

# ASPECTS GÉNÉTIQUES DES QUALITÉS TECHNOLOGIQUES ET ORGANOLEPTIQUES DE LA VIANDE CHEZ LE PORC

P. SELLIER

*Institut National de la Recherche Agronomique, Station de Génétique quantitative et appliquée  
78350 JOUY-EN-JOSAS*

## INTRODUCTION

Comme tous les caractères zootechniques, les qualités technologiques et organoleptiques de la viande de porc sont soumises à de nombreux facteurs de variation, qui ont été passés en revue dans un rapport de synthèse très documenté présenté il y a cinq ans à ces mêmes Journées de la Recherche Porcine (MONIN, 1983).

Parmi ces facteurs de variation, le génotype de l'animal exerce une influence particulièrement importante. Notre objectif est de tenter de faire le point des connaissances actuelles sur la variabilité génétique des principaux critères de qualité de la viande chez le porc, en traitant successivement des qualités technologiques puis des qualités organoleptiques. Nous considérons seulement la qualité du muscle, les problèmes posés par la qualité du gras étant présentés par ailleurs.

### 1. LES COMPOSANTES DE LA VARIABILITE GENETIQUE

Quand on analyse la variabilité génétique d'un caractère ou d'un groupe de caractères dans une espèce animale, on la décompose habituellement en une variation génétique entre races et une variation génétique intra-race. La variation génétique entre races est la plus facile à quantifier grâce à des comparaisons bien planifiées entre races pures contrôlées dans les mêmes conditions de milieu (y compris les mêmes conditions d'abattage dans le cas des mesures de qualité de la viande). La variation génétique au sein d'une race (c'est-à-dire entre familles d'une même race) est moins accessible et plus difficile à quantifier : l'héritabilité d'un caractère dans une race donnée rend compte de l'importance de la variance génétique additive dans la variance totale et traduit l'importance des différences entre familles (par exemple descendances paternelles) pour le caractère concerné.

La théorie de la génétique des caractères quantitatifs est basée sur l'hypothèse de l'action d'un grand nombre de "polygènes" indépendants entre eux, ces "polygènes" étant définis comme des gènes dont l'effet individuel sur le caractère est peu important vis-à-vis de la variance totale de ce caractère. Cependant, pour certains caractères et dans certaines

populations, il peut exister des "gènes majeurs", c'est-à-dire des gènes à effet important sur le caractère. Définir la limite entre "polygènes" et "gènes majeurs" comporte nécessairement une part d'arbitraire. S'inspirant de MORTON et MacLEAN (1974), on peut admettre qu'un gène (a) est à qualifier de majeur quand la différence entre la valeur moyenne des individus homozygotes pour ce gène (aa) et la valeur moyenne des individus non-porteurs de ce gène (AA) est égale ou supérieure à un écart-type phénotypique du caractère concerné. Un tel gène majeur, quand il existe, peut contribuer de façon notable à la fois aux différences entre races et aux différences entre familles d'une même race.

Deux autres aspects de la variabilité génétique sont importants en pratique : les effets d'hétérosis qui permettent de prédire comment les différences entre races se comportent en croisement, et les corrélations génétiques qui lient le caractère considéré aux autres caractères d'intérêt zootechnique au sein des différentes races.

Nous adopterons le plan de présentation suivant pour décrire la variabilité des caractères de qualité de la viande :

- (1) gènes majeurs (et gènes "marqueurs"),
- (2) différences entre races,
- (3) effets d'hétérosis,
- (4) héritabilités,
- (5) corrélations génétiques.

### 2. VARIABILITE GENETIQUE DES QUALITES TECHNOLOGIQUES

#### 2.1. Gènes majeurs

##### 2.1.1. Gène de la sensibilité à l'halothane

L'apparition du test d'anesthésie à l'halothane au début des années 1970 (EIKELENBOOM et MINKEMA, 1974) a permis de faire un pas très important dans la connaissance de la

variabilité génétique de la qualité de la viande de porc et plus précisément du déterminisme héréditaire du syndrome des viandes pâles et exudatives : pour désigner ce syndrome, nous utiliserons, par commodité, le sigle anglais PSE ("pale, soft, exudative"), introduit par BRISKEY (1964).

Le test à l'halothane permet de classer les animaux en deux catégories : les sensibles et les non-sensibles à l'halothane. Comme l'a suggéré initialement CHRISTIAN (1972) et comme l'ont montré les études d'OLLIVIER *et al.* (1975), MINKEMA *et al.* (1977) et SMITH et BAMPTON (1977), la sensibilité à l'halothane obéit à un déterminisme monogénique : elle est due à un gène autosomal récessif à pénétrance élevée, désigné Hal<sup>s</sup> (ou Hal<sup>n</sup>), l'allèle normal étant désigné Hal<sup>N</sup>. Dans la suite de cet article, nous utiliserons les symboles s et N pour les allèles Hal<sup>s</sup> et Hal<sup>N</sup>. L'hypothèse monogénique récessive a été remise en cause par CARDEN *et al.* (1983) pour l'une des deux populations qu'ils ont étudiées (Landrace Britannique) : un modèle où près d'un quart des hétérozygotes Ns réagissent positivement à l'halothane ou encore un modèle à deux locus impliquant un gène suppresseur récessif "expliquaient" leurs données de façon plus satisfaisante que le modèle monogénique récessif admis jusqu'alors. Des analyses réalisées depuis sur le même Landrace Britannique (MERCER et SOUTHWOOD, 1986 ; SOUTHWOOD *et al.*, 1986), ainsi que des études réalisées chez le Landrace Allemand (GRASHORN et MULLER, 1985 ; EIFFERT *et al.*, 1985) et chez le Landrace Suédois (GAHNE et JUNEJA, 1985) n'ont

pas confirmé les conclusions de CARDEN *et al.* (1983) et on peut admettre aujourd'hui l'hypothèse monogénique récessive comme mode de transmission de la sensibilité à l'halothane chez le Landrace au même titre que dans les autres populations. Il n'est cependant pas exclu qu'un locus suppresseur, par exemple, soit à l'origine du fait que la pénétrance du gène s chez l'homozygote soit légèrement inférieure à 1 (elle est en général de l'ordre de 0,90).

#### - comparaison entre les phénotypes "halothane"

La relation très étroite entre la sensibilité à l'halothane et le syndrome PSE a été démontrée par EIKELENBOOM et MINKEMA (1974) chez le Landrace Néerlandais : les sujets sensibles à l'halothane, comparés aux non-sensibles, présentent un pH musculaire à 45 minutes post-mortem (pH<sub>45</sub>) nettement plus bas, une température musculaire plus forte et un établissement beaucoup plus précoce de la rigor mortis (tableau 1). On voit sur le tableau 1 que la différence entre les deux phénotypes "halothane" est le plus souvent nettement supérieure à l'écart-type phénotypique des caractères. La conjonction d'un pH bas et d'une température élevée du muscle est à l'origine du syndrome PSE puisqu'elle entraîne une dénaturation des protéines musculaires, elle-même responsable d'un affaiblissement de la couleur et d'une diminution du pouvoir de rétention d'eau de la viande. La sensibilité à l'halothane se traduit donc par une forte prédisposition à la production de viande PSE.

TABLEAU 1  
EFFET DU PHÉNOTYPE "HALOTHANE" SUR LE PH ET LA TEMPÉRATURE DU MUSCLE A 45 MINUTES POST MORTEM ET SUR LA PRÉCOCITÉ DE LA RIGOR MORTIS  
(d'après EIKELENBOOM et MINKEMA, 1974)

Sexe	Femelles		Mâles castrés		Ecart-type du caractère (approx.)		
	HP	HN	HP	HN			
Phénotype "halothane" (1)							
pH <sub>45</sub> Semimembranosus	5,93	***	6,32	5,87	***	6,41	0,3
Longissimus dorsi	5,86	*** (2)	6,34	5,88	***	6,40	0,3
Température (°C)							
Semimembranosus	40,8	***	40,1	40,8	***	39,7	0,7
Longissimus dorsi	41,0	*	40,4	41,3	***	40,3	0,8
Note de rigor mortis (3)	7,1	***	4,1	6,5	***	2,8	2,3

(1) HP = halothane-positif, HN = halothane-négatif

(2) Signification statistique de la différence (HP-HN) ; \* : P < 0,05 ; \*\*\* : P < 0,001

(3) Une note plus élevée indique que la rigor mortis est plus prononcée à 45 minutes post-mortem.

Ce résultat a été confirmé, à des degrés divers, dans plusieurs dizaines de comparaisons entre des animaux sensibles et non-sensibles appartenant à la même population : voir les synthèses bibliographiques de WEBB *et al.* (1982) et COURREAU (1987) et, pour ce qui concerne les études réalisées en France dans les races Piétrain, Landrace Belge et Landrace Français, MONIN *et al.* (1976, 1981), SELLIER *et al.* (1984, 1988) et MONIN et SELLIER (1985). Il est cependant à souligner que la sensibilité à l'halothane n'a pas d'effet notable sur un autre paramètre important de la qualité technologique de la viande : le pH ultime (pH<sub>u</sub>). En termes d'évolution du pH musculaire post-mortem, la sensibilité à l'halothane a donc pour effet d'augmenter de façon importante la vitesse d'acidification du muscle (mesurée par le pH<sub>1</sub>) mais n'affecte pas l'amplitude de la chute de pH (mesurée par le pH<sub>u</sub>).

Les rendements technologiques de transformation sont affectés

défavorablement par la sensibilité à l'halothane. Pour le rendement technologique de la fabrication du jambon cuit (Jambon de Paris), l'effet du phénotype "halothane" est en fait assez variable selon les études (MONIN *et al.*, 1981 et données non publiées ; MONIN et SELLIER, 1985 ; SELLIER *et al.*, 1988) : il varie de 0,3 à 4,1%, en défaveur des porcs sensibles à l'halothane, et on peut le situer en moyenne à 2-3%. Pour le rendement technologique de la fabrication du jambon sec, l'effet défavorable de la sensibilité à l'halothane est moins important mais il est hautement significatif (-1,2 ± 0,3%) selon SELLIER *et al.* (1985) ; une différence de même ordre a été trouvée par SANTORO et LO FIEGO (1987) pour la perte de poids au séchage (12 mois) lors de la fabrication du Jambon de Parme. Des études américaines antérieures (HENNING *et al.*, 1973, par exemple) avaient également montré un désavantage des jambons classés comme PSE pour la transformation en jambon sec.

Certains facteurs peuvent influencer sur l'ampleur de la différence entre sujets sensibles et non-sensibles d'une même population pour les critères indicateurs du syndrome PSE. En particulier, le fait que l'animal subisse un stress relativement important avant l'abattage tend à limiter la manifestation du syndrome PSE chez les sujets génétiquement prédisposés et peut même l'annuler complètement : voir, par exemple, MONIN *et al.* (1981) et NIELSEN (1981). Les proportions respectives d'homozygotes normaux (NN) et d'hétérozygotes (Ns) dans le groupe des non-sensibles peut également jouer sur les différences trouvées entre sensibles et non-sensibles pour la qualité de la viande. Ceci nous amène à faire le point des comparaisons réalisées entre les trois génotypes possibles au locus Hal de la sensibilité à l'halothane.

#### - comparaison entre les génotypes "halothane"

Les données disponibles sur ce point sont résumées dans le tableau 2. La précision des différentes études varie en fonction du nombre d'animaux impliqués et du dispositif de la comparaison (directe ou indirecte). Ceci peut expliquer un certain manque de cohérence des résultats du tableau 2. Dans plusieurs études, l'hétérozygote Ns occupe une position intermédiaire entre les deux homozygotes NN et ss pour tout ou partie des caractères considérés. En pratique, la comparaison des génotypes NN et Ns est la plus intéressante : la non-prédisposition au syndrome PSE des animaux hétérozygotes

au locus Hal est en effet l'un des principaux arguments avancés par les nombreux auteurs qui ont recommandé l'utilisation de lignées mâles ss et de lignées femelles NN dans le croisement terminal. Au vu des résultats trouvés par EIKELBOOM *et al.* (1980) et WEBB (1981) et, avec quelques nuances, par CARDEN (1982), cité par WEBB *et al.* (1985), et par JENSEN et BARTON-GADE (1985), cet argument peut être considéré comme acceptable. On ne peut cependant pas exclure que, sur certains points, l'hétérozygote Ns soit inférieur à l'homozygote normal NN, comme l'indiquent les résultats de JENSEN et ANDRESEN (1980), SCHNEIDER *et al.* (1980), CHRISTIAN et ROTHSCCHILD (1981) et LUNDSTROM *et al.* (1985). En ce qui concerne le pH<sub>1</sub>, il existe probablement un seuil critique au-dessous duquel se développe la forme typique du syndrome PSE. Même si les individus Ns présentent réellement une valeur moyenne du pH<sub>1</sub> inférieure à celle des individus NN, on peut supposer que seule une faible proportion de ces individus Ns est au-dessous du seuil critique du pH<sub>1</sub> (5,80-5,90) et donnent une viande de type PSE caractérisé. Cette hypothèse est étayée en partie par les données de JENSEN et BARTON-GADE (1985).

En conclusion, bien que le gène s soit complètement récessif vis-à-vis du gène N pour le type de réaction à l'halothane (et la prédisposition au syndrome de stress), il apparaît qu'on ne puisse pas le considérer comme complètement récessif pour son effet sur les caractères indicateurs du syndrome PSE.

TABLEAU 2  
RÉSULTATS RÉSUMÉS DES COMPARAISONS INTRA-POPULATION ENTRE LES GÉNOTYPES "HALOTHANE" POUR LES CARACTÈRES DE QUALITÉ DE LA VIANDE

Référence	Population (1)	Nombre d'animaux (2)	Méthode (3)	Caractères étudiés(4)	Principaux résultats
EIKELBOOM <i>et al.</i> (1980)	LaN	338,728,325	I	NQV	NN et Ns très proches l'un de l'autre et nettement supérieurs à ss.
JENSEN et ANDRESEN (1980)	LaD	376,169,19	I	IQV	Ns (6,7) intermédiaire entre ss (6,4) et NN (7,5).
SCHNEIDER <i>et al.</i> (1980)	LaS	21,48,54	I(?)	pH <sub>1</sub> , Ref	Ns significativement intermédiaire pour les 2 caractères : pour pH <sub>1</sub> , 5,95(NN), 5,79(Ns) et 5,69(ss).
CHRISTIAN et ROTHSCCHILD (1981)	CR	28,32,23	II	pH <sub>1</sub> , Ref, VT	Ns significativement intermédiaire pour les 3 caractères : pour pH <sub>1</sub> , 6,42 (NN), 6,15 (Ns) et 5,73 (ss) ; pour VT, Ns proche de NN.
WEBB (1981)	CR	126 (NN + Ns)	II	Ref, % PSE	pas de différence significative entre NN et Ns.
CARDEN (1982) (5)	PH	216,108,0	III	pH <sub>1</sub> , Ref	pas de différence entre NN et Ns pour pH <sub>1</sub> , mais viande significativement plus pâle chez Ns que chez NN.
JENSEN et BARTON-GADE (1985)	LaD	61,167,111	IV	pH <sub>1</sub> , NQV, PRE, IQV, % PSE, pH <sub>u</sub>	Ns généralement intermédiaire entre NN et ss ; cependant, pas de différence significative entre NN et Ns pour NQV et IQV, et Ns plus proche de NN que de ss pour pH <sub>1</sub> et % PSE ; aucune différence entre génotypes pour pH <sub>u</sub> .
LUNDSTROM <i>et al.</i> (1985)	CR	23,68,23	II	Ref, FOP, FPD, PRE, pH <sub>u</sub>	Ns significativement intermédiaire entre NN et ss (sauf pour pH <sub>u</sub> , non affecté par le génotype Hal).

(1) LaN = Landrace Néerlandais ; LaD = Landrace Danois ; LaS = Landrace Suisse ; PH = lignées composites Piétrain-Hampshire ; CR = divers croisements.

(2) Nombre d'individus Hal<sup>N</sup>/Hal<sup>N</sup>(NN), Hal<sup>N</sup>/Hal<sup>s</sup>(Ns) et Hal<sup>s</sup>/Hal<sup>s</sup>(ss) respectivement (calculés approximativement pour l'étude d'EIKELBOOM *et al.*, 1980).

(3) I = estimation indirecte déduite de la comparaison entre des groupes différant par les fréquences attendues des trois génotypes : voir ANDRESEN et JENSEN (1978) et EIKELBOOM *et al.* (1980) ;

II = comparaison intra-portée, avec l'aide de marqueurs sanguins pour la détermination des génotypes Hal ;

III = comparaison intra-père ;

IV = combinaison de comparaisons entre NN et Ns et entre Ns et ss (croisements entre lignées homozygotes au locus Hal).

(4) NQV = note de qualité de la viande (état PSE) ; IQV = indice de qualité de la viande ("index KK" utilisé au Danemark) ; pH<sub>1</sub> = pH à 45-60 minutes post-mortem ; Ref = réflectance ; VT = valeur de transmission (indicateur de la dénaturation des protéines musculaires) ; PRE = pouvoir de rétention d'eau ; FOP = valeur de fibre optique (diffusion lumineuse) ; FPD = facteur de perte diélectrique (appareil "Testron") ; pH<sub>u</sub> = pH ultime (à 24 heures post-mortem).

(5) cité par WEBB *et al.* (1985) ; pH<sub>1</sub> mesuré à 90 minutes post-mortem.

### 2.1.2. Marqueurs sanguins

Une association entre un polymorphisme génétique sanguin et la qualité de la viande a été rapportée pour la première fois en 1976 dans une étude de JENSEN *et al.* citée par JORGENSEN *et al.* (1977) : chez le Landrace Danois, la fréquence d'apparition du syndrome PSE (apprécié par une note subjective de couleur de la viande) était deux fois plus forte chez les individus possédant l'allèle H<sup>a</sup> du système H de groupe sanguin que chez les individus ne le possédant pas. Cet effet défavorable du gène H<sup>a</sup> sur la qualité de la viande a été confirmée chez le Landrace Danois par ANDRESEN *et al.* (1979) et JORGENSEN et HYLDGAARD-JENSEN (1981). Ces deux dernières études ont en outre mis en évidence une association étroite entre l'indice de qualité de la viande en usage au Danemark ("index KK") et le génotype de l'animal au locus Phi de la phosphohexose isomérase (PHI), dans le sens d'un effet défavorable du génotype Phi<sup>B</sup>/Phi<sup>B</sup>.

L'association entre les gènes H<sup>a</sup> et/ou Phi<sup>B</sup> et la prédisposition au syndrome PSE a été retrouvée dans de nombreuses populations nationales ou lignées de Landrace : Landrace Britannique (IMLAH et THOMSON, 1979), Landrace Japonais (WATANABE *et al.*, 1979 ; OISHI *et al.*, 1981), Landrace Norvégien (FROYSTEIN *et al.*, 1981), Landrace Suisse (VOGELI *et al.*, 1982, 1984) et Landrace Allemand (GLODEK *et al.*, 1985). Nous rapportons dans le tableau 3 les résultats particulièrement démonstratifs trouvés dans cette dernière étude pour le locus Phi et aussi pour le locus Pgd de la 6-phosphogluconate déshydrogénase (6-PGD).

L'explication de ces associations entre les systèmes H, Phi et Pgd et le syndrome PSE réside dans le fait que les locus H, Phi et Pgd sont situés dans la même région chromosomique que le locus Hal de la sensibilité à l'halothane : voir les mises au point récentes d'OLLIVIER et SELIER (1985) et d'ARCHIBALD et IMLAH (1985) sur la configuration de ce groupe de liaison. Dans les populations Landrace concernées par les études mentionnées plus haut, il existe des déséquilibres de liaison, parfois très prononcés, entre le locus Hal et les locus H, Phi et Pgd, le gène s de la sensibilité à l'halothane étant préférentiellement associé aux gènes H<sup>a</sup>, Phi<sup>B</sup> et Pgd<sup>B</sup> sur le chromosome, comme indiqué par exemple au tableau 3 pour les systèmes Phi et Pgd. L'effet des gènes H<sup>a</sup>, Phi<sup>B</sup> et Pgd<sup>B</sup> sur le syndrome PSE est en fait un effet indirect qui traduit l'effet direct du gène s, et ces gènes sont donc à qualifier de gènes marqueurs du gène s plutôt que

de gènes majeurs proprement dits. Il n'est pas étonnant que les effets des gènes H<sup>a</sup>, Phi<sup>B</sup> et Pgd<sup>B</sup> ne soient pas retrouvés, ou soient fortement atténués, dans les populations Large White (IMLAH et THOMSON, 1979 ; VOGELI et SCHWORER, 1984) et même dans certaines populations Landrace (VOGELI *et al.*, 1984 ; KADIMA-NKASHAMA *et al.*, 1985). Dans ces populations, le gène de sensibilité à l'halothane est absent ou, s'il est présent, les déséquilibres de liaison avec les gènes des systèmes H, Phi et Pgd sont inexistantes ou très peu marqués.

### 2.1.3. Gène RN-

Une nouvelle méthode de mesure de la qualité de la viande, le rendement technologique "Napole", a été décrite par NAVEAU *et al.* (1985) : cette variable présente une corrélation de 0,74 avec le rendement technologique de la fabrication du Jambon de Paris et une corrélation de 0,66 avec le pH ultime de la viande. Etudiant la variabilité génétique du rendement "Napole" dans deux lignées (Penshire P66 et Pen Ar Lan P77), NAVEAU (1986) a formulé l'hypothèse qu'un gène dominant défavorable était en ségrégation dans l'une et l'autre lignée. L'effet du gène postulé, désigné RN- (l'allèle normal récessif étant rn+), serait de limiter le rendement "Napole" à une valeur inférieure à 91%. Une étude mettant en œuvre plusieurs méthodes de détection des gènes majeurs est actuellement en cours pour tenter de confirmer l'existence de ce gène à effet important sur la qualité technologique de la viande.

## 2.2. Différences entre races

Un grand nombre de comparaisons entre races pures ont été réalisées au cours de ces 20 dernières années et une présentation synthétique de leurs résultats n'est pas facile à faire, d'autant que les caractères considérés dans ces comparaisons sont très divers. Le mode d'évolution post-mortem du pH musculaire étant un déterminant essentiel des qualités technologiques de la viande (MONIN, 1988), nous avons retenu de résumer sous forme graphique (figure 1) la valeur moyenne des six principales races utilisées en France, d'une part pour le pH à 45 minutes post-mortem (indicateur de la vitesse de chute du pH et donc du syndrome PSE), d'autre part pour le pH à 24 heures post-mortem (indicateur de

TABLEAU 3  
EXEMPLE D'ASSOCIATION ENTRE LES MARQUEURS SANGUINS PHI ET PGD ET DES CRITÈRES INDICATEURS  
DU SYNDROME PSE CHEZ LE LANDRACE ALLEMAND  
(d'après GLODEK *et al.*, 1985)

Locus	Génotype	Effectif	pH <sub>1</sub> ( $\sigma=0,42$ ) (1)	Note de rigor mortis ( $\sigma=2,7$ ) (2)	Valeur Göfö ( $\sigma=9$ ) (3)	Pourcentage observé d'animaux sensibles à l'halothane
Phi	A/A	125	6,3	7,1	65	5
	A/B	203	5,9	8,3	63	14
	B/B	174	5,6	10,6	55	74
Pgd	A/A	233	6,2	7,3	65	13
	A/B	202	5,9	8,6	61	39
	B/B	67	5,7	10,0	57	75

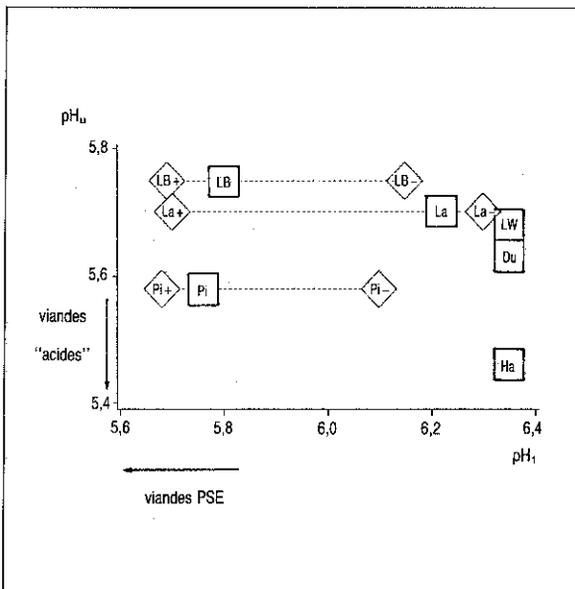
(1)  $\sigma$  = écart-type phénotypique du caractère

(2) Une note plus forte indique que la rigor mortis est plus prononcée à 45 minutes post-mortem

(3) Une valeur Göfö plus faible indique que la couleur de la viande est plus pâle.

l'amplitude de la chute du pH et donc, en particulier, du problème des viandes à bas pH ultime ou viandes "acides"). Les principales références prises en compte pour établir la figure 1 sont les suivantes : DUMONT (1974), SELLIER (1981), SELLIER *et al.* (1984, 1988), MONIN et SELLIER (1985) ANONYME (1987), SUTY *et al.* (1987) et COLE *et al.* (1988) pour les études réalisées en France, HOWARD et SMITH (1977), WALSTRA *et al.* (1977), BRASCAMP *et al.* (1979), TARRANT *et al.* (1979), SCHWORER *et al.* (1980), BLUM (1983), SOMERS *et al.* (1985), FJELKNER-MODIG et PERSSON (1986), KALM (1986), BARTON-GADE (1987), JOHANSSON (1987), LUNDSTROM (1987, communication personnelle) et MCGLOUGHLIN *et al.* (1988) pour les études réalisées à l'étranger. Il est à noter que, pour la race Duroc, les données actuellement disponibles en Europe concernent surtout des produits de croisement.

**FIGURE 1**  
VALEURS MOYENNES DE SIX RACES PURES  
POUR LE PH A 45 MINUTES POST MORTEM (pH<sub>1</sub>  
ET POUR LE PH ULTIME (pH<sub>u</sub>) DE LA VIANDE (1)



(1) Exemple d'un muscle du jambon de type métabolique "blanc", dans le cas d'un stress faible à modéré avant l'abattage.

Hypothèse sur la fréquence de sensibles à l'halothane : 85-95 % chez le Piétrain (Pi), 75-85 % chez le Landrace Belge (LB), 5-10 % chez le Landrace (La), 0 % chez le Large White (LW), le Duroc (Du) et le Hampshire (H).

Les sensibles et les non-sensibles des races Pi, LB et La sont désignés respectivement par + et -.

La figure 1 appelle les commentaires suivants.

– Le Large White, race indemne ou à peu près indemne du gène de la sensibilité à l'halothane, présente à la fois une vitesse et une amplitude de chute de pH normales et donne une viande de bonne qualité technologique.

– Le Duroc, qui est une race elle aussi indemne ou à peu près indemne du gène de la sensibilité à l'halothane, est très proche du Large White en termes de qualité technologique de la viande. Certaines études semblent toutefois indiquer que le Duroc, comparé au Large White, donne une viande légèrement plus pâle (SMITH et PEARSON, 1986) et à pH ultime légèrement plus faible (BARTON-GADE, 1987 ; MCGLOUGHLIN *et al.*, 1988).

– La grande majorité des auteurs considèrent que les populations européennes de Landrace (nous mettons à part pour le moment le cas du Landrace Belge) sont inférieures au Large White pour la qualité technologique de la viande. La situation du Landrace est en fait étroitement dépendante de l'incidence de la sensibilité à l'halothane dans la population concernée, puisque cette incidence peut aller de 5% (et parfois moins aujourd'hui dans certains pays) à plus de 50% : voir les mises au point de FRANCESCHI et OLLIVIER (1981), WEBB *et al.* (1982) et COURREAU (1985). Dans une population Landrace comprenant 5 à 10% de sensibles (cas représenté à la figure 1), la qualité technologique de la viande est proche de celle du Large White. L'effet de l'incidence variable de la sensibilité à l'halothane chez le Landrace est bien illustré par le résultat rapporté par COLE *et al.* (1988) : sur les 4 à 5 dernières années, l'écart entre le Large White et le Landrace Français s'est nettement atténué pour la note subjective de qualité de la viande et le pouvoir de rétention d'eau et s'est même inversé pour la couleur de la viande. Cette amélioration de la qualité de la viande du Landrace, vis-à-vis du Large White, s'explique selon toute vraisemblance par la réduction de la fréquence des animaux sensibles à l'halothane chez le Landrace Français (4-6% en 1985/86 contre 15-18% en 1979/80). Le même phénomène est observé pour le Landrace Suisse vis-à-vis du Large White Suisse (SCHWORER *et al.*, 1985). En ce qui concerne le pH ultime de la viande, les comparaisons entre Landrace et Large White (ou Yorkshire) réalisées dans divers pays européens donnent des résultats discordants (WALSTRA *et al.*, 1977 ; TARRANT *et al.*, 1979 ; SCHWORER *et al.*, 1980 ; SELLIER *et al.*, 1984 ; SOMERS *et al.*, 1985 ; FJELKNER-MODIG et PERSSON, 1986 ; JOHANSSON, 1987 ; SUTY *et al.*, 1987 ; COLE *et al.*, 1988) : ceci est probablement lié au fait que les muscles mesurés et le niveau de stress subi par les animaux avant l'abattage diffèrent selon les études.

– Le Piétrain associe une forte incidence de la sensibilité à l'halothane (85% et plus de sensibles : voir, par exemple, SONNICHSEN *et al.*, 1980 ; PECQUEREAU et CLAUSTRIAUX, 1982 ; HANSET *et al.*, 1983 ; HOUIX *et al.*, 1983) à un pH ultime de la viande relativement bas (environ -0,10 point pH par rapport au Large White). L'acidification post-mortem du muscle est à la fois rapide et ample, ce qui conduit à une dégradation marquée de la qualité de la viande ; la viande a une couleur pâle, un pouvoir de rétention d'eau abaissé (d'où une plus forte perte d'exsudation de la viande fraîche) et un rendement à la cuisson plus faible. Pour le rendement technologique de la fabrication du "Jambon de Paris", mesuré ou prédit par l'IQV, le désavantage du Piétrain par rapport au Large White est de l'ordre de 3 à 4 points de pourcentage (JACQUET et OLLIVIER, 1971 ; GOUTEFONGEA *et al.*, 1977 ; SELLIER *et al.*, 1984, 1988 ; ANONYME, 1987).

– Le Landrace Belge présente une incidence de la sensibilité à l'halothane à peine inférieure à celle du Piétrain (OLLIVIER *et al.*, 1978 ; SONNICHSEN *et al.*, 1980 ; LAMPO, 1981 ; PECQUEREAU et CLAUSTRIAUX, 1982 ; HOUIX *et al.*, 1983). Toutefois, les effets défavorables de cette sensibilité sont plus ou moins contrebalancés par le fait que le pH ultime de la viande se maintient à un niveau relativement élevé (légèrement supérieur à celui du Large White) et la qualité technologique de la viande du Landrace Belge est intermédiaire entre celles du Large White et du Piétrain. Pour le rendement technologique de la fabrication du "Jambon de Paris", mesuré ou prédit par l'IQV, le désavantage du Landrace Belge par rapport au Large White n'excède pas 2 points de pourcentage (GOUTEFONGEA *et al.*, 1977 ; SELLIER *et al.*, 1984, 1988 ; ANONYME, 1987).

– Le Hampshire, comme le Large White et le Duroc, est indemne ou à peu près indemne du gène de la sensibilité à l'halothane, et présente une vitesse de chute du pH normale. Par contre, cette race se caractérise par une amplitude de la chute du pH nettement supérieure à la normale : le pH ultime de la viande chez le Hampshire, comparé au Large White, est inférieur d'environ 0,20 point et ceci se traduit notamment par un abaissement du rendement à la cuisson (lors de fabrication du "Jambon de Paris" par exemple). Notons cependant que, si l'on en juge par le temps d'imbibition de la viande, la perte d'exsudation de la viande fraîche serait proche de la normale chez le Hampshire. L'amplitude anormalement forte de la chute de pH chez le Hampshire s'explique très vraisemblablement par le fait que le muscle au moment de l'abattage présente un potentiel glycolytique (c'est-à-dire un potentiel de formation d'acide lactique) nettement plus élevé, du fait de ses réserves plus importantes en glycogène (SAYRE *et al.*, 1963 ; KASTENSCHMIDT *et al.*, 1968 ; ESSEN-GUSTAVSSON et FJELKNER-MODIG, 1985 ; MONIN et SELLIER, 1985). Il se pourrait également que la réduction notable du rapport protéines/eau du muscle trouvée chez le Hampshire, comparé au Large White et au Piétrain, joue un rôle dans l'abaissement du rendement à la cuisson (MONIN *et al.*, 1986). Un dernier point à évoquer concerne le rapprochement possible entre cet "effet Hampshire" sur la qualité technologique de la viande et le gène dominant RN<sup>-</sup> dont il a été question précédemment. Il se trouve que l'analyse qui a conduit NAVEAU (1986) à postuler l'existence de ce gène à effet majeur défavorable sur le rendement "Napole" a porté sur des données recueillies dans deux lignées à base de Hampshire (1/3 de gènes Hampshire dans l'une et environ 50% dans l'autre). Il est tentant de penser que le gène RN<sup>-</sup>, s'il existe, a été apporté par le Hampshire dans les deux lignées et qu'étant à forte fréquence dans cette race, il est responsable, au moins en partie, de l'"effet Hampshire" sur la qualité de la viande. Des résultats récents sur le potentiel glycolytique du muscle dans l'une des lignées (Penshire) étudiées par NAVEAU (1986) ne vont pas à l'encontre de cette hypothèse (MONIN *et al.*, 1987).

Mentionnons également les résultats concernant les races chinoises Meishan et Jiaying utilisées en croisement. Les porcs "1/4 chinois" ne diffèrent pas des porcs témoins européens pour le pH ultime et le pouvoir de rétention d'eau de la viande, mais ils donnent une viande significativement plus colorée (LEGAULT *et al.*, 1985 ; BRUEL *et al.*, 1986) ; le rendement technologique de la fabrication du "Jambon de Paris" est légèrement supérieur (environ +1 point de pourcentage) chez les porcs "1/4 chinois". Par contre, aucune différence n'a été trouvée par GUEBLEZ *et al.* (1987) entre les porcs "1/8 chinois" et les porcs témoins européens pour l'indice de qualité de la viande.

### 2.3. Effets d'hétérosis

Nous venons de voir qu'il existe des différences souvent très marquées entre races porcines. Ces races étant utilisées en croisement, il est important de savoir si des effets d'hétérosis existent pour les caractères de qualité technologique de la viande. On considère classiquement que la qualité de la viande n'est pas affectée de façon significative par l'hétérosis et que le croisement F<sub>1</sub> est intermédiaire entre les races parentales : voir, par exemple, les mises au point de SELLIER (1976) et McGLOUGHLIN (1980). Les données de la bibliographie ont été récemment réanalysées de ce point de vue par SELLIER (1987). L'hypothèse d'absence d'hétérosis pour la qualité de la viande peut effectivement être admise pour la plupart des combinaisons de races parentales et pour

la plupart des critères de qualité. Mais il apparaît aussi que cette hypothèse n'est pas vérifiée si l'on considère certains caractères spécifiques dans certains croisements spécifiques, à savoir :

– le pH<sub>1</sub> et les autres critères indicateurs du syndrome PSE dans les croisements F<sub>1</sub> à base de Piétrain ;

– le pH ultime de la viande et les caractères qui lui sont liés dans les croisements F<sub>1</sub> à base de Hampshire.

Les estimations de l'effet d'hétérosis sur le pH<sub>1</sub> dans les croisements F<sub>1</sub> entre le Piétrain et une race "résistante au stress" (voir les références citées par SELLIER, 1987) sont en général positives : les croisés F<sub>1</sub> sont plus proches de la race parentale "résistante au stress" que du Piétrain lui-même, ce qui indique une certaine récessivité du "caractère Piétrain" (faible pH<sub>1</sub>) en croisement. D'autres caractères affectés par le syndrome PSE caractéristique du Piétrain ont été étudiés dans des croisements Piétrain. Pour les indicateurs du degré de dénaturation des protéines musculaires (valeur de transmission par exemple), les croisés Piétrain sont très proches de la race parentale "résistante au stress" (MACDOUGALL et DISNEY, 1967 ; ELIZONDO *et al.*, 1977). Ce comportement du Piétrain quand il est utilisé en croisement avec une race "résistante au stress" est évidemment à relier à ce qui a été présenté précédemment sur la position relative de l'hétérozygote (Ns) et de l'homozygote normal (NN) au locus de la sensibilité à l'halothane. En ce qui concerne la couleur de la viande, les résultats sont moins cohérents : les porcs croisés Piétrain sont pratiquement égaux aux porcs de la race parentale "résistante au stress" dans certaines études (JACQUET et OLLIVIER, 1971 ; ELIZONDO *et al.*, 1977 ; MCKAY *et al.*, 1982) alors qu'ils sont plutôt intermédiaires entre les porcs des deux races parentales dans d'autres études (KIRSCH *et al.*, 1963 ; LEAN *et al.*, 1972). En fait, il semble qu'il y ait un effet dépressif du Piétrain sur la couleur de la viande, indépendamment de l'effet du locus de la sensibilité à l'halothane, comme le montrent les comparaisons réalisées à génotype "halothane" constant : ainsi, les porcs Piétrain sensibles donnent une viande significativement plus pâle que les porcs Landrace Français ou Landrace Belge sensibles (SONNISCHEN *et al.*, 1980 ; SELLIER *et al.*, 1984, 1988). Cet effet propre du Piétrain sur la couleur de la viande (lié entre autres choses au pH ultime plus faible) est probablement transmis de façon additive, d'où la position intermédiaire des croisés Piétrain dans certaines études.

En règle générale, le pH ultime de la viande n'est pas affecté de façon significative par l'hétérosis (voir les références citées par SELLIER, 1987). Les croisements impliquant le Hampshire semblent cependant faire exception à cette règle. Les résultats combinés de plusieurs expériences réalisées en France (tableau 4) indiquent que la différence de pH ultime entre des porcs "1/2 Hampshire" et "1/2 Piétrain" est du même ordre de grandeur que celle trouvée entre des porcs Hampshire et Piétrain de race pure (environ -0,20 dans les deux cas) ; par contre, la différence de pH ultime entre les porcs croisés Piétrain et les porcs croisés Large White est à peu près la moitié de la différence trouvée entre les porcs Piétrain et Large White de race pure (respectivement -0,04 et -0,10). Comme le souligne JOHNSON (1981), les croisements Hampshire réalisés aux Etats-Unis par YOUNG *et al.* (1976) et SCHNEIDER *et al.* (1982) montrent également un effet d'hétérosis significatif et défavorable pour la couleur de la viande : les porcs "1/2 Hampshire" sont très proches des porcs Hampshire de race pure pour ce caractère. L'"effet Hampshire" sur la qualité de la viande (bas pH ultime, couleur pâle) semble donc être transmis en croisement comme

**TABEAU 4**  
RÉSULTATS RÉSUMÉS D'ÉTUDES RÉALISÉES EN FRANCE SUR LES DIFFÉRENCES DE PH ULTIME DE LA VIANDE ENTRE LE PIÉTRAIN (P), LE LARGE WHITE (LW) ET LE HAMPSHIRE (H), EN RACE PURE ET EN CROISEMENT

Muscle	Races pures				Croisements (1)			
	Référence (2)	P (témoin)	LW (3)	H (3)	Référence (2)	PX (témoin)	LWX (4)	HX (4)
Adductor femoris	(A)	5,90	0,09		(E)	6,27		-0,19
	(B)	5,70	0,05	-0,25	(F)	5,88	0,05	
	(C)	5,81	0,15		(G)	5,55		-0,24
	(D)	5,80	0,08					
Biceps femoris	(B)	5,52	0,09	-0,16	(E)	5,99		-0,20
	(D)	5,74	0,09		(F)	5,69	0,06	
					(G)	5,38		-0,17
Gluteus superficialis	(B)	5,66	0,15	-0,22	(F)	5,73	0,02	
	(C)	5,74	0,01		(G)	5,44		-0,17
Semimembranosus	(C)	5,75	0,05		(E)	6,21		-0,24
	(D)	5,69	0,12					
Longissimus dorsi	(B)	5,43	0,10	-0,03	(F)	5,61	0,06	
	(C)	5,49	0,06		(G)	5,34		-0,07
	(D)	5,75	0,08					

(1) Des verrats P, LW et H ont été utilisés en croisement avec des truies Large White ou Landrace x Large White ; PX, LWX et HX désignent les produits de croisement correspondants.

(2) (A) SELLIER *et al.* (1984) ; (B) MONIN et SELLIER (1985) ; (C) SELLIER *et al.* (1988) ; (D) MONIN *et al.* (non publié) ; (E) SELLIER et JACQUET (1973) ; (F) SELLIER (1977) ; (G) SELLIER (1981).

(3) Performance exprimée en écart au témoin Piétrain contemporain.

(4) Performance exprimée en écart au témoin PX contemporain.

un caractère plus ou moins complètement dominant. Cette conclusion est évidemment à rapprocher du rôle possible joué par le gène dominant RN<sup>-</sup>, postulé par NAVEAU (1986) et qui pourrait être responsable de l' "effet Hampshire", comme nous l'avons déjà mentionné.

pH <sub>1</sub> .....	0,18
pH <sub>2</sub> .....	0,22
réflectance .....	0,27
pouvoir de rétention d'eau .....	0,12
note globale de qualité de la viande .....	0,22
indice de qualité de la viande .....	0,22

#### 2.4. Héritabilités

Les premières estimations d'héritabilité de caractères de qualité de la viande ont été publiées il y a 25 ans (JONSSON, 1963 ; OLLIVIER et MESLE, 1963). Depuis lors, de nombreuses études ont été réalisées dans ce domaine.

Une première mise au point a été faite par STAUN et JENSEN (1974) : les études passées en revue par ces auteurs concernaient pour la plupart la couleur de la viande appréciée subjectivement et les valeurs d'héritabilité trouvées pour ce caractère variaient entre 0,05 et 0,55, avec une moyenne générale de 0,30 environ.

Nous rapportons dans le tableau 5 une liste d'estimations d'héritabilité publiées depuis 1975 pour 6 caractères de qualité technologique de la viande : pH<sub>1</sub>, pH<sub>2</sub>, couleur (mesurée par réflectométrie), pouvoir de rétention d'eau, note subjective globale et indice de qualité de la viande. On note une bonne cohérence d'ensemble des estimations puisque les 3/4 des valeurs du tableau 5 (sans distinction de caractère, de race et de muscle) sont comprises entre 0,10 et 0,35 : la qualité technologique de la viande peut donc être rangée dans la catégorie des caractères modérément héritables.

Le calcul des moyennes des valeurs d'héritabilité du tableau 5 (pondérées en fonction de leur précision) donne pour chaque caractère :

La réflectance de la viande apparaît donc comme le plus héritable des caractères de qualité de la viande. L'héritabilité du pouvoir de rétention d'eau est sensiblement plus faible mais les valeurs publiées sont très variables pour ce caractère, ce qui reflète peut-être des différences de précision entre les méthodes utilisées pour le mesurer (KAUFFMAN *et al.*, 1986). La note subjective de qualité de la viande a une héritabilité comparable à celle de l'indice de qualité de la viande : en France, la corrélation génétique entre ces deux critères globaux est de l'ordre de 0,70 (COLE *et al.*, 1988).

Dans les études où le Large White (ou Yorkshire) et le Landrace sont concernés mais en faisant l'objet d'analyses séparées, on note que l'héritabilité des critères étroitement liés au syndrome PSE (pH<sub>1</sub>, réflectance, note subjective de l'état PSE) est généralement plus élevée chez le Landrace que chez le Large White : c'est le cas dans les études de LUNDSTROM (1975), MCGLOUGHLIN et MCGLOUGHLIN (1975), SCHWORER *et al.* (1980), BLUM (1983), MERKS (1987) et JOHANSSON (1987). Les résultats concernant le pouvoir de rétention d'eau, ainsi que les résultats obtenus par COLE *et al.* (1988), n'obéissent cependant à cette règle. On peut voir dans la plus forte héritabilité des critères indicateurs du syndrome PSE dans les populations Landrace la conséquence du fait que le gène de sensibilité à l'halothane *y* est en ségrégation. Ce gène majeur, s'il est présent à une fréquence moyenne dans une population, peut en effet augmenter de façon notable la variance génétique additive des critères PSE (SMITH et WEBB, 1981).

**TABEAU 5**  
ESTIMATIONS DES HÉRITABILITÉS ( $H^2 \pm$  ERREUR-STANDARD) DES CRITÈRES DE QUALITÉ TECHNOLOGIQUE DE LA VIANDE (1)

Référence [Pays]	Race (2)	pH <sub>1</sub>	pH <sub>u</sub>	Ref	PRE	NQV	IQV
LUNDSTROM (1975) [Suède]	L Y			0,38 ± 0,05 0,26 ± 0,06			
McGLOUGHLIN et McLOUGHLIN (1975) [Irlande]	L LW	0,35 ± 0,10 0,22 ± 0,09					
MALMFORS et NILSSON (1979) [Suède]	L Y			0,41 ± 0,09 0,41 ± 0,13	0,01 ± 0,06 0,31 ± 0,12		
SCHEPER (1979) [RFA] 2 périodes	L	0,41 ± 0,10 0,28 ± 0,11	0,13 ± 0,07 0,34 ± 0,11	0,57 ± 0,12 0,23 ± 0,10	0,26 ± 0,10 0,38 ± 0,13		
TARRANT <i>et al.</i> (1979) [Irlande]	L et LW	0,21 ± 0,14	0,21 ± 0,14 0,25 ± 0,14a 0,10 ± 0,13b				
SCHWORER <i>et al.</i> (1980) [Suisse]	L LW	0,27 ± 0,08 0,14 ± 0,05		0,27 ± 0,08 0,23 ± 0,06	0,16 ± 0,13 0,43 ± 0,14		
OLLIVIER <i>et al.</i> (1981) [France]	L et LW		0,08 ± 0,05b	0,27 ± 0,05c	0,13 ± 0,05d		0,23 ± 0,05
BLUM (1983) [Suisse]	L LW	0,21 ± 0,05 0,11 ± 0,04		0,28 ± 0,05 0,15 ± 0,04			0,31 ± 0,05 0,11 ± 0,04
JUST <i>et al.</i> (1983) [Danemark]	L	0,16 ± 0,05 0,15 ± 0,06a		0,36 ± 0,06			0,42 ± 0,06
OLLIVIER (1983) [France]	LW		0,15 ± 0,06 0,30 ± 0,07d 0,21 ± 0,06c 0,30 ± 0,07b	0,54 ± 0,10d 0,20 ± 0,06c	0,03 ± 0,09d 0,16 ± 0,05c		
SONNICHSEN <i>et al.</i> (1984) [RFA]	P et LB			0,21 ± 0,05			
BUSSE et GROENEVELD (1986) [RFA]	L			0,26 ± 0,02			
JOHANSSON (1987) [Suède]	L  Y		0,27 ± 0,04 0,25 ± 0,05d 0,22 ± 0,05e 0,30 ± 0,04 0,21 ± 0,06d 0,18 ± 0,07e	0,35 ± 0,04  0,26 ± 0,07			
MERKS (1987) [Pays-Bas]	L Y					0,28 ± 0,08 0,20 ± 0,07	
COLE <i>et al.</i> (1988) [France]	L LW LB		0,07 ± 0,08b 0,20 ± 0,06b 0,22 ± 0,07b	0,22 ± 0,08c 0,30 ± 0,06c (--)	0,09 ± 0,08d 0,13 ± 0,05d 0,01 ± 0,06d	0,10 ± 0,08 0,37 ± 0,06 0,11 ± 0,06	0,15 ± 0,08 0,22 ± 0,06 0,11 ± 0,07

(1) pH<sub>1</sub> = pH à 45-60 minutes post-mortem ; pH<sub>u</sub> = pH ultime ; Ref = réflectance ; PRE = pouvoir de rétention d'eau ; NQV = note subjective ; IQV = divers indices de qualité de la viande. Les mesures sont réalisées sur le muscle Longissimus dorsi sauf indication contraire : a = Semimembranosus ; b = Adductor femoris ; c = Gluteus superficialis ; d = Biceps femoris ; e = Quadriceps femoris.

(2) L = Landrace ; LW = Large White ; Y = Yorkshire ; P = Piétrain ; LB = Landrace Belge.

## 2.5. Corrélations génétiques

Dans les études rapportées au tableau 5, les corrélations génétiques ( $r_A$ ) entre les caractères de qualité de la viande et les caractères de croissance et de composition corporelle ont également été estimées. L'existence d'un possible antagonisme génétique entre quantité de viande et qualité de la viande est en particulier un sujet très débattu depuis une quinzaine d'années.

Il n'est guère possible de présenter clairement les résultats disponibles sous forme de tableau du fait du grand nombre

et de la diversité des caractères considérés dans les différentes études.

En ce qui concerne les corrélations génétiques entre le gain moyen quotidien et les caractères de qualité de la viande, les résultats obtenus par BLUM (1983) en Suisse et par COLE *et al.* (1988) en France s'accordent pour montrer qu'un antagonisme génétique entre vitesse de croissance et qualité de la viande (réflectance et note subjective) existe chez le Large White alors que ce même antagonisme n'est pas observé dans les populations Landrace. Dans une étude suédoise, JOHANSSON (1987) trouve une liaison génétique nettement

défavorable entre le gain moyen quotidien et la réflectance de la viande aussi bien chez le Landrace ( $r_A = 0,40$ ) que chez le Yorkshire ( $r_A = 0,50$ ). Dans l'étude d'OLLIVIER (1983), portant sur la population Large White "Poitou", la corrélation génétique entre les deux mêmes caractères est également défavorable, alors qu'elle est proche de zéro chez le Landrace Danois (PEDERSEN, 1979) et chez le Landrace Allemand (BUSSE et GROENEVELD, 1986). Il apparaît en définitive qu'une opposition génétique marquée entre la vitesse de croissance et la qualité de la viande (notamment la couleur) est présente dans les populations Large White ou Yorkshire, alors que la situation est, de ce point de vue, plus variable pour les populations Landrace. Les estimations de corrélations génétiques entre l'indice de consommation et les critères de qualité technologique de la viande sont, dans la très grande majorité des cas, défavorables et en général de l'ordre de 0,20 à 0,30 (en valeur absolue) : voir notamment OLLIVIER *et al.* (1981), GUEBLEZ (1982), BLUM (1983), SONNICHSEN *et al.* (1984), BUSSE et GROENEVELD (1986), JOHANSSON *et al.* (1987) et VESTERGAARD (1987). Parmi les critères de qualité de la viande, c'est la réflectance qui manifeste l'antagonisme génétique le plus prononcé avec l'indice de consommation.

L'ensemble des résultats de la littérature va dans le sens d'un antagonisme génétique entre quantité de viande et qualité de la viande. Les estimées de corrélation génétique entre "quantité" et "qualité" sont le plus souvent comprises entre  $-0,10$  et  $-0,40$  : voir, parmi les références les plus récentes, MALMFORS et NILSSON (1979), SCHWORER *et al.* (1980), LUNDEHEIM *et al.* (1980), OLLIVIER (1983), BLUM (1983), ANDERSEN et VESTERGAARD (1984), SONNICHSEN *et al.* (1984), TIBAU I FONT et OLLIVIER (1984), BUSSE et GROENEVELD (1986), JOHANSSON (1987), MERKS (1987) et COLE *et al.* (1988). Cette dernière étude montre que, parmi les caractères de qualité de la viande, c'est le pH ultime qui est le moins lié génétiquement au taux de muscle de la carcasse ( $r_A$  de l'ordre de  $-0,08$ ). Elle montre aussi que la qualité technologique de la viande s'oppose plus génétiquement au développement musculaire (poids de longe) qu'à l'adiposité (poids de bardière et épaisseur de lard dorsal), notamment chez le Landrace Belge. De façon générale, c'est d'ailleurs dans cette dernière race que l'antagonisme génétique "quantité-qualité" est le plus marqué et c'est chez le Large White qu'il est le moins marqué. Cette situation est, selon toute vraisemblance, à relier au fait que le gène de la sensibilité à l'halothane, présent à forte fréquence chez le Landrace Belge, contribue à l'antagonisme génétique en question à travers son effet favorable sur le développement musculaire (OLLIVIER *et al.*, 1975, 1978 ; OLLIVIER, 1980 ; MONIN *et al.*, 1981 ; HOUIX *et al.*, 1983) et défavorable sur la réflectance, le temps d'imbibition et la note subjective (SELLIER *et al.*, 1984 ; MONIN et SELLIER, 1985).

D'une façon générale, l'analyse de la bibliographie montre que l'antagonisme génétique "quantité-qualité" tend à être plus marqué quand :

– le paramètre de "quantité" est très lié au développement musculaire (poids de longe ou surface de noix de côtelette par exemple),

– et/ou quand le paramètre de "qualité" est un véritable indicateur du syndrome PSE (pH<sub>1</sub>, perte d'exsudation ou couleur de la viande par exemple),

– et/ou quand le gène de la sensibilité à l'halothane est à une fréquence notable dans la population étudiée.

Quand les trois conditions ci-dessus sont réunies, l'opposition génétique entre quantité de viande et qualité de la viande peut devenir très marquée. Ainsi, la corrélation génétique entre la surface de noix de côtelette et la couleur de la viande (valeur Göfö) est de  $-0,64 (\pm 0,08)$  dans l'étude de SONNICHSEN *et al.* (1984) qui concerne le Piétrain et le Landrace Belge Allemand ("Landrace B"). De même, d'après COLE *et al.* (1988), la corrélation génétique entre le poids de longe et la note subjective de qualité de la viande (qui vise surtout à une appréciation de l'état PSE) est de  $-0,82 (\pm 0,27)$  chez le Landrace Belge.

Les corrélations génétiques "réalisées" entre la qualité de la viande et les caractères de croissance et de composition corporelle peuvent être déduites de l'analyse des évolutions génétiques de la qualité de la viande dans des lignées expérimentales ou des populations nationales soumises à une sélection sur la croissance et la composition corporelle. Les réponses indirectes sur la qualité de la viande ont été évaluées dans plusieurs expériences de sélection sur un indice "croissance-adiposité" (CHADWICK *et al.*, 1976 ; VANGEN, 1980 ; SATHER *et al.*, 1981 ; KERSEY DENISE *et al.*, 1983 ; VOGELI *et al.*, 1984 ; OLLIVIER, 1986). Une évolution génétique défavorable de la couleur de la viande a été mise en évidence dans 4 de ces 6 expériences : elle est nettement significative dans l'expérience de longue durée conduite sur le Large White "Poitou" par OLLIVIER (1986) et dans l'expérience conduite sur le Landrace Suisse par VOGELI *et al.* (1984) ; par contre, les réponses indirectes trouvées pour le pH ultime et le pouvoir de rétention d'eau sont faibles et non significatives dans les expériences de SATHER *et al.* (1981), KERSEY DENISE *et al.* (1983) et OLLIVIER (1986). Les évolutions génétiques estimées dans les populations nationales sélectionnées sur les caractères de croissance et de composition corporelle sont assez variables. L'évolution génétique de la couleur de la viande n'est pas significative chez le Landrace Norvégien (STANDAL, 1979), alors que la viande est devenue plus pâle chez le Landrace et le Yorkshire Suédois (LUNDEHEIM et ERIKSSON, 1984). Les estimations relatives au Large White en France sont en général non significatives pour l'indice de qualité de la viande (HOUIX *et al.*, 1978 ; TIXIER et SELLIER, 1986 ; MOLENAT *et al.*, 1986). Cette dernière étude montre, par contre, qu'entre 1977 et 1982, le Landrace Français a évolué dans un sens défavorable pour la couleur de la viande et l'indice de qualité de la viande.

### 3. VARIABILITE GENETIQUE DES QUALITES ORGANOLEPTIQUES

On distingue classiquement trois composantes dans les qualités organoleptiques (ou sensorielles) de la viande : l'aspect (notamment la couleur), la saveur et la texture (qui recouvre elle-même deux notions : la tendreté et la jutosité). La couleur de la viande ayant déjà été évoquée dans ce qui précède, nous nous limiterons ici à l'ensemble saveur-tendreté-jutosité. Nous ne traiterons pas du problème particulier posé par les saveurs anormales de la viande de porc mâle entier (défaut d'odeur sexuelle), cette question ayant fait l'objet d'une mise au point de BONNEAU et DESMOULIN (1982) ; rappelons seulement que la variabilité génétique de la teneur en androsténone du gras est importante et que la sélection peut être efficace pour résoudre le problème de l'odeur sexuelle : voir, par exemple, SELLIER *et al.* (1987). Une attention particulière sera accordée au taux de gras intramusculaire : selon de nombreux auteurs, dont BARTON-GADE et BEJERHOLM (1985) et BOUT et GIRARD (1988), ce paramètre est en effet un déterminant important des qualités organoleptiques de la

viande de porc. Notons cependant que pour certains autres auteurs, il n'y a pas de relation vraiment étroite entre taux de gras intramusculaire et qualités sensorielles de la viande : voir les références citées par FJELKNER-MODIG et TORNBERG (1986).

### 3.1. Effets de gènes individuels

L'effet de la sensibilité à l'halothane sur les qualités organoleptiques de la viande (consommée sous forme de rôtis) a fait l'objet d'une étude de TOURAILLE et MONIN (1982) portant sur les races Piétrain, Landrace Belge et Landrace Français. Cette étude a montré que la viande des porcs sensibles à l'halothane est jugée plus dure par le jury de dégustation que celle des porcs non-sensibles de la même race (différence hautement significative, quelle que soit la race) ; par contre, les deux types de porcs ne diffèrent pas sur le plan de la jutosité et de la flaveur de la viande. Les travaux réalisés au Danemark montrent que les viandes de type PSE (phénomène étroitement lié à la sensibilité à l'halothane) sont jugées inférieures aux viandes normales non seulement sur le plan de la tendreté mais aussi sur le plan de la flaveur et, à un moindre degré, sur le plan de la jutosité (BARTON-GADE et BEJERHOLM, 1985).

Un effet notable du phénotype "halothane" sur le taux de gras intramusculaire a été observé chez le Landrace Allemand par SCHMITTEN *et al.* (1984), ce taux étant plus faible chez les animaux sensibles que chez les animaux non-sensibles (1,2 contre 1,7%). Par contre, les différences trouvées entre les deux catégories d'animaux par MONIN *et al.* (1982, 1986 et données non publiées) et PINKAS *et al.* (1985) ne sont pas significatives, bien que les légères tendances observées aillent souvent dans le sens de l'étude précédente. Il ne semble donc pas que la teneur en gras intramusculaire joue un rôle de premier plan dans les différences de qualités sensorielles de la viande entre porcs sensibles et non-sensibles. La sensibilité à l'halothane n'affecte pas non plus la teneur en collagène du muscle, appréciée par le rapport de l'azote de l'hydroxyproline à l'azote total du muscle, selon MONIN *et al.* (1982, 1986), BALAND et MONIN (1984) et PINKAS *et al.* (1985).

En définitive, on peut conclure que le gène de la sensibilité à l'halothane a une influence défavorable non négligeable sur les qualités sensorielles de la viande de porc, particulièrement sur la tendreté. Cette influence s'explique probablement par la précocité d'installation et l'intensité de la rigor mortis et par la plus forte perte de poids à la cuisson qui caractérisent le syndrome PSE.

### 3.2. Variation entre races

Le nombre d'études consacrées à l'évaluation des races porcines pour les qualités organoleptiques de la viande appréciées par des tests de dégustation est encore limité mais l'information disponible permet déjà de dégager des tendances assez nettes.

En ce qui concerne le Large White (ou Yorkshire) et le Landrace de type conventionnel, l'étude à grande échelle réalisée par MALMFORS et NILSSON (1979) n'a mis en évidence aucune différence entre les deux races pour les notes de tendreté, de jutosité et de flaveur attribuées à des côtelettes par un jury d'experts. Deux études postérieures, conduites l'une en Suède (FJELKNER-MODIG et PERSSON, 1986) l'autre en France (TOURAILLE et MONIN, 1984), indiquent toutefois que le Landrace est un peu supérieur au Large White, au moins pour la tendreté de la viande.

L'étude de DUMONT (1974) concernant les races Landrace Français, Landrace Belge et Piétrain n'a pas mis en évidence d'effet de la race sur les qualités sensorielles des rôtis (respectivement 81, 84 et 85% d'avis favorables ou très favorables pour l'impression générale) mais a montré que les côtelettes des porcs Landrace Belge et Piétrain sont jugées plus sévèrement que celles des porcs Landrace Français (52-55% d'avis favorables ou très favorables contre 73%). L'infériorité du Piétrain et du Landrace Belge vis-à-vis du Landrace Français a été confirmée, notamment pour la tendreté de la viande, par TOURAILLE et MONIN (1982, 1984), qu'il s'agisse de rôtis ou de côtelettes. De façon très probable, cette infériorité est due à la forte proportion de sujets sensibles à l'halothane chez le Piétrain et le Landrace Belge (cf. plus haut).

Dans l'étude de FJELKNER-MODIG et PERSSON (1986), le Hampshire a été comparé au Landrace et au Yorkshire Suédois. Sur le plan de la tendreté et de la jutosité, les côtelettes des porcs Hampshire ont été jugées nettement supérieures à celles des porcs Yorkshire mais à peine supérieures à celles des porcs Landrace. Aucun effet de la race n'a été mis en évidence pour la flaveur de la viande. Les travaux danois vont dans le sens d'une supériorité du Hampshire sur le Landrace pour les qualités organoleptiques de la viande (BARTON-GADE et BEJERHOLM, 1985).

Ces derniers auteurs indiquent que l'avantage du Duroc sur le plan des qualités organoleptiques est sans doute encore plus marqué que celui du Hampshire. Cependant, selon MCGLOUGHLIN *et al.* (1988), les côtelettes d'animaux issus de pères Duroc sont significativement supérieures à celles d'animaux issus de pères Large White ou Landrace pour la seule flaveur de la viande mais pas pour la jutosité, la tendreté et l'acceptabilité globale.

Pour évaluer les races chinoises introduites en France (Meishan et Jiaying), deux essais portant sur des animaux à 50% et 25% de gènes chinois ont été conduits par TOURAILLE *et al.* (1983, 1985). Le 1er essai a montré l'avantage très net des porcs F<sub>1</sub> Chinois x Piétrain sur les porcs Piétrain de race pure pour chacune des trois caractéristiques appréciées sur des rôtis (tendreté, jutosité, flaveur). Le 2ème essai a mis en évidence la supériorité des porcs F<sub>1</sub> Meishan x Large White sur les porcs de race pure Large White, mais l'avantage apporté par la race Meishan ne s'est pas exprimé de façon significative chez les porcs "1/4 Meishan", jugés non différents des porcs Large White.

L'analyse sensorielle de jambons secs provenant de porcs Large White et Corse x Large White (GOUTEFONGEA *et al.*, 1983) n'a pas révélé de différences vraiment marquées entre les deux types génétiques (sauf pour l'intensité de la flaveur, jugée inférieure chez les porcs Large White).

Nous rapportons dans le tableau 6 les résultats de comparaisons entre races pures pour le taux de gras intramusculaire. D'autres références peuvent être trouvées dans l'article de SCHWORER *et al.* (1987). Le Piétrain et le Landrace Belge sont proches du Large White et du Landrace pour ce caractère qui ne semble donc pas être un facteur explicatif de leur infériorité mentionnée précédemment pour les qualités sensorielles de la viande. Par contre, l'avantage du Duroc pour ces mêmes qualités est apparemment dû à un taux de gras intramusculaire nettement plus fort (+2 points en moyenne par rapport au Large White et au Landrace). Le Hampshire se situe en position à peu près intermédiaire mais semble être plus proche du groupe Large White-Landrace que du Duroc. Plusieurs études réalisées aux U.S.A. ont établi que le taux de gras intramusculaire, mesuré par dosage chimique ou apprécié par une note de persillé ("marbling

score"), est plus fort chez le Duroc que chez le Hampshire et le Yorkshire Américain, ces deux dernières races différant peu entre elles (JENSEN *et al.*, 1967 ; HEDRICK *et al.*, 1968 ; WAX *et al.*, 1975 ; YOUNG *et al.*, 1976 ; SCHNEIDER *et al.*, 1982 ; BERESKIN et FROBISH, 1982 ; McLAREN *et al.*,

1987). Mentionnons enfin que le taux de gras intramusculaire est plus élevé chez le Meishan (3,1%) que chez le Large White (2,0%) (J. MOUROT, communication personnelle), ce qui contribue très vraisemblablement à l'avantage apporté par cette race chinoise pour les qualités sensorielles de la viande.

TABLEAU 6  
RÉSULTATS DE COMPARAISONS ENTRE RACES POUR LE TAUX DE GRAS INTRAMUSCULAIRE  
(% du muscle frais)

Référence	Pays	Muscle (1)	Large White Yorkshire	Landrace	Piérain	Landrace Belge	Hampshire	Duroc
MALMFORS et NILSSON (1979)	Suède	LD	1,66	1,52				
SCHMITTEN <i>et al.</i> (1984)	RFA	LD		1,19	1,24	1,05		
PINKAS <i>et al.</i> (1985)	France	LD	1,4		2,8	1,9		
		SM	1,3		2,4	1,9		
		RF	1,1		1,7	0,9		
		TB	2,7		2,3	2,4		
BOUET <i>et al.</i> (1988)	France	LD	1,24	1,19	1,67	1,35		
MONIN <i>et al.</i> (non publié)	France	LD	1,33	1,42	1,31	1,35		
FJELKNER-MODIG et PERSON (1986)	Suède	LD	1,70	1,33			2,00	
		SM	1,60	1,45			1,85	
MONIN <i>et al.</i> (1986)	France	LD	1,04		1,08		1,43	
BARTON-GADE (1981)	Danemark	LD	1,93	1,88			2,85	4,45
		Jambon	1,43	1,42			2,15	2,69
BARTON-GADE et BEJERHOLM (1985)	Danemark	LD	1,8	1,6			2,4	3,9
SCHWORER <i>et al.</i> (1987)	Suisse	LD	1,41	1,20			1,49	3,33

(1) LD = Longissimus dorsi ; SM = Semimembranosus ; RF = Rectus femoris ; TB = Triceps brachii caput laterale ; Jambon = moyenne de 3 muscles du jambon.

### 3.3. Effets d'hétérosis

A notre connaissance, il n'existe pas d'estimations de l'effet d'hétérosis pour les qualités organoleptiques de la viande. On peut toutefois dans ce domaine émettre des hypothèses, qu'il reste à étayer par des résultats expérimentaux. Si l'on admet que l'infériorité du Piérain et du Landrace Belge sur ce plan (notamment pour la tendreté de la viande) est à attribuer surtout à la très forte incidence de la sensibilité à l'halothane dans ces races, on peut s'attendre à ce qu'un effet d'hétérosis favorable se manifeste dans les croisements impliquant le Piérain et le Landrace Belge. Du fait du caractère récessif de la sensibilité à l'halothane, les porcs Piérain x Large White, par exemple, sont non-sensibles et devraient donner une viande dont les qualités organoleptiques ne diffèrent guère de celles des porcs de race pure Large White.

Par contre, dans des croisements impliquant des races dont les qualités organoleptiques diffèrent à cause de différences du taux de gras intramusculaire (par exemple Large White x Duroc), on peut s'attendre à ce que l'effet d'hétérosis soit inexistant et que les croisés soient intermédiaires entre les races parentales. Il a été montré par YOUNG *et al.* (1976), SCHNEIDER *et al.* (1982) et McLAREN *et al.* (1987) que l'effet d'hétérosis moyen dans divers croisements entre races américaines est proche de zéro, voire légèrement négatif, pour la note de persillé. D'après les résultats obtenus par McGLOUGHLIN *et al.* (1987) et BARTON-GADE (1987), les animaux issus de pères Duroc présentent un taux de gras intramusculaire supérieur de 0,4 à 0,9 point à celui des animaux de pères Large White et/ou Landrace : la différence

trouvée chez les croisés est un peu inférieure à ce qu'on pouvait prévoir au vu de la différence entre races pures (2 points), ce qui va aussi dans le sens d'un effet d'hétérosis légèrement négatif.

### 3.4. Héritabilités

Les études consacrées à l'estimation de l'héritabilité des qualités organoleptiques de la viande sont très peu nombreuses. Les estimations publiées jusqu'à présent (à notre connaissance) sont rassemblées dans le tableau 7.

On peut noter que la tendreté de la viande, qu'elle soit évaluée par un jury ou mesurée mécaniquement (force de cisaillement), a une héritabilité moyenne, de l'ordre de 0,30. Par contre, la note de jutosité a, semble-t-il, une héritabilité beaucoup plus faible.

L'un des principaux facteurs explicatifs des qualités sensorielles de la viande, à savoir le taux de gras intramusculaire, a fait l'objet de plusieurs estimations d'héritabilité. Les valeurs les plus précises dont nous disposons actuellement sont rapportées au tableau 8 : elles sont remarquablement concordantes entre elles et sont pour la plupart comprises entre 0,40 et 0,60. Des valeurs de même ordre ont été trouvées dans les études à plus petite échelle de DUNIEC *et al.* (1961), JENSEN *et al.* (1967), ARGANOSA *et al.* (1969) et SCHMITTEN *et al.* (1984). Il apparaît donc que la teneur en gras du muscle est un caractère aussi fortement héritable que la teneur en gras total de la carcasse et qu'elle peut donc être modifiée facilement par sélection au sein d'une race.

**TABLEAU 7**  
ESTIMATIONS DE L'HÉRITABILITÉ ( $h^2 \pm$  ERREUR-STANDARD) DES QUALITÉS ORGANOLEPTIQUES DE LA VIANDE

Référence [Pays]	Race (1)	Note de jutosité (2)	Note de flaveur (2)	Note de tendreté (2)	Force de cisaillement (3)
JENSEN <i>et al.</i> (1967) [USA]	5 races	0,19 $\pm$ 0,14	0,58 $\pm$ 0,17	0,39 $\pm$ 0,16	0,25 $\pm$ 0,15
ARGANOSA <i>et al.</i> (1969) [USA]	plusieurs lignées				0,33 $\pm$ 0,18
MALMFORS et NILSSON (1979) [Suède]	L Y	0,01 $\pm$ 0,06 0,00 $\pm$ 0,06	0,01 $\pm$ 0,06 0,06 $\pm$ 0,08	0,31 $\pm$ 0,08 0,29 $\pm$ 0,11	0,34 $\pm$ 0,09 0,21 $\pm$ 0,10
SCHEPER (1979) [RFA]	L (2 périodes)				0,37 $\pm$ 0,10 0,22 $\pm$ 0,10

(1) L = Landrace ; Y = Yorkshire

(2) Notes attribuées par un jury de dégustation.

(3) Mesurée avec l'appareil de Warner-Bratzler

**TABLEAU 8**  
ESTIMATIONS DE L'HÉRITABILITÉ DU TAUX DE GRAS INTRAMUSCULAIRE

Référence [Pays]	Race (1)	Muscle (2)	$h^2 \pm$ erreur-standard
MALMFORS et NILSSON (1979) [Suède]	L	LD	0,58 $\pm$ 0,10
	Y	LD	0,68 $\pm$ 0,15
SCHEPER (1979) [RFA]	L	LD	0,35 $\pm$ 0,10
JUST <i>et al.</i> (1983) [Danemark]	L	LD	0,55 $\pm$ 0,06
		RF	0,40 $\pm$ 0,06
		ST	0,50 $\pm$ 0,06
SCHWORER <i>et al.</i> (1987) [Suisse]	L	LD	0,55 $\pm$ 0,06
	LW	LD	0,49 $\pm$ 0,04

(1) L = Landrace ; Y = Yorkshire ; LW = Large White

(2) LD = Longissimus dorsi ; RF = Rectus femoris ; ST = Semitendinosus

### 3.5. Corrélations génétiques

Dans l'optique de la sélection, il est important de connaître les relations génétiques entre les qualités sensorielles de la viande et les autres caractères de production.

A notre connaissance, nous ne disposons que d'un très petit nombre d'estimations de corrélations génétiques relatives à la tendreté, la jutosité et la flaveur de la viande. Les valeurs trouvées par JENSEN *et al.* (1967) et MALMFORS et NILSSON (1979) sont peu précises en termes statistiques et peu cohérentes entre elles, de sorte qu'il est impossible d'en dégager des conclusions bien établies.

Par contre, l'information disponible sur les relations génétiques entre taux de gras intramusculaire et caractères de production est plus substantielle, et elle est résumée dans le tableau 9. Une corrélation génétique nettement positive (de l'ordre de 0,30 à 0,50) existe entre le gain moyen quotidien et le taux de gras intramusculaire d'après les résultats de JUST *et al.* (1983) et SCHWORER *et al.* (1987). La liaison génétique avec les critères de composition corporelle est

moins étroite : les estimations de corrélations génétiques entre le taux de gras intramusculaire et l'adiposité globale de la carcasse sont généralement positives, comme on pouvait le pressentir, mais restent peu élevées (0,10 à 0,20). Il est à souligner que la liaison génétique entre le taux de gras intramusculaire et la vitesse de croissance du tissu maigre (JUST *et al.*, 1983 ; SCHWORER *et al.*, 1987) est positive (en moyenne 0,20) : la sélection actuelle qui vise essentiellement à augmenter la vitesse de croissance et la teneur en muscle de la carcasse, et donc la vitesse de croissance du tissu maigre, ne devrait donc pas entraîner une baisse du taux de gras intramusculaire. Les résultats des expériences de sélection de SATHER *et al.* (1981) et KERSEY DENISE *et al.* (1983) confirment ce point de vue. Par contre, l'expérience norvégienne de sélection "haute" et "basse" sur un indice de croissance-adiposité a mis en évidence une divergence significative entre lignées, dans le sens d'un moindre taux de gras intramusculaire dans la lignée à forte vitesse de croissance et faible épaisseur de lard dorsal (BAKKE et STANDAL, 1975) ; VOLD (1975), cité par MALMFORS et NILSSON (1979), note toutefois que les deux lignées ne diffèrent pas pour la note globale de qualité sensorielle de la viande.

**TABEAU 9**  
ESTIMATIONS DES CORRÉLATIONS GÉNÉTIQUES ENTRE LE TAUX DE GRAS INTRAMUSCULAIRE  
ET LES CARACTÈRES DE CROISSANCE ET DE COMPOSITION CORPORELLE (1)

Référence [Pays]	Race (2)	Muscle (3)	GMQ	ELD	SNC	% MN ou % M	% G	VCTM
DUNIEC <i>et al.</i> (1961) [Pologne]	LW	LD					0,11 ± 0,24 (4)	
JENSEN <i>et al.</i> (1967) [USA]	5 races	LD		-0,03 ± 0,18	-0,58 ± 0,18	0,19 ± 0,23		
ARGANOSA <i>et al.</i> (1969) [USA]	plusieurs lignées	LD		-0,18 ± 0,26	0,37 ± 0,23	0,36 ± 0,21		
MALMFORS et NILSSON (1979) [Suède]	L Y	LD LD		0,24 ± 0,13 0,02 ± 0,17	-0,34 ± 0,13 0,06 ± 0,17			
JUST <i>et al.</i> (1983) [Danemark]	L	LD RF ST	0,34 ± 0,08 0,11 ± 0,09 0,25 ± 0,08	0,01 ± 0,09 0,13 ± 0,09 0,10 ± 0,09	-0,11 ± 0,09 -0,15 ± 0,09 -0,13 ± 0,09	-0,11 ± 0,08 -0,22 ± 0,08 -0,26 ± 0,08		0,32 ± 0,08 -0,02 ± 0,09 0,12 ± 0,09
SCHWORER <i>et al.</i> (1987) [Suisse]	L LW	LD LD	0,61 ± 0,16 0,49 ± 0,16	0,04 ± 0,10 0,21 ± 0,07		-0,07 ± 0,10 -0,20 ± 0,07	0,03 ± 0,10 0,18 ± 0,07	0,30 ± 0,13 0,25 ± 0,12

(1) GMQ = gain moyen quotidien ; ELD = épaisseur de lard dorsal ; SNC = surface de noix de côtelette ; % MN = % de morceaux nobles ; % M = % de muscle ; % G = % de gras ; VCTM = vitesse de croissance du tissu maigre.

(2) LW = Large White ; L = Landrace ; Y = Yorkshire

(3) LD = Longissimus dorsi ; RF = Rectus femoris ; ST = Semitendinosus

(4) corrélation génétique ± erreur standard.

#### 4. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Après avoir résumé les enseignements qui nous semblent pouvoir être tirés de cette mise au point, nous présenterons brièvement l'état actuel des méthodes de sélection sur la qualité de la viande et les perspectives dans ce domaine.

##### 4.1. Principales conclusions

Il ressort clairement de ce qui précède que les effets génétiques jouent un rôle de tout premier plan dans la variabilité des qualités technologiques et organoleptiques de la viande de porc. Nos connaissances actuelles sur la génétique de la qualité de la viande peuvent être résumées en 7 points.

a) Le gène de la sensibilité à l'halothane, qui induit à l'état homozygote une augmentation très nette de la vitesse de chute du pH musculaire et est directement responsable du syndrome PSE, explique une bonne part de la variabilité génétique des qualités technologiques de la viande (perte d'exsudation, rendements en transformation) et aussi des qualités sensorielles de la viande (notamment la tendreté).

b) On peut admettre que le gène de la sensibilité à l'halothane est à peu près complètement récessif pour son effet sur la qualité de la viande, bien que certains résultats aillent à l'encontre de cette hypothèse.

c) La variabilité entre races des qualités technologiques de la viande provient en partie des différences de fréquence du gène de la sensibilité à l'halothane, mais d'autres facteurs interviennent, en particulier les facteurs qui influencent l'amplitude de la chute de pH et donc le pH ultime de la viande. Un exemple est fourni par l'"effet Hampshire" qui conduit à l'obtention de viandes "acides" et pourrait être - mais ceci demande confirmation - monogénique dominant (gène RN-).

d) En dehors du gène de la sensibilité à l'halothane, un important facteur explicatif de la variation entre races des qualités sensorielles de la viande est le taux de gras intramusculaire.

e) L'héritabilité des critères de qualité technologique (pH, réflectance,...) est modérée (0,20 à 0,30), alors que l'héritabilité du taux de gras intramusculaire est forte (0,40 à 0,50).

f) Un antagonisme génétique, plus ou moins prononcé selon les populations et les caractères considérés, existe entre les qualités technologiques de la viande et les caractères de croissance et de composition corporelle. Le gène de la sensibilité à l'halothane est le principal facteur responsable de l'antagonisme "quantité-qualité", à travers son effet défavorable sur la qualité de la viande et favorable sur le pourcentage de muscle dans la carcasse.

g) Il semble par contre qu'il n'y ait pas de relation génétique étroite entre le taux de gras intramusculaire et les caractères de composition corporelle.

##### 4.2. Aperçu sur les méthodes de sélection actuelles sur la qualité de la viande

Une enquête effectuée il y a 10 ans en Europe avait montré qu'un très petit nombre de pays incluait la qualité de la viande dans les objectifs de sélection des populations porcines (LINDHE *et al.*, 1980). La situation a évolué depuis lors et une attention plus grande est portée à la qualité de la viande dans les programmes nationaux de sélection. A l'heure actuelle, la qualité de la viande est le plus souvent prise en compte sous la forme d'indices de contrôle combiné, la qualité de la viande étant mesurée, selon des modalités variables, sur un ou plusieurs collatéraux abattus des candidats à la sélection : c'est le cas en RFA (GROENEVELD et WERHAHN, 1986), en Suisse (BLUM *et al.*, 1985), aux Pays-Bas (MERKS, 1987),

au Danemark (CHRISTENSEN *et al.*, 1986 ; VESTERGAARD, 1987), en Suède (JOHANSSON *et al.*, 1987) et en France (GUEBLEZ et OLLIVIER, 1986). Dans ces trois derniers pays, des indices de sélection avec restriction ont été établis avec comme objectif le maintien à son niveau actuel de la qualité de la viande.

En outre, dans plusieurs pays, d'autres actions de sélection sont mises en œuvre en vue d'améliorer la qualité de la viande : elles sont principalement basées sur le test à l'halothane, sur le typage sanguin pour des marqueurs du gène de la sensibilité à l'halothane et, plus rarement, sur le test CPK (activité plasmatique de la créatine phosphokinase).

#### 4.3. Perspectives

L'un des grands problèmes qui a préoccupé les chercheurs depuis 20 ans en matière de sélection sur la qualité de la viande est la mise au point d'un critère de sélection mesurable *in vivo*, et donc sur les candidats à la sélection eux-mêmes (OLLIVIER et POTIER, 1975). De nombreux travaux ont été conduits dans ce domaine : voir les mises au point de BICKHARDT (1981) pour les tests basés sur un prélèvement de sang (notamment le test CPK) et de PFEIFFER *et al.* (1981) et LAHUCKY (1987) pour les tests basés sur un prélèvement de muscle par biopsie. En fait, le seul test *in vivo* qui a vraiment fait l'objet d'une application à très grande échelle reste jusqu'à présent le test à l'halothane (et le typage sanguin qui en est en quelque sorte un complément). Le gène de la sensibilité à l'halothane étant loin d'expliquer la totalité de la variabilité génétique de la qualité de la viande, les recherches se poursuivent actuellement pour mettre au point un critère de sélection *in vivo* qui pourrait être utilisé par exemple dans les nombreuses populations où l'incidence de la sensibilité à l'halothane est pratiquement nulle. Pour donner un seul exemple, mentionnons les études norvégiennes sur l'utilisation de la tomographie informatisée pour la détermination des caractéristiques physico-chimiques du muscle chez l'animal vivant (VANGEN et KOLSTAD, 1986).

Par ailleurs, il y a tout lieu de penser qu'une attention accrue sera accordée aux qualités sensorielles de la viande et en particulier au taux de gras intramusculaire dont la valeur optimum dans le muscle Long dorsal par exemple serait aux alentours de 2 à 2,5%.

#### REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier Irène CABOURDIN qui a assuré avec diligence la dactylographie de cet article.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSEN S., VESTERGAARD T., 1984. *Acta Agric. Scand.*, **34**, 231-243.
- ANDRESEN E., BARTON-GADE P., HYLDGAARD-JENSEN J., JORGENSEN P.F., NIELSEN P.B., MOUSTGAARD J., 1979. *Acta Agric. Scand.*, **29**, 291-294.
- ANDRESEN E., JENSEN P., 1978. *Nord. Vet. Med.*, **30**, 286-288.
- ANONYME, 1987. Performances et Sélection, n° 87-08, 1-8.
- ARCHIBALD A.L., IMLAH P., 1985. *Anim. Blood Grps Biochem. Genet.*, **16**, 253-263.
- ARGANOSA V.G., OMTVEDT I.T., WALTERS L.E., 1969. *J. Anim. Sci.*, **28**, 168-174.
- BAKKE H., STANDAL N., 1975. *Acta Agric. Scand.*, **25**, 221-224.
- BALAND A., MONIN G., 1984. *Journées Rech. Porcine en France*, **16**, 91-94.
- BARTON-GADE P.A., 1981. In : Froystein T., Slinde E., Standal N. (Eds), *Porcine stress and meat quality*, 205-218, Agricultural Food Research Society, As, Norvège.
- BARTON-GADE P.A., 1987. *Livest. Prod. Sci.*, **16**, 187-196.
- BARTON-GADE P.A., BEJERHOLM C., 1985. *Pig Farming*, **33** (12), 56-57.
- BERESKIN B., FROBISH L.T., 1982. *J. Anim. Sci.*, **55**, 554-564.
- BLUM J.K., 1983. Thèse de doctorat n° 7412, ETH, Zürich.
- BLUM J.K., SCHWORER D., REBSAMEN A., 1985. 36ème Réunion annuelle de la F.E.Z., Kallithea, MP5-13.
- BONNEAU M., DESMOULIN B., 1982. *Journées Rech. Porcine en France*, **14**, 11-32.
- BOUT J., GIRARD J.P., 1988. *Journées Rech. Porcine en France*, **20**, 255-278.
- BOUT J., GIRARD J.P., SELLIER P., RUNAVOT J.P., SALORT D., 1988. *Journées Rech. Porcine en France*, **20**, 255-278.
- BRASCAMP E.W., COP W.A.G., BUITING G.A.J., 1979. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol.*, **96**, 160-169.
- BRISKEY E.J., 1964. *Adv. Food Res.*, **13**, 89-94.
- BRUEL L. *et al.*, 1986. *Journées Rech. Porcine en France*, **18**, 277-284.
- BUSSE W., GROENEVELD E., 1986. *Züchtungskunde*, **58**, 175-183.
- CARDEN A.E., HILL W.G., WEBB A.J., 1983. *Génét. Sél. Evol.*, **15**, 65-82.
- CHADWICK J.P., SMITH W.C., LAIRD R., 1976. *Anim. Prod.*, **22**, 164-165 (Abstr.).
- CHRISTENSEN A., SORENSEN D.A., VESTERGAARD T., VAN KEMENADE P., 1986. In : Dickerson G.E., Johnson R.K. (Eds), 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, vol. **10**, 143-148.
- CHRISTIAN L.L., 1972. In : Cassens R., Giesler F., Kolb Q. (Eds), *The Proceedings of the Pork Quality Symposium*, 91-115, University of Wisconsin, Madison.
- CHRISTIAN L.L., ROTHSCHILD M.F., 1981. *Pig Producers Day Reports*, Iowa State Experiment Station, 3pp.
- COLE G., LE HENAFF G., SELLIER P., 1988. *Journées Rech. Porcine en France*, **20**, sous presse.
- COURREAU J.F., 1985. *Rec. Méd. Vét.*, **161**, 385-396.
- COURREAU J.F., 1987. *Rec. Méd. Vét.*, **163**, 623-630.
- DUMONT B.L., 1974. *Journées Rech. Porcine en France*, **6**, 233-238.
- DUNIEC H., KIELANOWSKI J., OSINSKA Z., 1961. *Anim. Prod.*, **3**, 195-198.
- EIFFERT L., KALLWEIT E., GLODEK P., SMIDT D., GROENEVELD E., 1985. *Züchtungskunde*, **57**, 190-196.
- EIKELBOOM G., MINKEMA D., 1974. *Tijdschr. Diergeneesk.*, **99**, 421-426.
- EIKELBOOM G., MINKEMA D., VAN ELDIK P., SYBESMA W., 1980. *Livest. Prod. Sci.*, **7**, 317-324.
- ELIZONDO G., ADDIS P.B., REMPEL W.E., MADERO C., ANTONIK A., 1977. *J. Anim. Sci.*, **45**, 1272-1279.
- ESSEN-GUSTAVSSON B., FJELKNER-MODIG S., 1985. *Meat Sci.*, **13**, 33-47.
- FJELKNER-MODIG S., PERSSON J., 1986. *J. Anim. Sci.*, **63**, 102-113.
- FJELKNER-MODIG S., TORNBERG E., 1986. *J. Food Quality*, **9**, 148-160.
- FRANCESCHI P.F., OLLIVIER L., 1981. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol.*, **98**, 176-186.
- FROYSTEIN T., NOSTVOLD S.O., BRAEND M., STORSETH A., SCHIE K.A., 1981. In : Froystein T., Slinde E., Standal N. (Eds), *Porcine stress and meat quality*, 161-176, Agricultural Food Research Society, As, Norvège.
- GAHNE B., JUNEJA R.K., 1985. *Anim. Blood Grps Biochem. Genet.*, **16**, 265-283.
- GLODEK P., MEYER J.N., BRUNKEN H.G., 1985. *Anim. Blood Grps Biochem. Genet.*, **16**, 319-327.
- GOUTEFONGEA R., JACQUET B., SELLIER P., 1977. *Proc. 23rd Europ. Meet. Meat Res. Workers*, Moscou.
- GOUTEFONGEA R., GIRARD J.P., LABADIE J.L., RENERRE M., TOURAILLE C. 1983. *Journées Rech. Porcine en France*, **15**, 193-200.
- GRASHORN M., MULLER E., 1985. *Anim. Blood Grps Biochem. Genet.*, **16**, 329-335.
- GROENEVELD E., WERHAHN E., 1986. In : Dickerson G.E., Johnson R.K. (Eds), 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, vol. **10**, 110-118.

- GUEBLEZ R., 1982. Mémoire de stage, INRA/SGQA, 13pp. + annexes.
- GUEBLEZ R., BRUEL L., LEGAULT C., 1987. Journées Rech. Porcine en France, **19**, 25-32.
- GUEBLEZ R., OLLIVIER L., 1986. *Techni-Porc*, **9** (5), 25-31.
- HANSET R., LEROY P., MICHAUX C., KINTABA N., 1983. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol.*, **100**, 123-133.
- HEDRICK H.B., LEAVITT R.K., ALEXANDER M.A., 1968. *J. Anim. Sci.*, **27**, 48-52.
- HENNING W.R., MOODY W.G., KEMP J.D., FOX J.D., 1973. *J. Anim. Sci.*, **37**, 879-884.
- HOUIX Y., DANDO P., SELLIER P., 1978. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **10**, 557-568.
- HOUIX Y., SELLIER P., MONIN G., 1983. Journées Rech. Porcine en France, **15**, 245-254.
- HOWARD A.N., SMITH W.C., 1977. *Anim. Prod.*, **25**, 255-268.
- IMLAH P., THOMSON S.R.M., 1979. *Acta Agric. Scand., Suppl.* **21**, 403-410.
- JACQUET B., OLLIVIER L., 1971. Journées Rech. Porcine en France, **3**, 23-33.
- JENSEN P., CRAIG H.B., ROBISON O.W., 1967. *J. Anim. Sci.*, **26**, 1252-1260.
- JENSEN P., ANDRESEN E., 1980. *Livest. Prod. Sci.*, **7**, 325-335.
- JENSEN P., BARTON-GADÉ P.A., 1985. In : Ludvigsen J.B. (Ed.), *Stress susceptibility and meat quality in pigs*, 80-87, E. A.A.P. Publication n° 33.
- JOHANSSON K., 1987. *Acta Agric. Scand.*, **37**, 108-119.
- JOHANSSON K., ANDERSSON K., LUNDEHEIM N., 1987. *Acta Agric. Scand.*, **37**, 93-107.
- JOHNSON R.K., 1981. *J. Anim. Sci.*, **52**, 906-923.
- JONSSON P., 1963. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol.*, **78**, 205-252.
- JORGENSEN P.F., HYLDEGAARD-JENSEN J., 1981. *Pig News and Information*, **2**, 9-15.
- JORGENSEN P.F., HYLDEGAARD-JENSEN J., EIKELBOOM G., MOUSTGAARD J., 1977. In : Proc. 3rd Intern. Conf. on Production Disease in Farm Animals, 200-202, Pudoc, Wageningen.
- JUST A., PEDERSEN O.K., JORGENSEN H., KRUSE V., 1983. Report n° 548, Nat. Inst. Anim. Sci., Denmark, 36 pp.
- KADIMA-NKASHAMA M., BOGNER H., KRAUSSLICH H., SCHMID D.O., SPRENGEL D., MATZKE P., BLENDL H.M., GEHRA H., 1985. *Bayer. Landw. Jb.*, **62**, 601-629.
- KALM E., 1986. In : Dickerson G.E., Johnson R.K. (Eds), 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, vol. **10**, 35-44.
- KASTENSCHMIDT L.L., HOEKSTRA W.G., BRISKEY E.J., 1968. *J. Food Sci.*, **33**, 151-158.
- KAUFFMAN R.G., EIKELBOOM G., VAN DER WAL P.G., ENGEL B., ZAAR M., 1986. *Meat Sci.*, **18**, 307-322.
- KERSEY DENISE R.S., IRVIN K.M., SWIGER L.A., PLIMPTON R.F., 1983. *J. Anim. Sci.*, **56**, 551-559.
- KIRSCH W., FENDER M., RABOLD K., FEWSON D., SCHOEN P., 1963. *Züchtungskunde*, **35**, 254-264.
- LAHUCKY R., 1987. *Pig News and Information*, **8**, 291-294.
- LAMPO Ph., 1981. *Rev. Agric., Brux.*, **34**, 213-220.
- LEAN I.J., CURRAN M.K., DUCKWORTH J.E., HOLMES W., 1972. *Anim. Prod.*, **15**, 1-9.
- LEGAULT C., SELLIER P., CARITEZ J.C., DANDO P., GRUAND J., 1985. *Génét. Sél. Evol.*, **17**, 133-152.
- LINDHE B., AVERDUNK G., BRASCAMP E.W., DUNIECH, GAJIC I.M., LEGAULT C., STEANE D.E., 1980. *Livest. Prod. Sci.*, **7**, 269-282.
- LUNDEHEIM N., ERIKSSON J.A., 1984. *Acta Agric. Scand.*, **34**, 97-106.
- LUNDEHEIM N., JOHANSSON K., ANDERSSON K., 1980. *Acta Agric. Scand.*, **30**, 183-188.
- LUNDSTROM K., 1975. *Swedish J. Agric. Res.*, **5**, 209-221.
- LUNDSTROM K., RUNDGREN M., EDFORS-LILJA I., ESSEN-GUSTAVSSON B., NYBERG L., GAHNE B., 1985. 36ème Réunion annuelle de la F. E.Z., Kallithea, MP5.18.
- MacDOUGALL D.B., DISNEY J.G., 1967. *J. Food Technol.*, **2**, 285-297.
- McGLOUGHLIN P., 1980. *Pig News and Information*, **1**, 5-9.
- McGLOUGHLIN P., McLOUGHLIN J.V., 1975. *Livest. Prod. Sci.*, **2**, 271-280.
- McGLOUGHLIN P., ALLEN P., TARRANT P.V., JOSEPH R.L., LYNCH P.B., HANRAHAN J.P., 1988. *Livest. Prod. Sci.*, sous presse.
- McKAY R.M., REMPEL W.E., McGRATH C.J., ADDIS P.B., BOYLAN W.J., 1982. *J. Anim. Sci.*, **55**, 274-279.
- McLAREN D.G., BUCHANAN D.S., JOHNSON R.K., 1987. *J. Anim. Sci.*, **64**, 83-98.
- MALMFORS B., NILSSON R., 1979. *Acta Agric. Scand., Suppl.* **21**, 81-90.
- MERCER J.T., SOUTHWOOD O.J., 1986. In : Dickerson G.E., Johnson R. K. (Eds), 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Vol. **10**, 168-173.
- MERKS J.W.M., 1987. *Livest. Prod. Sci.*, **16**, 215-228.
- MINKEMA D., EIKELBOOM G., VAN ELDIK P., 1977. In : Proc. 3rd Intern. Conf. on Production Disease in Farm Animals, 203-207, Pudoc, Wageningen.
- MOLENAT M., BOULARD J., LE HENAFF G., 1986. Journées Rech. Porcine en France, **18**, 237-244.
- MONIN G., 1983. Journées Rech. Porcine en France, **15**, 151-176.
- MONIN G., 1988. Journées Rech. Porcine en France, **20**, 201-214.
- MONIN G., SELLIER P., 1985. *Meat Sci.*, **13**, 49-63.
- MONIN G., OLLIVIER L., SELLIER P., 1976. Journées Rech. Porcine en France, **8**, 229-238.
- MONIN G., SELLIER P., OLLIVIER L., GOUTEFONGEA R., GIRARD J.P., 1981. *Meat Sci.*, **5**, 413-423.
- MONIN G., GIRARD J.P., SELLIER P., OLLIVIER L., 1982. *Sci. Anim.*, **2**, 107-112.
- MONIN G., TALMANT A., LABORDE D., ZABARI M., SELLIER P., 1986. *Meat Sci.*, **16**, 307-316.
- MONIN G., MEJENES-QUIJANO A., TALMANT A., SELLIER P., 1987. *Meat Sci.*, **20**, 149-158.
- MORTON N.E., MacLEAN C.J., 1974. *Amer. J. Hum. Genet.*, **26**, 489-503.
- NAVEAU J., 1986. Journées Rech. Porcine en France, **18**, 265-276.
- NAVEAU J., POMMERET P., LECHAUX P., 1985. *Techni-Porc*, **8** (6), 7-13.
- NIELSEN N.J., 1981. In : Froystein T., Slinde E., Standal N. (Eds), *Porcine stress and meat quality*, 287-297, Agricultural Food Research Society, As, Norvège.
- OISHI T., NISHOJI H., HORIUCHI A., HYODO I., 1981. *Jap. J. Zootech. Sci.*, **52**, 586-594.
- OLLIVIER L., 1980. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **12**, 383-394.
- OLLIVIER L., 1983. *Génét. Sél. Evol.*, **15**, 99-118.
- OLLIVIER L., 1986. In : Dickerson G.E., Johnson R.K. (Eds), 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Vol. **12**, 168-180.
- OLLIVIER L., MESLE L., 1963. *Ann. Zootech.*, **12**, 173-179.
- OLLIVIER L., POTIER D., 1975. Journées Rech. Porcine en France, **7**, 293-302.
- OLLIVIER L., SELLIER P., 1985. *La génétique du porc : mise au point*, ITP, Paris, 70pp.
- OLLIVIER L., SELLIER P., MONIN G., 1975. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **7**, 159-166.
- OLLIVIER L., SELLIER P., MONIN G., 1978. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **10**, 191-208.
- OLLIVIER L., DERRIEN A., MOLENAT M., 1981. Journées Rech. Porcine en France, **13**, 293-298.
- PECQUEREAU B., CLAUSTRIAUX J.J., 1982. *Rev. Agric., Brux.*, **35**, 3161-3169.
- PEDERSEN O.K., 1979. *Acta Agric. Scand., Suppl.* **21**, 122-135.
- PINKAS A., MARINOVA P., STOIKOV A., MONIN G., 1985. In : Proc. 31st Europ. Meet. Meat Res. Workers, Albená, 8pp.
- SANTORO P., LO FIEGO D.P., 1987. In : Tarrant P.V., Eikelenboom G., Monin G. (Eds), *Evaluation and control of meat quality in pigs*, 429-436, Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht.
- SATHER A.P., MARTIN A.H., FREDEEN H.T., 1981. In : Froystein T., Slinde E., Standal N. (Eds), *Porcine stress and meat quality*, 274-282, Agricultural Food Research Society, As, Norvège.
- SAYRE R.N., BRISKEY E.J., HOEKSTRA W.G., 1963. *J. Anim. Sci.*, **22**, 1012-1020.
- SCHEPER J., 1979. *Acta Agric. Scand., Suppl.* **21**, 20-31.
- SCHMITTEN F., HUBBERS B., SCHEPERS K.H., FESTERLING A., 1984. *Züchtungskunde*, **56**, 280-292.
- SCHNEIDER A., SCHWÖRER D., BLUM J., 1980. 31ème Réunion annuelle de la F.E.Z., Munich, GP3.9.
- SCHNEIDER J.F., CHRISTIAN L.L., KUHLLERS D.L., 1982. *J. Anim. Sci.*, **54**, 747-756.
- SCHWÖRER D., BLUM J., REBSAMEN A., 1980. *Livest. Prod. Sci.*, **7**, 337-348.

- SCHWORER D., BLUM J.K., VOGELI P., REBSAMEN A., 1985. 36ème Réunion Annuelle de la F.E.Z., Kallithea, MP5-15.
- SCHWORER D., MOREL P., REBSAMEN A., 1987. Der Tierzüchter, **39**, 392-394.
- SELLIER P., 1976. Livest. Prod. Sci., **3**, 203-226.
- SELLIER P., 1977. Journées Rech. Porcine en France, **9**, 85-89.
- SELLIER P., 1981. Journées Rech. Porcine en France, **13**, 299-306.
- SELLIER P., 1987. In : Tarrant P.V., Eikelenboom G., Monin G. (Eds), Evaluation and control of meat quality in pigs, 329-342, Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht.
- SELLIER P., JACQUET B., 1973. Journées Rech. Porcine en France, **5**, 173-180.
- SELLIER P., MONIN G., HOUIX Y., DANDO P., 1984. Journées Rech. Porcine en France, **16**, 65-74.
- SELLIER P., MONIN G., TALMANT A., 1985. In : Proc. 31st Europ. Meet. Meat Res. Workers, Albena, vol. **1**, 7-10.
- SELLIER P., BONNEAU M., GRUAND J., 1987. Journées Rech. Porcine en France, **19**, 33-40.
- SELLIER P., MONIN G., TALMANT A., JACQUET B., RUNAVOT J.P., 1988. Journées Rech. Porcine en France, **20**, sous presse.
- SMITH C., BAMPTON P.R., 1977. Genet. Res., **29**, 287-292.
- SMITH C., WEBB A.J., 1981. Z. Tierzüchtg. Züchstsbiol., **98**, 161-169.
- SMITH W.C., PEARSON G., 1986. New Zealand J. Exper. Agric., **14**, 43-50.
- SOMERS C., MCGLOUGHLIN P., TARRANT P.V., 1985. In : The quality of Irish pig meat, 39-90, Meat Research Series n° 9, The Agricultural Institute, Dublin.
- SONNICHSEN M.L., CLAUS J., KALM E., 1980. 31ème Réunion annuelle de la F.E.Z., Munich, GP3.6.
- SONNICHSEN M.L., CLAUS J., KALM E., 1984. Züchtungskunde, **56**, 238-248 et 249-261.
- SOUTHWOOD O.I., SIMPSON S.P., WEBB A.J., 1986. In : Dickerson G.E., Johnson R.K. (Eds), 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Vol. **11**, 401-406.
- STANDAL N., 1979. Acta Agric. Scand., **29**, 139-144.
- STAUN H., JENSEN P., 1974. In : 1st World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, **1**, 885-892.
- SUTY B., MASSON J.P., DELIGNE F., BUCHET J.M., LEMOING M., 1987. Journées Rech. Porcine en France, **19**, 9-18.
- TARRANT P.V., GALLWEY W.J., MCGLOUGHLIN P., 1979. Irish J. agric. Res., **18**, 167-172.
- TIBAU i FONT J., OLLIVIER L., 1984. Bull. Tech. Départ. Génét. Anim. INRA, n° 37, 69pp.
- TIXIER M., SELLIER P., 1986. Génét. Sél. Evol., **18**, 185-212.
- TOURAILLE C., MONIN G., 1982. Journées Rech. Porcine en France, **14**, 33-36.
- TOURAILLE C., MONIN G., 1984. Journées Rech. Porcine en France, **16**, 75-80.
- TOURAILLE C., MONIN G., LEGAULT C., 1983. Journées Rech. Porcine en France, **15**, 215-218.
- TOURAILLE C., MONIN G., LEGAULT C., 1985. In : Proc. 31st Europ. Meet. Meat Res. Workers, Albena, Vol. **2**, 790-793.
- VANGEN O., 1980. Acta Agric. Scand., **30**, 125-141.
- VANGEN O., KOLSTAD N., 1986. In : Dickerson G.E., Johnson R.K. (Eds), 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, vol. **11**, 367-380.
- VESTERGAARD T., 1987. In : Tarrant P.V., Eikelenboom G., Monin G. (Eds), Evaluation and control of meat quality in pigs, 291-295, Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht.
- VOGELI P., SCHWORER D., 1984. Schweiz. Landw. Monatsh., **62**, 161-172.
- VOGELI P., SCHWORER D., HAGGER C., 1982. Schweiz. Landw. Monatsh., **60**, 369-378.
- VOGELI P., STRANZINGER G., SCHNEEBELI H., HAGGER C., KUNZI N., GERWIG C., 1984. J. Anim. Sci., **59**, 1440-1450.
- WALSTRA P., JANSEN A.A.M., MATEMAN G., 1977. In : Proc. 3rd Intern. Conf. on Production Disease in Farm animals, 193-199, Pudoc, Wageningen.
- WATANABE S., AKITA T., KOISHIKAWA T., NAITO M., HIMENO K., 1979. Jap. J. Zootech. Sci., **50**, 574-581.
- WAX J.E., NORTON H.W., SCHMIDT G.R., 1975. J. Anim. Sci., **40**, 444-450.
- WEBB A.J., 1981. In : Froystein T., Slinde E., Standal N. (Eds), Porcine stress and meat quality, 105-124, Agricultural Food Research Society, As, Norvège.
- WEBB A.J., CARDEN A.E., SMITH C., IMLAH P., 1982. In : 2nd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, vol. **5**, 588-608.
- WEBB A.J., SOUTHWOOD O.I., SIMPSON S.P., CARDEN A.E., 1985. In : Ludvigsen J.B. (Ed.), Stress susceptibility and meat quality in pigs, 9-30, E.A.A.P. Publication n° 33.
- YOUNG L.D., JOHNSON R.K., OMTVEDT I.T., WALTERS L.E., 1976. J. Anim. Sci., **42**, 1124-1132.