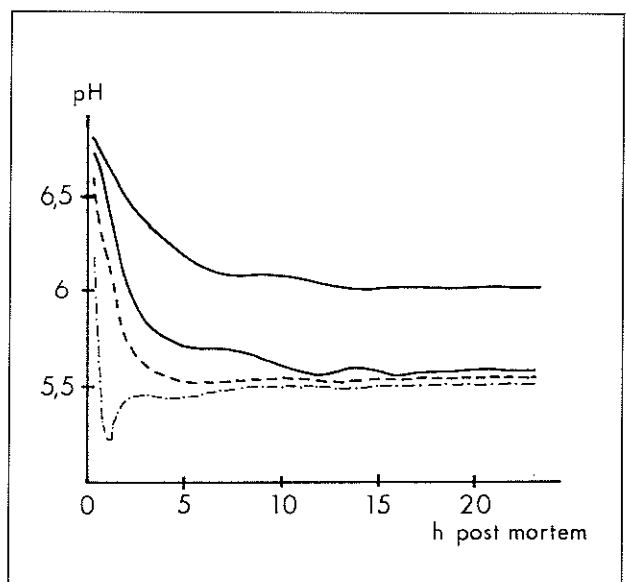


FIGURE 5

ÉVOLUTION POST MORTEM DE QUELQUES COMPOSÉS BIOCHIMIQUES DANS LE MUSCLE LONGISSIMUS DORSI DU PORC

(d'après CHARPENTIER, 1968 - le pH 40 min. *post mortem* calculé à partir du taux d'acide lactique selon l'équation rapportée à la figure 3b pour le Longissimus dorsi est de 6,6 pour a et 5,4 pour b)

a - Glycolyse normale

b - Glycolyse rapide

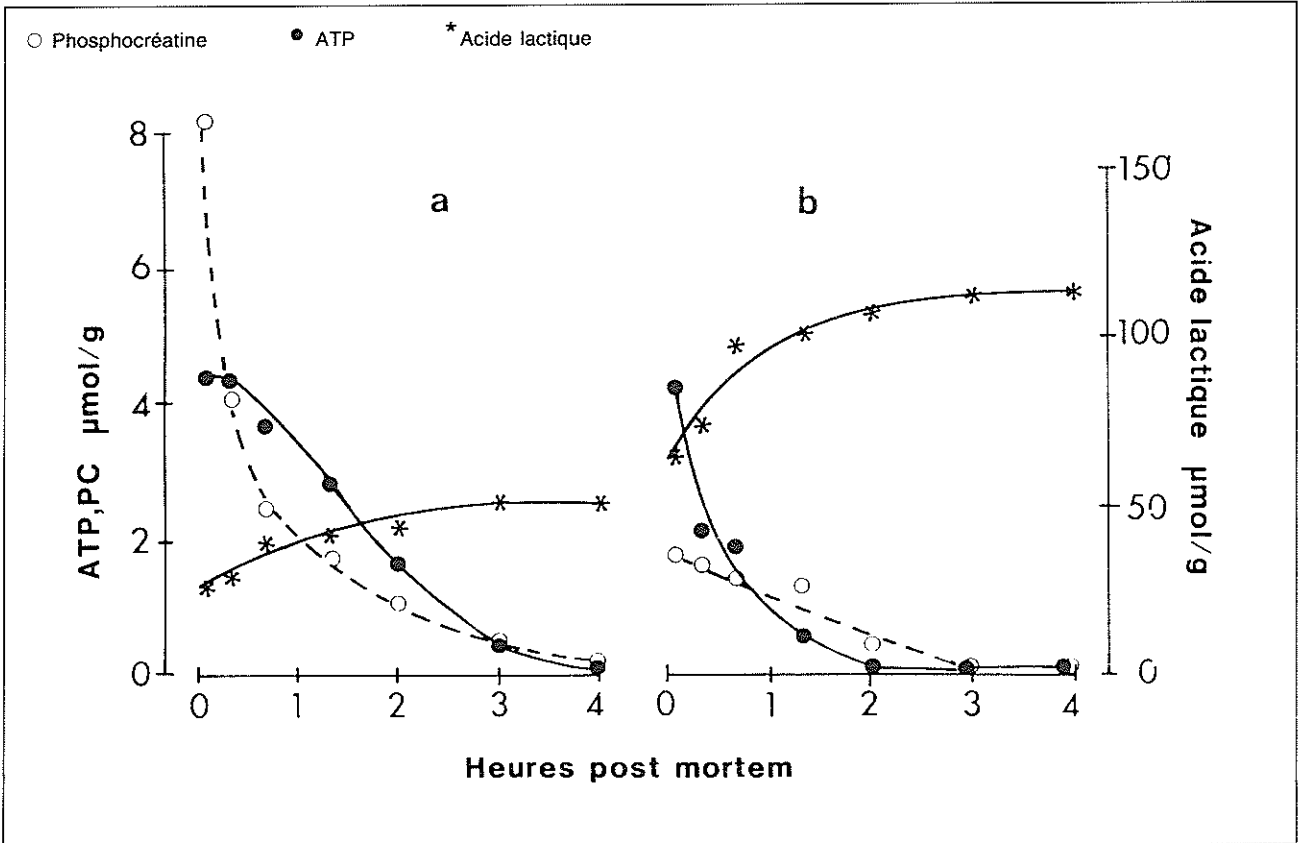
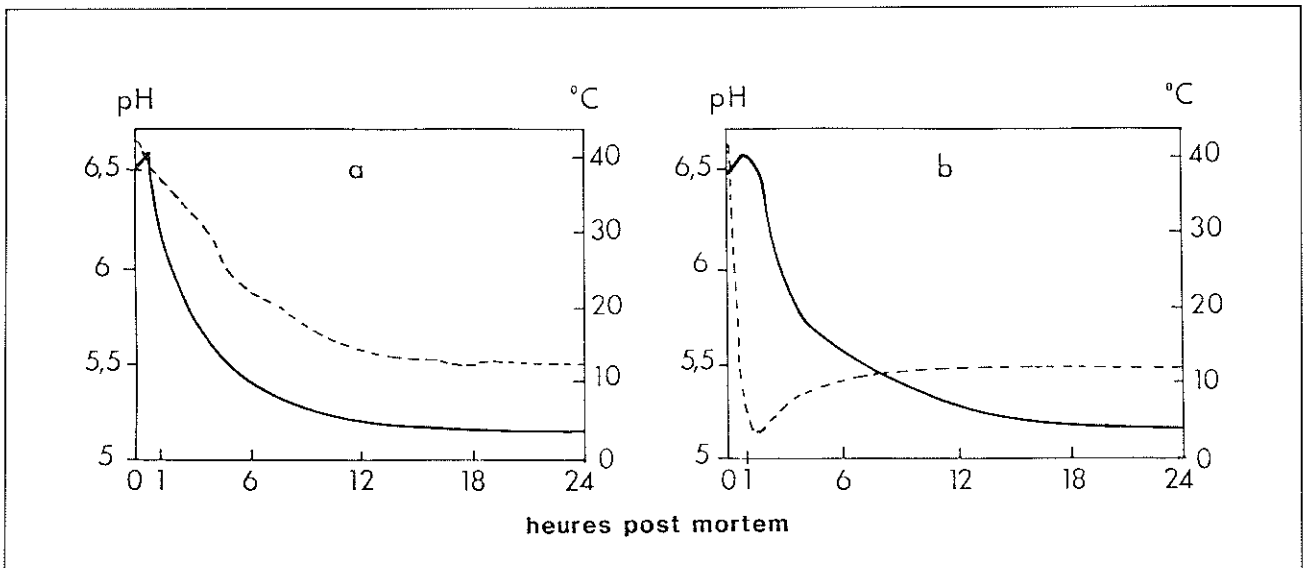


FIGURE 6

ÉVOLUTION DU pH ET DE LA TEMPÉRATURE DANS LE MUSCLE LONGISSIMUS DORSI DU PORC APRÈS L'ABATTAGE
d'après BRISKEY et WISMER-PEDERSEN, 1961

a - Glycolyse lente

b - Glycolyse rapide



1.2. Changements physiques

Lorsque la phosphocréatine s'épuise, le taux d'ATP commence à baisser et le muscle perd progressivement son élasticité : il entre en rigidité cadavérique ou *rigor mortis*. Avec la fin de la glycolyse cessent les possibilités de resynthèse de l'ATP et le taux de ce dernier s'annule. La rigidité est alors complète. L'entrée en rigor s'accompagne en général d'une contraction dont l'intensité dépend de la température : elle est minimale si l'entrée en rigor se produit vers 10°C (HONIKEL *et al.*, 1986).

Du vivant de l'animal, le principal mécanisme d'évacuation des calories produites dans le tissu musculaire par le métabolisme est constitué par la circulation sanguine. Avec la mort, ce mécanisme s'arrête. Il en résulte une augmentation de la température. L'évolution de cette dernière dépend de l'équilibre entre la production de chaleur par le métabolisme et la dissipation liée aux conditions d'ambiance (réfrigération), aux caractéristiques de la carcasse (épaisseur des masses musculaires et de la couverture adipeuse) et à la localisation du muscle. La production de chaleur est d'autant plus intense que la chute du pH est plus rapide, c'est à dire que l'activité ATPasique est plus élevée (figure 6).

2. ÉVOLUTION DU pH ET QUALITÉS DES VIANDES.

L'abaissement du pH et l'installation de la *rigor mortis* affectent profondément les caractéristiques du tissu musculaire.

2.1. La tendreté

La rigidité cadavérique amène un durcissement de la viande. Ce phénomène a été assez peu étudié chez le Porc, où pendant longtemps la tendreté n'a pas été considérée comme un facteur limitant de l'acceptabilité. Ce point de vue est à reconsidérer, en particulier au vu des travaux de DUMONT (1974) et TOURAILLE et MONIN (1982, 1984).

2.2. Le pouvoir de rétention d'eau (PRE).

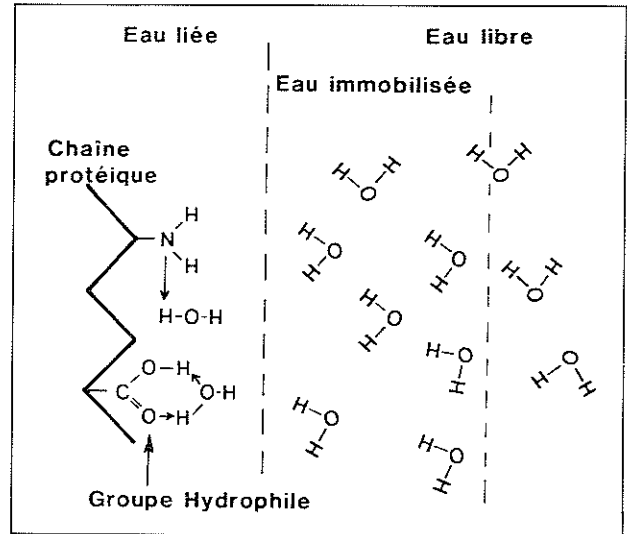
Le PRE est une caractéristique importante à plusieurs titres : présentation du produit cru, pertes à la cuisson, jutosité du produit cuit.

HAMM (1960) considère que l'eau existe dans le muscle sous deux formes : l'eau fortement liée et l'eau libre. Une partie de l'eau libre est immobilisée dans le tissu, la taille de cette fraction étant mal définie car elle dépend de la méthode employée pour la déterminer (pression, centrifugation, écoulement spontané, cuisson...).

Les molécules d'eau sont des molécules polaires, et peuvent s'associer à certains groupements des protéines myofibrillaires. Cette eau très fortement liée aux protéines par des liaisons hydrogène représente environ 5 % de l'eau totale. Les molécules d'eau plus éloignées des molécules protéiques sont également attirées, et se répartissent en couches dont la liaison est de plus en plus faible à mesure que la distance aux protéines augmente. Enfin une part importante de l'eau n'est retenue que par des forces de type capillaire dans le réseau myofibrillaire et dans les espaces extra-cellulaires. La taille estimée de ces divers compartiments d'eau dépend de la méthode de mesure utilisée. Cette répartition de l'eau est schématisée dans la figure 7.

Les variations de pouvoir de rétention d'eau n'affectent que l'eau libre.

FIGURE 7
LES DIFFÉRENTS ÉTATS DE L'EAU DANS LE MUSCLE

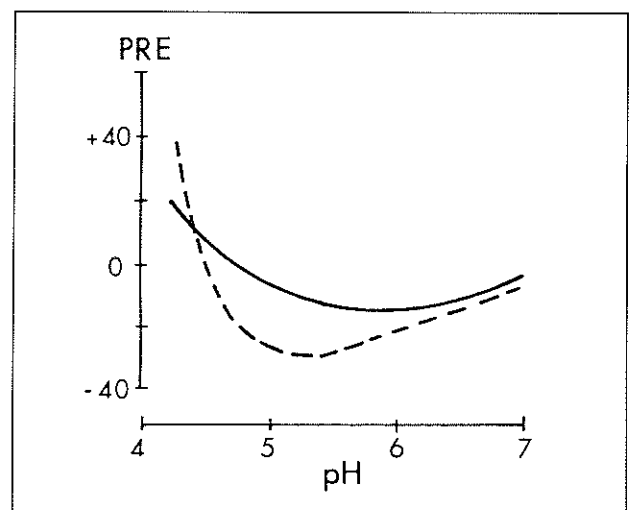


Deux facteurs modifient après l'abattage l'état du réseau protéique myofibrillaire, donc la place disponible pour les molécules d'eau. Ce sont :

- la diminution du pH
- la fixation des filaments fins (actine) et épais (myosine) lors de l'installation de la rigidité cadavérique.

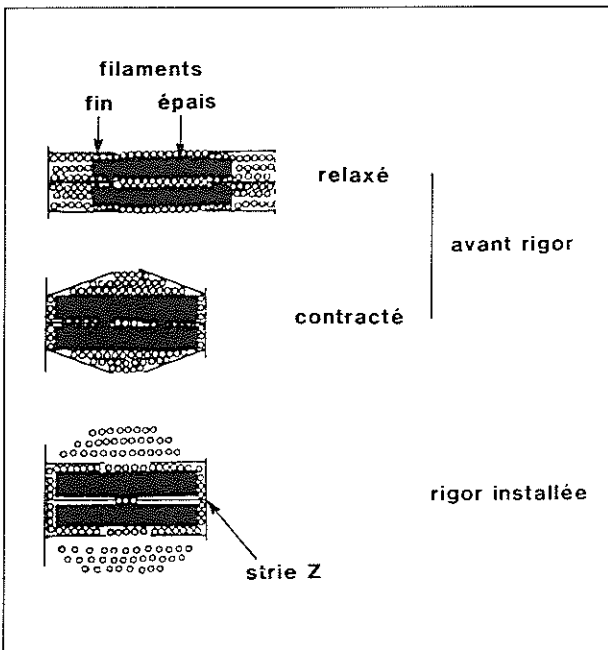
Les protéines sont des molécules amphotères, leur charge nette dépend du pH. Au point isoélectrique, c'est à dire vers pH 5 pour les protéines myofibrillaires, les nombres de groupes chargés positivement et négativement sont égaux et se neutralisent : la charge nette est nulle. Lorsque le pH s'écarte du point isoélectrique, les protéines se chargent (positivement ou négativement) et de ce fait se repoussent : le réseau protéique s'écarte, ce qui augmente la place disponible pour les molécules d'eau libre, et le PRE augmente. Donc le PRE est minimal pour le pH correspondant au point isoélectrique moyen des protéines myofibrillaires, et augmente lorsque le pH s'écarte de ce point isoélectrique (figure 8).

FIGURE 8
VARIATION DU POUVOIR DE RÉTENTION D'EAU EN FONCTION DU pH DANS LE MUSCLE LONGISSIMUS DORSI DU PORC
— 1 heure post mortem — 24 heures post mortem
(d'après LABORDE et MONIN, 1985)



Après l'abattage, le pH musculaire diminue d'une valeur de l'ordre de 7 vers des valeurs généralement comprises entre 5,3 et 6. Ceci induit une réduction d'environ 20 % du volume myofibrillaire. La fixation des filaments d'actine et de myosine lors de l'entrée en *rigor* entraînerait une réduction supplémentaire du même ordre de grandeur : c'est donc au total une diminution d'environ 40 % du volume myofibrillaire qui serait produite entre l'abattage et la fin de la chute du pH (OFFER, 1984). HONIKEL *et al.* (1986) ont montré que l'exsudation spontanée de la viande de porc ("drip") est proportionnelle au degré de contraction du muscle lors de l'entrée en *rigor mortis*, mais ces auteurs ne se prononcent pas sur le fait de savoir si l'eau est chassée lors du glissement relatif des filaments ou par la liaison des filaments d'actine et de myosine (figure 9).

FIGURE 9
EXPULSION DE L'EAU HORS DES SARCOMÈRES LORS DE L'INSTALLATION DE LA RIGIDITÉ CADAVERIQUE
(d'après HONIKEL *et al.*, 1986)



Utilisant diverses méthodes d'investigation, HEFFRON et HEGARTY (1974) puis PENNY (1977) observèrent une diminution du diamètre des fibres musculaires et une augmentation concomitante de l'espace extracellulaire au cours de l'installation de la rigidité cadavérique. Ce phénomène correspond à un transfert d'eau de l'intérieur vers l'extérieur des fibres musculaires. HONIKEL *et al.* (1986) en donnent l'explication suivante : le passage d'eau de l'espace myofibrillaire au sarcoplasme diluerait ce dernier, abaissant sa pression osmotique ; l'eau passerait alors dans l'espace extracellulaire du fait de la pression osmotique supérieure de ce dernier.

La réduction de la section transversale des fibres amène la formation d'espaces remplis d'eau entre les fibres et l'endomysium (OFFER, 1984). Dans ces espaces, l'eau circule assez librement et peut gagner les espaces entre faisceaux de fibres et perimysium. Dans ce réseau, l'eau peut s'écouler et exsuder aux extrémités coupées des muscles.

La prise d'eau par le muscle lors du saumurage et les pertes à la cuisson font intervenir également d'autres mécanismes,

et ces problèmes ont été revus extensivement par OFFER (1984). En particulier, la perte d'eau à la cuisson implique également le tissu conjonctif. Néanmoins ces phénomènes sont influencés par le pH d'une façon comparable au pouvoir de rétention d'eau (voir tableau 1).

2.3. Couleur

La couleur de la viande dépend :

1. de la teneur en pigment, la myoglobine. Ce composé est une chromoprotéine constituée d'une protéine, la globine et d'un groupement appelé hème qui contient un atome de fer. Elle est en solution dans le sarcoplasme, et son rôle est de capter l'oxygène du sang et de le transférer aux mitochondries pour assurer la respiration cellulaire. La teneur du muscle en pigment varie avec la race, l'âge, le type de muscle.

2. de l'état chimique de la myoglobine. En effet, la teinte de la myoglobine dépend à la fois de la fixation d'oxygène par la molécule et de l'état d'oxydation de l'atome de fer. Il y a 3 formes possibles :

– le fer est sous forme réduite Fe^{++} (ferreux) : la couleur dépend de l'oxygénation du pigment. En absence d'oxygène — par exemple dans la profondeur de la viande - le pigment est **pourpre**. En présence d'oxygène, par exemple sur une coupe récente, la myoglobine est **rouge vif (oxymyoglobine)**.

– le fer est sous forme oxydée Fe^{+++} (ferrique) : la couleur est **brune**. Cette forme est appelée **metmyoglobine**. Sa formation est influencée par les conditions de conservation (température, pO_2 , lumière...). Elle est cause de rejet par les consommateurs.

Lorsque le pH diminue après l'abattage, la respiration cellulaire est progressivement inhibée. En surface, l'oxygène reste fixé sur la myoglobine et la viande paraît rouge vif.

3. de la structure du muscle. La structure de la viande influence l'absorption et la diffusion de la lumière incidente, donc l'intensité de la coloration. Aussitôt après l'abattage, la viande est translucide et de couleur relativement foncée (ceci dépend bien entendu du taux du pigment, donc de l'animal et du muscle considérés). Elle diffuse une part importante de la lumière, la part réfléchie est faible. A mesure de l'acidification, la viande devient opaque pâle. La répartition de l'eau entre les espèces intra- et extra-cellulaires jouerait un rôle important (FORREST *et al.*, 1975). L'eau extracellulaire créerait des surfaces très réfléchissantes, c'est-à-dire claires. Lorsque le pH diminue, l'augmentation des espaces extracellulaires augmenterait donc la réflexion de la lumière incidente et l'impression de pâleur.

En résumé l'abaissement du pH induit un affaiblissement de l'intensité de la couleur et favorise l'apparition d'une couleur rouge vif.

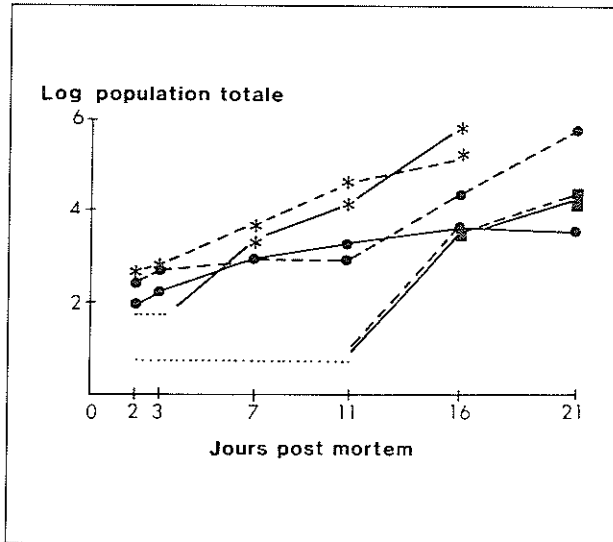
2.4. Autres qualités technologiques

La diminution du pH a un effet bactériostatique, et oriente les développements microbiens. De ce point de vue elle modifie l'aptitude à la conservation par réfrigération ou par dessiccation. HERMANSEN (1980) a comparé la conservation de viande de porc à pH normal ($\leq 5,8$) ou à pH élevé ($\geq 6,2$), emballée sous vide ou sous film perméable. Il observe assez

peu de différences dans le développement de la flore microbienne totale et la durée de conservation (figure 10). Cependant les populations microbiennes en fin de conservation sont très différentes.

FIGURE 10
ÉVOLUTION DE POPULATION MICROBIENNES SUR DES
TRANCHES DE PORC CONSERVÉES SOUS VIDE
d'après HERMANSEN, 1980

• Lactobacilles ☉ Coliformes * *Microbacterium thermosphactum*
pH $\geq 6,2$ ---- pH $\leq 5,8$



Les modifications de structure du réseau protéique consécutives à l'abaissement du pH favorisent la pénétration du sel dans la viande et la dessiccation, donc la conservation par salage et séchage (GOUTEFONGEA *et al.*, 1984). Au total, un bas pH est favorable aux procédés de conservation par réfrigération ou par salage et séchage. On considère généralement que les viandes de pH supérieur à 6,2-6,3 sont incapables à la fabrication de produits secs.

2.5. Synthèse des relations entre pH et qualités technologiques.

Au total, l'abaissement du pH diminue le PRE et l'intensité de la couleur, mais permet l'obtention d'une teinte rouge vif, et améliore la résistance aux développements microbiens et la pénétration du sel. Si le pH est élevé par carence en glycogène, la viande est rouge foncé, la coupe est ferme et sèche : c'est une viande à pH élevé ou DFD (dark firm dry : foncée, ferme et sèche, terme anglo-saxon maintenant universellement utilisé).

Un pH plutôt bas sera donc favorable à la transformation en jambons secs ou à une conservation à l'état réfrigéré de durée relativement longue. Un pH plutôt élevé conviendra à la fabrication de salaisons cuites (jambon de Paris). Ceci met en évidence l'ambiguïté de la notion de qualité technologique : la qualité technologique d'une viande ne peut s'apprécier que relativement au mode de conservation ou de transformation que l'on entend appliquer.

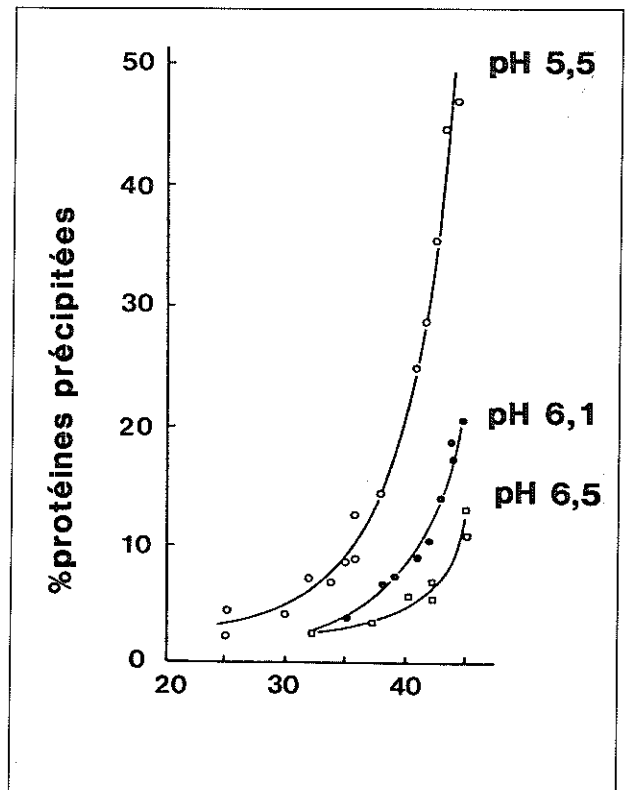
3. LE CAS PARTICULIER DES VIANDES A CHUTE DE pH ANORMALEMENT RAPIDE.

Le Porc se différencie des autres espèces de boucherie par l'extrême variabilité de la vitesse d'évolution du pH muscu-

laire après la mort (cf. 1.1). Des variations de 1 à 10 peuvent être observées entre animaux de mêmes caractéristiques zootechniques (âge, race, mode d'élevage) et abattus dans les mêmes conditions (voir figures 4 et 14).

Lorsque l'acidification du muscle est très rapide, le pH peut atteindre des valeurs inférieures à 5,5 en moins d'une demi-heure. A ce moment, la température des muscles est encore de l'ordre de 40°, ce d'autant plus que le métabolisme très actif tend à augmenter la température. Cette conjonction pH bas - température élevée dénature fortement les protéines sarcoplasmiques (BRISKEY et WISMER-PEDERSEN, 1961 ; BENDALL et WISMER-PEDERSEN, 1962 ; CHARPENTIER et GOUTEFONGEA, 1963 ; CHARPENTIER, 1969, figure 11) et affecte aussi les protéines myofibrillaires et les membranes cellulaires (GOUTEFONGEA, 1971).

FIGURE 11
DÉNATURATION DES PROTÉINES SARCOPLASMIQUES
AU COURS D'UNE INCUBATION DE 4 HEURES
A DIFFÉRENTS pH ET TEMPÉRATURES
(d'après CHARPENTIER, 1969)



La dénaturation des protéines sarcoplasmiques a plusieurs conséquences :

- précipitation sur les protéines myofibrillaires (BENDALL et WISMER-PEDERSEN, 1962) ce qui diminuerait le PRE du système myofibrillaire
- diminution de l'interaction positive protéines sarcoplasmiques-protéines myofibrillaires sur le PRE (MONIN et LABORDE, 1985)
- affaiblissement du pouvoir colorant de la myoglobine, d'où l'aspect pâle de la viande. Il y a également oxydation de la myoglobine en metmyoglobine (CHARPENTIER, 1969), d'où fréquemment une teinte grisâtre (brun décoloré)
- diminution du pouvoir émulsifiant.

Les protéines myofibrillaires subissent aussi des altérations, révélées par diverses méthodes (absorption en lumière ultraviolette, GOUTEFONGEA, 1971 ; analyse thermique différentielle, STABURSVIK *et al.*, 1984, HONIKEL et KIM, 1986). Une partie des charges électriques des protéines est neutralisée par la fixation en quantité importante d'ions divalents Ca^{++} et Mg^{++} (GOUTEFONGEA, 1969), ce qui tend à resserrer le réseau myofibrillaire. Le tout conduit à une diminution supplémentaire du PRE.

Enfin ces conditions de pH bas et température élevée endommageraient gravement les membranes cellulaires, facilitant l'écoulement de l'eau intracellulaire vers les espaces extracellulaires et donc l'exsudation (HONIKEL et KIM, 1986).

Les effets de ces diverses modifications des protéines et de la structure cellulaire s'ajoutent aux effets normaux de la chute du pH. On aboutit ainsi à des viandes très pâles, voire décolorées, de teinte parfois grisâtre, rappelant la viande bouillie et laissant exsuder un jus abondant. La coupe est flasque, les muscles se décollent les uns des autres. Le rendement à la cuisson et le pouvoir émulsifiant sont notablement diminués. Ce sont les viandes exsudatives ou "pisseuses" bien connues, que l'on désigne de plus en plus fréquemment par le sigle anglo-saxon PSE (pale soft exudative).

Les qualités organoleptiques de ces viandes sont altérées (BUCHTER et ZEUTHEN, 1971 ; MERKEL, 1971a ; tableau 2). Les viandes PSE sont dures, sans que l'on en connaisse vraiment la raison. Elles ont la réputation de présenter, une fois cuites, une texture sèche ("cotonneuse"). En salaison sèche, elles donnent des produits anormalement salés, du fait d'une haute teneur en chlorures libres.

TABEAU 2
INFLUENCE DE LA VITESSE DE CHUTE DU pH
SUR LES QUALITÉS ORGANOLEPTIQUES
(d'après BUCHTER et ZEUTHEN, 1971)

	pH 1 heure post mortem (1)		
	5,5	6,3	6,7
Flaveur	0,56	1,52	1,63
Arome	1,50	1,88	2,01
Tendreté	-1,24	0,26	-0,04
Acceptabilité totale	-0,73	0,43	0,26

(1) le groupe à pH 5,5 est considéré comme PSE ; les deux autres groupes comme normaux.
les qualités sont jugées sur une échelle de -5 à + 5.

Il est fréquent d'observer dans une même carcasse, surtout au niveau du jambon, des muscles très exsudatifs et des muscles d'apparence normale, voire secs et foncés : ce sont les viandes dites "bicolores". Ce phénomène est dû au fait que dans les muscles "rouges", que sont par exemple les muscles profonds du jambon, le pH ultime est souvent élevé, supérieur à 6 (voir paragraphe 4-1). Dans ce cas, même si la chute du pH *post mortem* est très rapide, le couple pH bas - température élevée n'est pas réalisé et les protéines ne sont pas dénaturées ; le pH relativement élevé s'accompagne d'une couleur soutenue et d'une coupe sèche. Au contraire dans les muscles "blancs" adjacents, le pH s'abaisse à des valeurs nettement plus basses, vers 5,4 - 5,7, et les protéines sont altérées : ces muscles présentent alors l'aspect caractéristique des viandes PSE.

4. PRINCIPAUX FACTEURS DE VARIATION DES QUALITÉS DE LA VIANDE DE PORC

4.1. Facteurs intrinsèques à l'animal.

Nous considérerons comme facteurs intrinsèques à l'animal les caractéristiques résultant de facteurs génétiques et de l'environnement dans lequel cet animal est né et a grandi.

4.1.1 Le type métabolique musculaire.

Toutes les fibres musculaires n'ont pas le même type de métabolisme. Il est habituel de distinguer trois types de fibres :

- des fibres à métabolisme anaérobie dominant, pauvres en myoglobine et riches en enzymes de la glycolyse. Leur vitesse de contraction est élevée. Elles sont dites "blanches rapides",
- des fibres à métabolisme aérobie dominant. Riches en myoglobine et à contraction lente, elles sont dites "rouges lentes",
- des fibres intermédiaires, à métabolisme mixte et contraction rapide. Ce sont les fibres "rouges rapides".

Dans leur très grande majorité, les muscles du Porc contiennent ces trois types de fibres, mais en proportions très variables (figure 12). Selon le type dominant, les muscles seront considérés comme "blancs rapides", "intermédiaires" ou "rouges lents". Le tableau 3 indique les proportions des différents types de fibres observées par LEFAUCHEUR et VIGNERON (1986) dans trois muscles.

TABEAU 3
POURCENTAGES DES DIFFÉRENTS TYPES DE FIBRES
DANS TROIS MUSCLES DE PORCS LARGE WHITE DE 100 KG
DE POIDS VIF
(d'après LEFAUCHEUR et VIGNERON, 1986).

% de fibres	MUSCLE		
	Longissimus dorsi	Psoas Major	Tibialis cranialis
rouges lentes	11	27	34
rouges rapides	18	43	54
blanches rapides	71	30	12

Sur la coupe d'un jambon, par exemple, on distingue très bien par leur couleur les muscles "blancs" et les muscles "rouges". La plupart des gros muscles du jambon et le Longissimus dorsi (principal muscle de la longe) sont des muscles "blancs". Les muscles de la partie antérieure de la carcasse sont généralement "rouges".

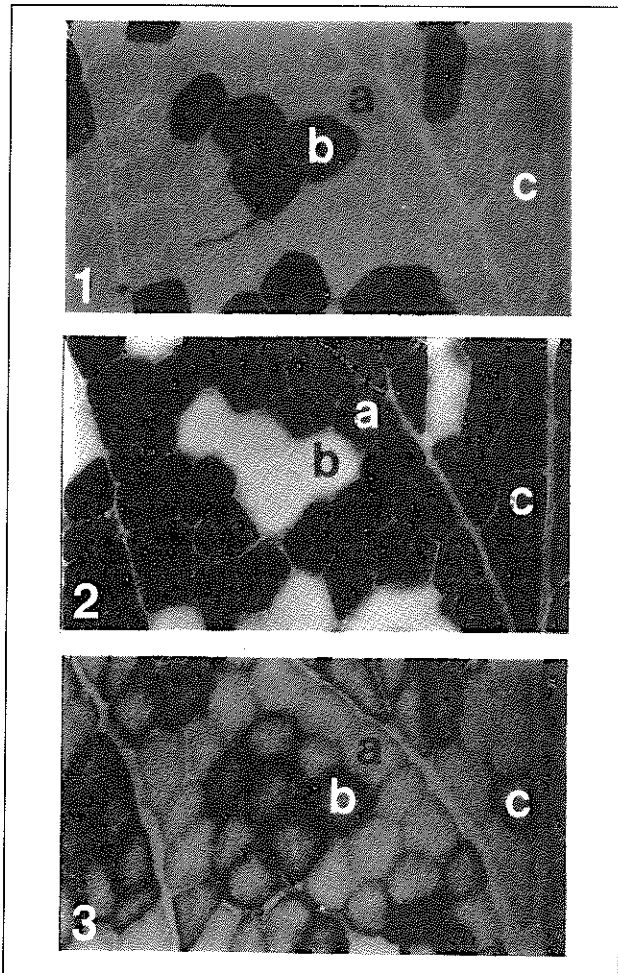
Les différents types métaboliques correspondent à des qualités très différentes. Bien entendu, les muscles "rouges" ont une couleur plus intense. D'une façon générale, le pH, le pouvoir de rétention d'eau et la flaveur augmentent avec le caractère "rouge" (CHARPENTIER et GOUTEFONGEA, 1966 ; LABORDE *et al.*, 1985).

Les variations raciales du type métabolique sont bien connues (COOPER et CASSENS, 1969 ; MERKEL, 1971b ; MONIN *et al.*, 1985 ; SELLIER *et al.*, 1987). Pour les races élevées en France, les différences de type métabolique, estimées par des méthodes biochimiques, sont assez peu importantes et semblent peu liées aux variations raciales des qualités technologiques de la viande (SELLIER *et al.*, 1987) ; chez le Hamps-

hire toutefois, le très fort potentiel glycolytique (voir paragraphe 4.1.3) est associé à une tendance vers un type "rouge rapide" et une activité glycogène synthétase élevée (MONIN *et al.*, 1986).

Le type métabolique évolue avec l'âge ; très peu différenciés à la naissance, les types métaboliques s'affirment au cours de la croissance (SUZUKI et COOPER, 1980 ; LEFAUCHEUR et VIGNERON, 1986).

FIGURE 12
COUPES SÉRIÉES DE MUSCLE DU PORC



1. coloration de l'ATPase myofibrillaire lente. 2. coloration de la deshydrogénase succinique (métabolisme aérobie)
– grossissement $\times 100$
a : fibre blanche rapide - b. fibre rouge lente. c. fibre rouge rapide

4.1.2. La microstructure du muscle.

Les relations entre microstructure du muscle et qualités technologiques ou organoleptiques ont fait l'objet de peu d'études chez le Porc, si l'on excepte les importants travaux de DUMONT et SCHMITT. Pourtant les dimensions des fibres musculaires, leur organisation en faisceaux, la répartition de la trame conjonctive ont certainement des effets considérables sur le PRE et les pertes à la cuisson (cf. paragraphe 2.2.). En effet, les mouvements d'eau dans le muscle, aboutissant à l'exsudation de la viande crue ou à l'expulsion de l'eau lors

de la cuisson, se font le long des espaces extracellulaires et sont en quelque sorte guidés par la trame conjonctive : plus les espaces extracellulaires sont importants, plus l'écoulement de l'eau est facile. De même la réflexion lumineuse serait influencée par la dimension des espaces extracellulaires (cf. paragraphe 2.3.). LISTER et RATCLIFF (1971) ont montré que la viande de porcs Piétrain exsude davantage que celle de Large White, même lorsque la cinétique d'évolution *post mortem* du pH est comparable ; ceci pourrait être relié aux différences de microstructure entre les deux races : les Piétrains ont des fibres et des faisceaux musculaires notablement plus gros (DUMONT et SCHMITT, 1970).

La taille des fibres et la densité du réseau capillaire sont susceptibles d'influence sur le métabolisme musculaire, en affectant la disponibilité en oxygène et la diffusion de ce dernier au coeur des cellules. Chez les Piétrains par exemple, les fibres sont plus grosses (DUMONT et SCHMITT, 1970) et le nombre de capillaires par fibres plus réduit que chez les Large White : un état d'hypoxie s'installera plus facilement chez les premiers, ce qui contribue à expliquer l'acidose métabolique plus intense en situation de stress (MONIN, 1972).

CASSENS *et al.*, (1969), puis DUMONT et SCHMITT (1970) ont révélé l'existence de fibres géantes aux propriétés biochimiques très particulières chez certaines races de porcs. SCHMITT et DUMONT (1980) ont montré que le nombre de ces fibres augmente avec le degré d'hypertrophie musculaire : leur fréquence peut atteindre 1 % dans le Semimembranosus des porcs Piétrain. Leur influence sur les qualités technologiques n'est pas connue ; cependant, pour les raisons évoquées plus hauts, on peut penser que lorsqu'elles sont particulièrement abondantes, comme dans les races Piétrain et Landrace Belge, elles contribuent aux altérations du PRE et de la couleur.

4.1.3. Composition

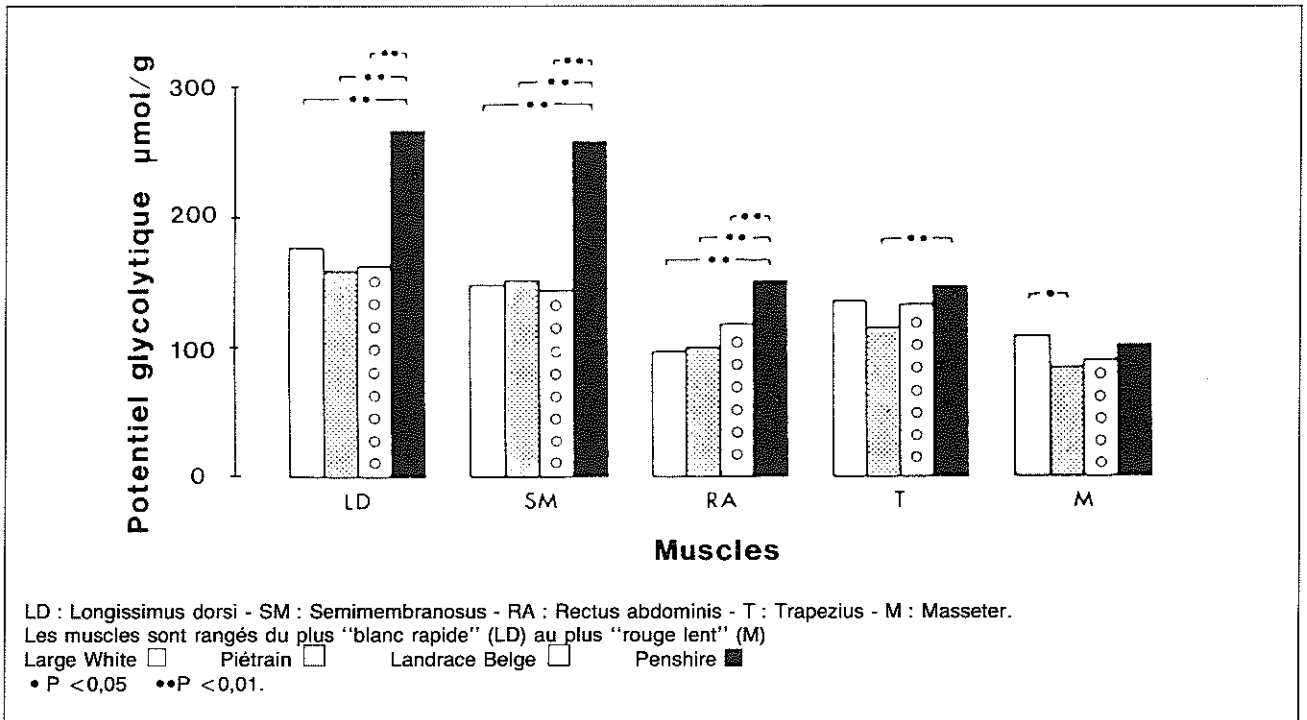
Parmi les éléments de composition du tissu musculaire déterminant les qualités technologiques et organoleptiques des viandes de porc, deux apparaissent primordiaux :

- le taux et la composition des lipides interstitiels et intracellulaires. Ces aspects sont traités par GIRARD et BOUT dans une autre communication à ces Journées.

- le potentiel glycolytique, représenté essentiellement par le taux de glycogène, et qui conditionne le pH ultime de la viande. Ce potentiel varie en fonction du type métabolique du muscle et de la race (figure 13). Parmi les races utilisées en France, le Piétrain possède un potentiel glycolytique plus élevé que le Landrace Belge et le Large White (MONIN et SELLIER, 1985 ; SELLIER *et al.*, 1987). Le potentiel glycolytique est particulièrement élevé chez les porcs de race Hampshire pure ou croisés Hampshire (SAYRE *et al.*, 1963 ; MONIN et SELLIER, 1985 ; MONIN *et al.*, 1987) ce qui explique le bas pH de la viande de ces animaux. Le mode de transmission héréditaire de ces caractères est discuté par SELLIER dans une autre communication à ces journées.

Les porcs Hampshire présentent une autre particularité de composition musculaire : le rapport eau/protéine dans leurs muscles est supérieur de 6 à 10 % à celui observé dans les autres races (muscle Semimembranosus, BARTON-GADE, 1986 ; muscle Longissimus dorsi, MONIN *et al.*, 1986). Ceci est probablement lié au fort potentiel glycolytique, puisque le glycogène fixe de l'eau (2 à 4 g par g de glycogène). On peut faire l'hypothèse que cette eau en "excès" par rapport aux protéines susceptibles de la fixer est libérée préférentiellement au moment de la cuisson, ce qui contribuerait à expliquer, avec le bas pH, les faibles rendements observés lors de la fabrication de jambons de Paris.

FIGURE 13
POTENTIEL GLYCOLYTIQUE DANS 5 MUSCLES DE PORCS DE 3 RACES



4.1.4. La sensibilité à l'halothane.

Ce caractère est maintenant bien connu pour accélérer la chute de pH *post mortem*, par le biais d'une activation de l'ATPase myofibrillaire. La sensibilité à l'halothane se traduit par la perte de la capacité de la cellule musculaire à contrôler ses flux d'ions Ca^{++} en situation de stress intense, par exemple lors de l'abattage. Le taux de Ca^{++} libre sarcoplasmique augmente rapidement, l'activité ATPasique myofibrillaire est activée de façon durable, ce qui amène une intense hydrolyse d'ATP. En retour les mécanismes de resynthèse d'ATP sont très actifs. Cette accélération du métabolisme s'accompagne d'une forte production de chaleur et d'une accumulation d'acide lactique. Le taux d'ATP s'abaisse rapidement, et l'on observe :

- une entrée en rigor très précoce, parfois en quelques minutes, les porcs sont raides en sortant de l'échaudoir,
- une chute de pH très rapide : le pH atteint des valeurs de l'ordre de 5,5 en quelques dizaines de minutes (figure 14),
- une élévation de la température des muscles.

Bien entendu, ces phénomènes aboutissent à la production de viandes très exsudatives.

La sensibilité à l'halothane est d'origine génétique (voir communication de SELIER, à ces mêmes Journées).

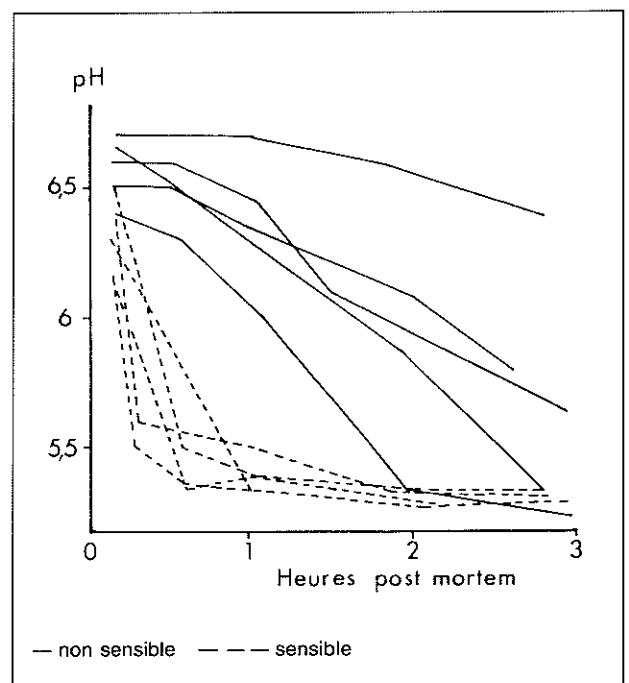
4.2. Facteurs extrinsèques.

4.2.1. Stress précédant l'abattage.

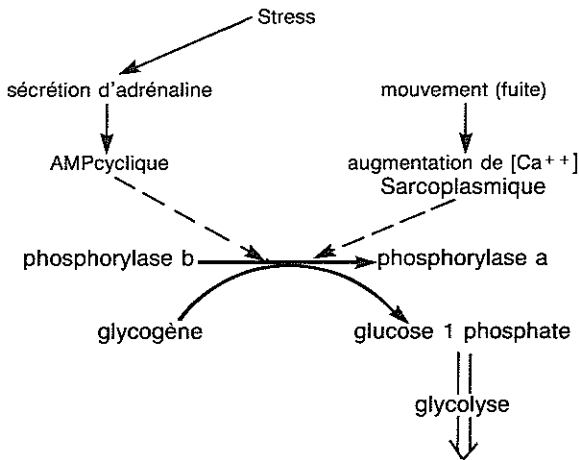
Tous les stress inhérents au transport des porcs de la ferme à l'abattoir sont susceptibles d'amoinrir le taux de glycogène musculaire. Si la diminution de ce taux est suffisante, le pH de la viande est augmenté. Selon LISTER (1982), 16 heures de jeûne suffisent chez le Porc à provoquer une augmentation du pH. Les brutalités, le transport dans des conditions

pénibles (densités de chargement trop élevées par exemple), l'exercice musculaire sont les stress les plus évidents. Mais le simple changement d'environnement social (mélange d'animaux étrangers les uns des autres) constitue une source de stress très importante (voir DANTZER et MORMEDE, 1979).

FIGURE 14
ÉVOLUTION *POST MORTEM* DU pH DANS LE MUSCLE LONGISSIMUS DORSI PORCS PIÉTRAIN NON-SENSIBLES ET SENSIBLES A L'HALOTHANE



Les mécanismes par lesquels ces stress modifient le taux de glycogène musculaire peuvent être schématisés ainsi :



4.2.2. Abattage.

L'amenée des porcs jusqu'au poste d'abattage est généralement difficile et s'accompagne d'un stress important. Les animaux sont effrayés, excités, se bousculent, se chevauchent, etc... L'abattage lui-même représente un stress très violent, quelle que soit la méthode employée : l'électronarcose provoque une tétanie de l'ensemble des muscles, et une augmentation quasi-instantanée de la température musculaire de l'ordre de 1°C (MONIN, 1973) ; l'anesthésie par le dioxyde de carbone est précédée d'une excitation intense pendant plusieurs dizaines de secondes. Dans tous les cas, la sécrétion de catécholamines est multipliée par 10 à 20 (VAN DER WAL, 1971). Ces hormones potentialisent les contractions musculaires, particulièrement importantes pendant la saignée, à un moment où le muscle entre progressivement en anaérobiose : on peut donc supposer qu'elles contribuent à accroître l'hydrolyse d'ATP et par conséquent la vitesse d'acidification du muscle. Comme toutes les réactions biochimiques, celles qui acidifient le muscle sont sensibles à la température ; une augmentation de température, comme celle qui accompagne l'électronarcose, élève donc la vitesse de ces réactions.

Pour une revue plus complète des effets des opérations d'abattage sur les qualités des viandes, on peut se reporter à WARRISS (1987), GREGORY (1987) et MONIN (1987).

4.2.3. Traitement précoce de la carcasse.

Tout procédé augmentant la vitesse de refroidissement de la musculature après l'abattage aura des conséquences positives sur les qualités technologiques de la viande, en ralentissant la chute de pH et minimisant le risque de couple pH - température défavorable.

Après la saignée, le cadavre de l'animal est soumis à l'échaudage, l'épilage, le flambage et l'éviscération. Echaudage et flambage tendent à échauffer la carcasse. HART et SYBESMA (1964), KÜHN *et al.* (1972), TRÖGER (1985), TRÖGER et WOLSTERSDORF (1986) rapportent que l'écorchage des porcs permet, relativement à l'échaudage-épilage, d'abaisser plus rapidement la température musculaire et de ralentir ainsi la chute du pH. Dans une étude très complète, TRÖGER a comparé échaudage-épilage et écorchage, et a montré que, une demi-heure après l'abattage, la température

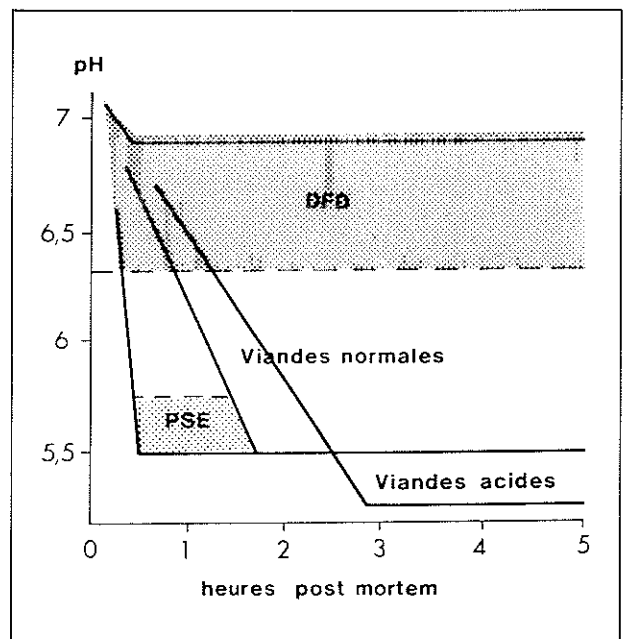
musculaire est inférieure d'environ 1°C chez les carcasses écorchées ; ceci se traduit par un net ralentissement de la chute du pH, qui, au même moment, est supérieur de 0,2 unité pH environ chez les carcasses écorchées ; finalement ces carcasses présentent de meilleures qualités technologiques (transformation par saumurage et cuisson) et organoleptiques, en particulier la tendreté est améliorée tant pour les produits crus que cuits.

En fin de chaîne, une réfrigération rapide sera favorable à la qualité technologique de la viande (SCHMITT, 1969 ; TAYLOR et DANT, 1971 ; VADA, 1977). Toutefois une réfrigération en carcasses entières ne sera pas efficace dans le cas de viandes à chute de pH très rapide où les dégâts sont déjà commis avant l'arrivée au tunnel de réfrigération (CHARPENTIER, 1969 ; KRZYWICKI, 1968, 1972 ; KÜHN *et al.*, 1972). Le désossage à chaud suivi de réfrigération rapide permet de réduire notablement le caractère exsudatif de telles carcasses, mais ne suffit pas à éliminer le défaut (HONIKEL, 1987).

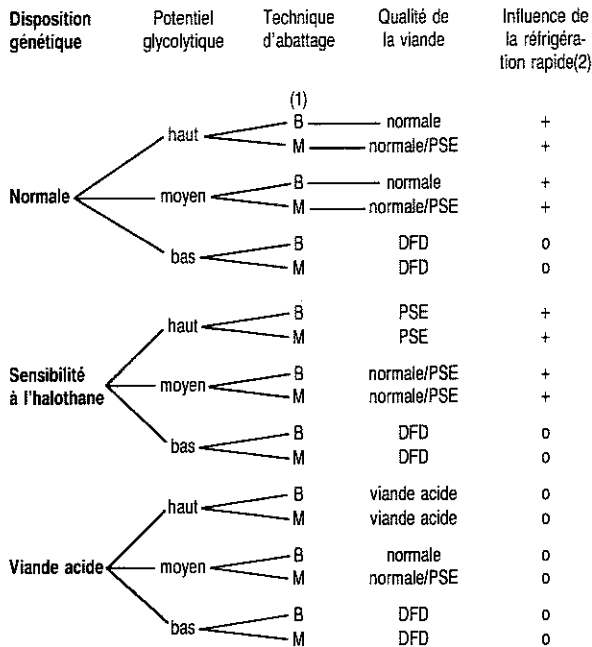
5. SYNTHÈSE

La figure 15 montre la relation entre évolution du pH *post mortem* et qualités technologiques des viandes. D'une façon quel que peu arbitraire, on considère comme anormalement rapide la chute du pH si ce dernier atteint une valeur égale ou inférieure à 6 en une heure ; de même on considère comme trop élevés les pH ultimes égaux ou supérieurs à 6,3 ; enfin les viandes à très bas pH ultime (inférieur à 5,5) sont considérées comme "viandes acides", terme proposé par NAVEAU (1986). En pratique, les diverses qualités de viandes ne sont pas aussi tranchées que le laisserait croire le simple examen de cette figure : il existe un continuum viande acide/PSE - viande normale - viande DFD et un certain recouvrement entre les zones délimitées sur la figure 15.

FIGURE 15
QUALITÉS TECHNOLOGIQUES DE LA VIANDE
EN FONCTION DE L'ÉVOLUTION *POST MORTEM*
DU pH MUSCULAIRE



L'ensemble des facteurs influençant les qualités technologiques et organoleptiques de la viande de porc, par le biais des modalités d'installation de la rigidité cadavérique et de la cinétique de chute du pH, peut être schématisé comme suit dans l'état actuel de nos connaissances :



(1) B : bonne M : mauvaise

(2) il s'agit d'une réfrigération réellement efficace, par exemple associée au désossage à chaud

+ : influence favorable o : influence sensiblement nulle.

Notons que chez les animaux prédisposés à donner des viandes acides, l'obtention de viande DFD est très peu probable. Elle suppose un épuisement quasi-total des animaux.

Ce diagramme est très schématique, car il ne fait apparaître comme source de variation des qualités technologiques et organoleptiques, que les facteurs influençant la cinétique de chute *post mortem* du pH. Néanmoins, il synthétise de façon satisfaisante les connaissances rapportées dans le présent article.

6. CONCLUSION

Les modalités des transformations biochimiques du muscle de porc *post-mortem* jouent un rôle primordial dans le déterminisme des qualités technologiques et organoleptiques de la viande. Elles sont l'aboutissement d'un ensemble complexe de facteurs :

– facteurs inhérents à l'animal : origine génétique, type métabolique musculaire, structure et composition du tissu musculaire, toutes choses qui résultent de décisions des agents producteurs de cet animal,

– conditions de l'abattage et du traitement de la carcasse, imposées par les agents transformateurs de l'animal en carcasse ou pièces de carcasse.

La plupart de ces facteurs sont maintenant connus et maîtrisables dans certaines limites. Le niveau de connaissances n'est plus vraiment un facteur limitant de la maîtrise des mécanismes de transformation du muscle en viande : on sait ce qu'il faut faire, ou au moins éviter, pour obtenir une viande de qualité satisfaisante. La mise en oeuvre de ces connaissances encore largement inutilisées est affaire de volonté des agents de la filière porcine ; elle ne pourra être incitée que par la sanction économique effective de la qualité, et donc en définitive par l'attitude du marché vis-à-vis de cette qualité.

REMERCIEMENTS

Nous remercions A. LACOURT et Paulette LACOURT qui ont réalisé les coupes histochimiques et les photographies utilisées pour la figure 12.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1958. pH jambon et qualité viande, CTSCCV, Paris.
- BARTON-GADE P., 1986. 36e Réunion FEZ, Halkidiki, Grèce.
- BENDALL J.R., 1973. In G.H. BOURNE, Structure and function of muscle. Academic Press, New York, 243.
- BENDALL J.R., WISMER-PEDERSEN J., 1969. J. Food Sci., **27**, 144.
- BRISKEY E.J., WISMER-PEDERSEN J., 1961. J. Food Sci., **26**, 297.
- BUCHTER L., ZEUTHEN, 1971. In : Proceed. 2nd Int. Symp. on Condition and Meat Quality of Pigs for Slaughter, Pudoc, Wageningen, 247.
- CASSENS R.G., COOPER C.C., BRISKEY E.J., 1969. Acta Neuropath., **12**, 300.
- CHARPENTIER J., 1968. Ann. Zootech., **17**, 429.
- CHARPENTIER J., 1969. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., **9**, 101.
- CHARPENTIER J., GOUTEFONGEA R., 1963. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., **3**, 381.
- COOPER C.C., CASSENS R.G., BRISKEY E.J. (1969). J. Food Sci., **34**, 299.
- DUMONT B.L., SCHMITT O., 1970. Ann. Génét. Sél. anim., **2**, 381.
- FORREST J.C., ABERLE E.D., HEDRICK H.B., JUDGE M.D., MERKEL R.A., 1975. Principles of Meat Sci., W.H. Freeman and Co., San Francisco, 141, 176.
- GOUTEFONGEA R., 1969. Ann. Biol. Bioch. anim. Biophys., **9**, 117.
- GOUTEFONGEA R., 1971. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., **11**, 233.
- GOUTEFONGEA R., CHARPENTIER J., 1966. Ann. Zootech., **15**, 279.
- GOUTEFONGEA R., GIRARD J.P., JACQUET B., 1978. Journées Rech. Porcine en France, **10**, 235.
- GREGORY N.G., 1987. In : Evaluation and Control of Meat Quality in Pigs, Martinus Nijhoff Publishers, the Hague, 265.
- HAMM R., 1960. Adv. Food Res., **10**, 355.
- HART P.C., SYBESMA W., 1964. 10e Congrès Europ. Chercheurs Viande, Roskilde.
- HEFFRON J.J.A., HEGARTY P.V.J., 1974. Comp. Biochem. Physiol., **49**, 43.
- HERMANSEN P., 1980. 26e Congrès Europ. Chercheurs en Viande, Colorado Springs, 300.
- HONIKEL K.O., 1987. In Evaluation and Control of Meat Quality in Pigs, Martinus Nijhoff Publishers, the Hague, 273.
- HONIKEL K.O., KIM C.J., 1986. Fleischwirtschaft, **66**, 249.
- HONIKEL K.O., KIM C.J., HAMM R., 1986. Meat Sci., **16**, 267.
- JACQUET B., OLLIVIER L., 1971. Journées Rech. Porcine en France, **3**, 23.
- KRZYWICKI K., 1968. Roczniki Instyt. Przem. Miesn., **5**, 23.
- KRZYWICKI K., 1972. Roczniki Instyt. Przem. Miesn., **9**, 5.
- KÜHN G., OTTO E., GROSSE F., 1972. Arch. Tierzucht, **16**, 51.

- LABORDE D., MONIN G., 1985. *Sci. Alim.*, **5**, 353.
- LABORDE D., TALMANT A., MONIN G., 1985. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, **25**, 619.
- LEFAUCHEUR L., VIGNERON P., 1986. *Meat Sci.*, **16**, 199.
- LISTER D., 1982. *In* Transport of Animals intended for Slaughter, Martinus Nijhoff Publishers, The Hague, 124.
- LISTER D., RATCLIFF P.W., 1971. *In* : Proceed. 2nd Int. Symp. on Condition and Meat Quality of Pigs. Pudoc, Wageningen, 139.
- MERKEL R.A., 1971a. *In* : Proceed. 2nd Int. Symp. on Condition and Meat Quality of Pigs. Pudoc, Wageningen, 97.
- MERKEL R.A., 1971b. *In* : Proceed. 2nd Int. Symp. on Condition and Meat Quality of Pigs, Pudoc, Wageningen, 261.
- MONIN G., 1972. *Ann. Zootech.*, **21**, 557.
- MONIN G., 1973. *Ann. Zootech.*, **22**, 73.
- MONIN G., 1987. *Recueil Méd. Vét. Alfort* (in press).
- MONIN G., LABORDE D., 1985. *Sci. Alim.*, **5**, 341.
- MONIN G., MEJENES-QUIJANO A., TALMANT A., SELLIER P., 1987. *Meat Sci.*, **20**, 149.
- MONIN G., SELLIER P., 1985. *Meat Sci.*, **13**, 49.
- NAVEAU J., 1986. *Journées Rech. Porcine en France*, **18**, 265.
- OFFER G., 1984. 30e Congrès Européen des Chercheurs en Viande, Bristol, 87.
- PENNY I.F., 1977. *J. Sci. Food Agric.*, **28**, 329.
- SAYRE R.N., BRISKEY E.J., HOEKSTRA W.G., 1963. *J. Anim. Sci.*, **22**, 1012.
- SCHMID, 1969. *Schweiz. Landwirtsch. Monatshefte*, **46**, 349.
- SCHMITT O., DUMONT B.L., 1980. *Journées Rech. Porcine en France*, **12**, 139.
- SCOPES R.K., 1971. 17e Congrès europ. Chercheurs Viande, Bristol, 14.
- SELLIER P., 1987. *In* Evaluation and Control of Meat Quality in Pigs, Martinus Nijhoff Publishers, The Hague, 329.
- SELLIER P., MEJENES-QUIJANO A., MARINOVA P., TALMANT A., JACQUET B., MONIN G., 1987. *Livest. Prod. Sci.* (in press).
- STABURSVIK E., FRETHEIM K., FROYSTEIN T., 1984. *J. Sci. Food Agric.*, **35**, 240.
- SUZUKI A., CASSENS R.G., 1980. *J. Anim. Sci.*, **51**, 1449.
- TAYLOR A.A., DANT S.J., 1971. *J. Food Technol.*, **6**, 131.
- TRÖGER K., 1985. *Seminaire CEE "Accelerated processing"*, Rome
- TRÖGER K., WOLTERS DORF W., 1986. *Fleischwirtschaft*, **66**, 893.
- VADA M., 1977. *Meat Sci.*, **1**, 245.
- VAN DER WAL P.G., 1971, *In* : Proceed. 2nd Int. Symp. on Condition and Meat Quality of Pigs, Pudoc, Wageningen, 145.
- WARRISS P.D., 1987. *In* : Evaluation and Control of Meat Quality in Pigs, Martinus Nijhoff, The Hague, 244.