



HAL
open science

Stress à l'abattage et qualités des viandes : les liens se confirment

Claudia Terlouw, Cécile Bourguet, Isabelle Cassar-Malek, Véronique Deiss, Bénédicte Lebret, Florence Lefèvre, Brigitte Picard

► **To cite this version:**

Claudia Terlouw, Cécile Bourguet, Isabelle Cassar-Malek, Véronique Deiss, Bénédicte Lebret, et al.. Stress à l'abattage et qualités des viandes : les liens se confirment. 14. Journées Sciences du Muscle et Technologies des Viandes, Nov 2012, Caen, France. pp.135-142. hal-01210350

HAL Id: hal-01210350

<https://hal.science/hal-01210350v1>

Submitted on 3 Jun 2020

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

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

STRESS A L'ABATTAGE ET QUALITES DES VIANDES : LES LIENS SE CONFIRMENT

TERLOUW E.M.C.¹, BOURGUET C.², CASSAR-MALEK I.¹, DEISS V.¹, LEBRET B.³,
LEFEVRE F.⁴, PICARD B.^{1*}

¹ INRA, UMR1213 Herbivores, F-63122 Saint-Genès Champanelle

² Bureau ETRE, Le Colombier, F-63210 Saint Pierre Roche

³ INRA, UMR1348 PEGASE, F-35590 Saint-Gilles

⁴ INRA, UR1037 Laboratoire de Physiologie et Génomique des Poissons, F-35042 Rennes

*Les co-auteurs sont présentés par ordre alphabétique

Abstract: Stress at slaughter and meat quality: confirmation of their relationships.

It has long been known that stress during the slaughter period may result in the production of meat with major quality defects, particularly PSE and DFD meat. Recent studies using behavioural, physiological and/or genomic approaches found that less extreme stress levels during slaughter may also influence technological and/or sensory quality of meat of pigs, cattle, sheep, and fowl and of fish flesh, sometimes explaining over 70% of inter-animal variability. Stress reactivity at slaughter varies between animals and may be predicted from reactions to stressful challenges during the rearing period. The stress reactivity of an animal depends partly on its earlier experiences and genetic background. In addition to slaughter-related animal welfare questions, today's challenge is to increase our understanding of the physiological and molecular mechanisms underlying the effects of stress on meat quality. The different species should be taken into account, as the causes of stress at slaughter and criteria for optimal meat quality are species-specific. In addition, the mechanisms underlying the effect of stress on meat and flesh quality differ at least partly between species.

Introduction

On sait depuis plusieurs décennies que les conditions d'abattage influencent les qualités des viandes. Les recherches se sont d'abord intéressées à la production de viandes à défaut majeur : les viandes à coupe sombre, ou DFD (Dark, Firm and Dry, et les viandes exsudatives, ou PSE (Pale, Soft and Exudative). Les premières sont caractérisées par un pH ultime élevé et une très mauvaise conservation. Elles peuvent être observées chez l'ensemble des espèces bouchères. Les viandes exsudatives sont quant à elles caractérisées par une diminution rapide du pH *post-mortem* (*p.m.*) ; elles ont un pouvoir de rétention d'eau faible et deviennent dures après cuisson. Ce défaut est essentiellement observé chez le porc et la volaille. Ces recherches initiales ont permis de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans le déterminisme des qualités technologiques et sensorielles des viandes. Aujourd'hui, les progrès sur le terrain ont permis de limiter les risques de production de telles viandes. Les études relatives aux effets du stress sur les qualités des produits se sont par la suite élargies, incluant des espèces initialement peu étudiées comme les ovins et les poissons (Terlouw et al., 2008). Elles ont apporté de nouvelles connaissances sur les sources de stress à l'abattage, en particulier le stress émotionnel, et sur le rôle de la génétique et du vécu dans la réactivité au stress. Plus récemment, les recherches ont permis d'approfondir nos connaissances sur les effets du stress avant l'abattage, qui, même lorsqu'il est limité, peut être à l'origine de variations des qualités technologiques et sensorielles des viandes.

Le stress peut se définir comme l'ensemble des réactions comportementales et physiologiques en réponse à une menace réelle ou imaginaire, associées à un état émotionnel négatif. La période d'abattage comprend une série d'interventions potentiellement stressantes, qui débute généralement avec la mise à jeun et le départ pour l'abattoir et s'achève lors de la mise à mort de l'animal. Pendant cette période, certains facteurs de stress sont d'origine physique ou physiologique, comme la privation alimentaire, la fatigue ou la douleur, et d'autres sont d'origine psychologique, comme la présence de l'homme, l'absence de congénères familiers ou la confrontation à des environnements nouveaux (Terlouw et al., 2008). Les principales réponses physiologiques de stress correspondent à l'augmentation de la fréquence cardiaque et à la sécrétion d'hormones dites « de stress » : cortisol et catécholamines. Les réactions comportementales peuvent se traduire par la fuite ou des attaques. Ces réactions physiologiques et comportementales peuvent avoir des effets mesurables sur les qualités des viandes. Les mécanismes sous-jacents impliquent le métabolisme énergétique musculaire et sont assez bien décrits. Les réactions physiques et physiologiques se produisant dans les heures précédant l'abattage diminuent les réserves glucidiques du muscle, ce qui peut se traduire par un pH ultime plus élevé et une couleur de la viande plus sombre. Par contre, ces mêmes réactions ayant lieu juste avant l'abattage résultent en une accélération du métabolisme musculaire qui perdure après la mort et qui peut se traduire par une acidification musculaire *p.m.* plus rapide alors que l'abaissement de la température musculaire est ralenti. La viande sera alors plus claire, avec un moins bon pouvoir de rétention d'eau (Lefèvre et al., 2008a ; Terlouw et al., 2008).

Pour certaines espèces, les évolutions du pH et de la température *p.m.* peuvent expliquer une grande part des variations des qualités sensorielles des produits, comme le pouvoir de rétention d'eau, la couleur, la texture ou la tendreté. C'est le cas chez les porcs, la volaille et les poissons (Le Bihan-Duval et al., 2008 ; Jelenikova et al., 2008 ; Lefèvre et al., 2008a ; Bjernevik et Solbakken, 2010). Chez les bovins, les liens entre les caractéristiques sensorielles et l'évolution du

pH *p.m.* semblent beaucoup plus complexes (Boudjellal et al., 2008). La présente revue expose les derniers travaux des effets de stress sur certaines qualités des viandes par espèce.

Porc

Chez le porc, beaucoup de recherches ont visé à identifier les différents paramètres modifiés en période pré-abattage à l'origine de réactions de stress, comme la privation alimentaire, la durée du transport et le mélange entre animaux. Par exemple, le mélange de porcs non-familiers pendant le transport et l'attente à l'abattoir peut stimuler l'expression de comportements agressifs. L'activité physique et les réactions physiologiques dues aux combats peuvent avoir un impact considérable sur les qualités des viandes, pouvant expliquer plus de 40% de la variabilité du pH ultime (Foury et al., 2011 ; Terlouw et al., 2005). Sur le plan physiologique, une fréquence cardiaque ou des taux de catécholamines élevés au cours de l'abattage peuvent être associés respectivement à une diminution du pH *p.m.* plus rapide et à un pH ultime plus élevé (Terlouw et Rybarczyk, 2008 ; Foury et al., 2005 ; 2011).

Plus récemment, différentes études ont abordé les différences entre les animaux dans leurs réactions aux facteurs de stress. Les premiers travaux ont mis en évidence une cohérence entre les réactions au stress mesurées pendant des tests réalisés au cours de l'élevage et celles recueillies pendant la période d'abattage. Par exemple, des études montrent que les porcs qui ont moins tendance à s'approcher de l'Homme pendant un test de docilité, sont plus réactifs à l'abattage, comme indiqué par un métabolisme musculaire *p.m.* plus rapide (Terlouw et al., 2005 ; Terlouw et Rybarczyk, 2008). De même, les porcs qui exploraient plus longtemps un objet non familier pendant un test de nouveauté, s'engageaient dans plus de combats lorsqu'ils étaient mélangés avec d'autres porcs pendant la période d'abattage. Par conséquent, leurs viandes présentent un pH ultime plus élevé. La réactivité au stress mesurée en élevage pouvait expliquer jusqu'à 70% de la variabilité dans le pH ultime et la couleur des viandes (Terlouw et al., 2005 ; Terlouw et Rybarczyk, 2008).

Ces dernières années, des travaux se sont intéressés aux facteurs d'élevage qui peuvent influencer la réactivité au stress et par conséquent la qualité des viandes (Lebret, 2008). Une étude comparant l'influence de deux modes d'élevage (alternatif sur litière et courette extérieure : 2,3m²/porc versus conventionnel sur caillebotis : 0,65 m²/porc) montre que le milieu enrichi accroît l'activité d'investigation des animaux en élevage, mais ne modifie pas leur réactions comportementales et physiologiques (niveaux plasmatiques d'ACTH, cortisol et créatine-kinase) lors d'un abattage effectué sous des conditions de stress limité (Lebret et al., 2006 ; Meunier-Salaün et al., 2006). Ainsi, l'expérience antérieure des porcs n'influence pas forcément leur réactivité au stress pré-abattage et leur métabolisme musculaire *p.m.* La réactivité des animaux au changement d'environnement en période pré-abattage pouvant dépendre du génotype, une étude similaire a été réalisée chez des porcs croisés Duroc et d'autres de lignée synthétique (P76, Pen Ar Lan). Les interactions entre le génotype et le mode d'élevage sur les réactions physiologiques de stress indiquent que les deux types de croisements présentent une réponse similaire au stress pré-abattage qui ne dépend pas du mode d'élevage (Lebret et al., 2011). Cependant, lorsque les conditions pré-abattage provoquent un stress important, les réponses physiologiques et comportementales des animaux peuvent varier selon leur vécu. Terlouw et al. (2009) ont évalué l'influence du mode d'élevage (conditions extensives vs. conventionnelles) sur le comportement lors d'un mélange avec des porcs non familiers au cours de la période pré-abattage. Le mélange suscite moins de combats chez les porcs élevés en extérieur, conduisant à moins de lésions corporelles, une teneur en glycogène musculaire au moment de l'abattage supérieure et par conséquent un pH ultime de la viande plus bas comparativement aux porcs conventionnels. Des résultats similaires ont été rapportés par Barton-Gade (2008), suggérant que le mélange est plus stressant pour les porcs conventionnels.

Le niveau de combat lors du mélange d'animaux pourrait également être influencé par les hormones sexuelles. La production de mâles entiers est bénéfique en termes de bien-être et de coûts de production (efficacité alimentaire supérieure et adiposité réduite relativement aux castrés). En revanche, les viandes des mâles entiers peuvent présenter des problèmes d'odeurs. En outre, les mâles entiers peuvent être plus agressifs en élevage, y compris vis-à-vis de l'éleveur, et à l'abattage. Actuellement, la castration chirurgicale pratiquée pour limiter ces risques est remise en cause en raison de son atteinte au bien-être animal et des techniques d'immunocastration ont été développées. Un travail récent a évalué l'effet de l'immunocastration et de la non-castration sur la qualité de la viande en fonction du mélange ou non avec des animaux non familiers en comparant 3 types sexuels : entier, immunocastré ou castré. Le mélange a favorisé les comportements agonistiques des animaux mais de manière équivalente entre les 3 types sexuels. Ainsi, que les porcs soient entiers ou immunocastrés, ils n'exprimaient pas plus de comportements agressifs pendant la période d'abattage que les porcs castrés et les qualités de leurs viandes étaient similaires (Lebret et al., 2012).

D'autres aspects peuvent influencer la réactivité au stress, comme le vécu ou le patrimoine génétique. Des porcs qui ont eu des contacts positifs répétés avec l'éleveur s'approchent plus facilement d'autres personnes y compris non familières (Terlouw et Porcher, 2005). En revanche, les porcs ayant eu des contacts négatifs avec un expérimentateur présentent des réserves en glycogène musculaire amoindries si cette personne les conduit pendant la période d'abattage (Terlouw et al., 2005). De même, comparés aux Large White, des porcs Duroc étaient plus actifs et s'approchaient plus facilement de l'Homme. A l'abattage, plus le porc était réactif à l'Homme, plus la diminution du pH *p.m.* était rapide, quelle que soit la race. En revanche, à la différence des Large White, le pH ultime des Duroc n'était pas influencé par les conditions d'abattage (Terlouw et Rybarczyk, 2008). Le rôle important des caractéristiques des muscles est également illustré par les porcs porteurs d'un ou deux allèles de la sensibilité à l'halothane (n) dont les effets sur les réactions au stress et les qualités des viandes sont bien connus. Ils sont liés à une aberration métabolique et non pas à la façon dont les porcs évaluent leur environnement en termes de stress (Cheah et Cheah, 1981 ; Terlouw et al., 2001).

En résumé, chez le porc, les réactions de stress à l'abattage sont en partie prévisibles en fonction de leur réactivité à d'autres situations de stress. Les différences de réactivité aux stress d'abattage entre animaux, qui dépendent de leur vécu et de leur patrimoine génétique, expliquent une part importante des variations de qualité de viande. En parallèle, les caractéristiques des muscles peuvent atténuer ou augmenter ces effets.

Bovins

Chez les bovins, il est bien établi que certaines conditions d'abattage, telles que le mélange d'animaux ou le transport de longue durée, augmentent le risque de production de viandes à pH ultime élevé (Terlouw et al., 2008). En revanche, contrairement au porc, le lien entre les réactions de stress juste avant la mise à mort de l'animal et la vitesse de diminution du pH *p.m.* sont des découvertes récentes. Ainsi, chez des vaches (Bourguet et al., 2010) et chez des taurillons (Terlouw et al., 2012), plus la fréquence cardiaque était élevée durant les minutes qui précèdent l'abattage, plus la diminution du pH musculaire était rapide.

D'autres résultats récents¹ indiquent que le stress avant l'abattage pourrait également influencer la tendreté de la viande. Une expérience sur des vaches Normandes a comparé deux modalités d'abattage : « stress minimisé » (7 minutes de transport en compagnie d'une congénère, abattage immédiat) et « stress ajouté » comprenant à la fois des efforts physiques (20 min transport, 28 minutes de marche forcée) et des stress émotionnels (isolement, environnements nouveaux, contention, présence de personnes bruyantes). Les vaches du premier groupe avaient en moyenne une viande (muscle *Longissimus thoracis* ; LT) plus tendre que celles du deuxième groupe². Avant l'abattage, les vaches avaient été caractérisées en termes de réactivité à l'Homme et de séparation d'avec leurs congénères. Dans le groupe « stress ajouté », les vaches qui s'immobilisaient plus longtemps en présence d'un soigneur passif placé au milieu du parc expérimental et qui passaient plus de temps à flairer la grille derrière laquelle se trouvaient les congénères, présentaient une viande plus dure (Fig. 1). Ces résultats suggèrent que, lorsqu'elles sont abattues en conditions de stress, les vaches plus réactives à l'Homme et à l'éloignement des congénères sont également plus stressées pendant l'abattage et présentent un risque supérieur de détérioration de la tendreté de la viande.

Note de tendreté mesurée

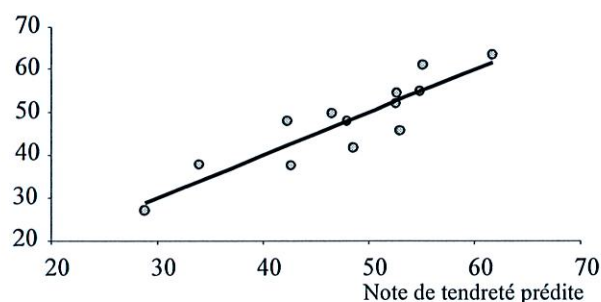


Fig. 1. Corrélation ($r=0,88$; $p=0,0002$) entre la note de tendreté calculée par l'algorithme $\text{Intensité tendreté} = 88,6 - 1,5 * \% \text{ du temps « immobile en présence du soigneur »} - 0,38 * \% \text{ du temps « flairage de la grille »}$ et la note mesurée chez les vaches Normandes abattues dans des conditions de « stress ajouté ». Les différences comportementales expliquent 77,4% de la variabilité de tendreté du muscle *Longissimus thoracis* entre les animaux

ou de 11 à 18h *p.m.*⁵ Ces résultats indiquent que l'association entre efforts physiques et stress émotionnel peut avoir un effet négatif sur la tendreté de la viande et ce d'autant plus que le métabolisme oxydatif est activé. La température plus élevée du muscle *p.m.* peut avoir un effet direct sur les processus impliqués dans la tendreté, ou juste refléter l'accélération du métabolisme oxydatif. Des différences de composition de muscle (types métaboliques) n'expliquent pas les liens entre métabolisme oxydatif et tendreté : il n'y avait pas de corrélations entre les activités enzymatiques et la tendreté⁶. Dans le groupe « stress minimisé », moins de 4% des transcrits étaient corrélés avec la tendreté, suggérant que lorsque le niveau de stress à l'abattage est limité, la tendreté est liée à d'autres facteurs que l'expression des gènes étudiés. Le mécanisme biochimique n'est pas encore connu mais il pourrait être lié à l'activité du système nerveux autonome, reflétée par l'activité cardiaque. Comme indiqué, les vaches de ce groupe avaient en moyenne une meilleure note de tendreté que celles du groupe « stress ajouté ». Si leur fréquence cardiaque était relativement faible pendant la période pré-abattage, leur viande (LT) était d'autant plus tendre (Fig. 2A). Ces résultats sont cohérents avec ceux

Afin de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans les effets du stress sur la tendreté, des mesures d'indicateurs de l'état physiologique à l'abattage des vaches ont été réalisées. L'évolution de la température et du pH musculaires a été mesurée à différents moments *p.m.* et des analyses transcriptomiques ont été réalisées à l'aide de la puce GENOTEND, contenant 13.286 sondes pour 3058 gènes (Cassar-Malek et al., 2011). Dans le groupe « stress ajouté », la température du muscle *p.m.* était négativement corrélée avec la tendreté³ mais les indicateurs de stress ou l'évolution du pH ne l'étaient pas. Dans ce groupe, l'expression de 11 % des gènes étudiés était corrélée avec la tendreté (dont 98% de corrélations positives) : 30,3% des transcrits étaient liés au métabolisme primaire, et 13,5% au métabolisme énergétique. La classe des protéines la plus représentée (19,6%) était les oxydoréductases et 60% des gènes étaient liés aux mitochondries. L'expression de 90% des gènes corrélés avec la tendreté était négativement corrélée avec la température pendant la période de 2 à 3h *p.m.*⁴

¹ Les résultats de cette étude sont très récents et ne sont pas encore publiés

² Analyses sensorielles : notes de 0 à 100 de la plus dure à la plus tendre : $54,3 \pm 3,3$ vs $45,6 \pm 2,7$; $p=0,05$

³ 90-120 min : $r=-0,69$; $p=0,04$; 120-150 min : $r=-0,66$; $p=0,04$

⁴ Acétylcholinestérase, isocitrate déshydrogénase, NADH déshydrogénase et ATP synthase sont des exemples

⁵ pyruvate déshydrogénase, ATP synthase et oxystérol binding protein sont des exemples

⁶ Enzymes étudiées : Cox, LDH, ICDH, PFK : $r<0,38$

obtenus chez des taurillons de différentes races, abattus dans des conditions de stress limité¹. Une viande plus tendre était obtenue chez les taurillons ayant présenté une fréquence cardiaque moins élevée que leurs congénères lors d'un test de stress émotionnel en élevage (Fig. 2B). Le système nerveux autonome influence le fonctionnement de l'ensemble des organes, y compris les muscles, à travers l'action de l'adrénaline, de la noradrénaline et de l'acétylcholine, mais les liens avec la tendreté de la viande restent à élucider. Dans ces études, aucune relation entre la tendreté et l'évolution du pH *p.m.* n'a été observée, alors que d'autres travaux suggèrent que des liens complexes pourraient exister entre ces paramètres chez les bovins (Boudjellal et al., 2008).

En général, les résultats montrent que comme chez le porc, les réactions de stress à l'abattage chez le bovin sont en partie prévisibles en fonction de leur réactivité à d'autres situations de stress, ces réactions pouvant influencer l'évolution *p.m.* du pH. A l'heure actuelle nous manquons de connaissances sur les liens entre l'évolution du pH et la tendreté, potentiellement parce que les mécanismes sous-jacents varient en fonction de l'état physiologique de l'animal. Une meilleure compréhension des effets du stress à l'abattage sur ces mécanismes permettra une meilleure maîtrise de la tendreté de la viande de bœuf.

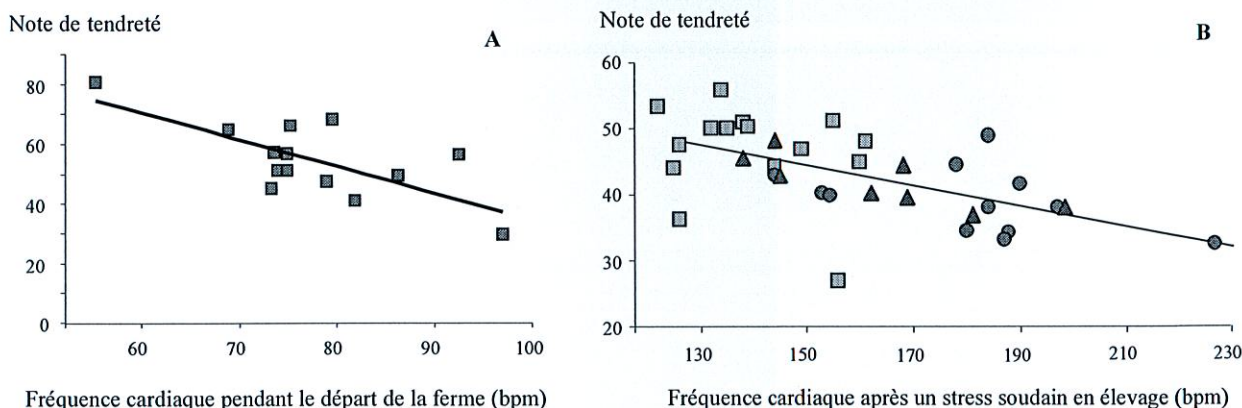


Figure 2. Liens entre la note de tendreté (abattage en conditions de « stress minimisé») et la fréquence cardiaque (2A) pendant les manipulations juste avant le départ de la ferme (vaches Normandes ; $r=-0,71$; $p=0,004$) et (2B) en réaction à un événement soudain pendant un test en élevage (taurillons de race Angus (carrés), Blond d'Aquitaine (cercles) et Limousine (triangles) ; $r=-0,59$; $p=0,01$). Ces différences dans la réactivité cardiaque expliquent 50,4% (vaches) et 35,8% (taurillons) de la variabilité de tendreté entre les animaux.

Ovins

Chez les ovins, la mise à jeun, les manipulations, le chargement et le déchargement du camion, le confinement, les perturbations sociales durant le transport et à l'abattoir sont des sources de stress qui peuvent détériorer les qualités des viandes (Terlouw et al., 2008). Plusieurs études ont évalué l'influence des différents paramètres potentiellement stressants du transport sur les réactions des moutons et les qualités des viandes. Le type de conduite (notamment les accélérations, les virages pris en grande vitesse et les freinages), influence le comportement des ovins. Une mauvaise conduite a un effet restreint sur les pertes d'équilibre mais limite la possibilité pour les ovins de se reposer (Cockram et al., 2004). Les transports d'agneaux sur des routes secondaires ou non goudronnées sont associés à des augmentations plus prononcées du cortisol et de la fréquence cardiaque ainsi qu'à des pH ultimes plus élevés et des viandes plus rouges ou plus sombres (Ruiz-de-la-Torre et al 2001 ; Miranda-de la Lama et al., 2011). La durée du transport est également impliquée. Comparés à des témoins non transportés ou transportés pendant seulement 1h, des agneaux transportés pendant 8 ou 24h produisent des viandes plus dures et plus rouges ou plus sombres (Zhong et al 2011 ; Dalmau et al., 2012). Par ailleurs, les déplacements et les manipulations des ovins peuvent provoquer des ecchymoses sur la carcasse. Les causes principales de ces meurtrissures sont les chevauchements par des moutons situés à l'arrière du lot et qui tentent de s'éloigner des manipulateurs, les glissades et la préhension de la laine par les manipulateurs (Jarvis and Cockram, 1995). Le passage par un marché avant l'abattoir augmente les manipulations et par conséquent le risque de meurtrissures sur la carcasse (Jarvis et Cockram, 1994), mais les moutons arrivés directement de la ferme peuvent également présenter des pourcentages de meurtrissures élevés (Jarvis et Cockram, 1995).

Les ovins passent parfois par des centres de tri où ils peuvent séjourner quelques heures mais parfois plusieurs semaines jusqu'à ce qu'ils aient atteint le poids d'abattage. Au terme de cette étape, les agneaux expriment de nombreux comportements agressifs, ainsi que des mâchonnements et des frottements stéréotypés (Miranda-de la Lama et al., 2011b). La durée du séjour dans le centre de tri n'a pas d'effet notable sur le pH ultime, la flaveur, la jutosité ou la tendreté de la viande (Miranda-de la Lama et al., 2009 ; 2011).

Une période d'attente à l'abattoir peut permettre aux agneaux de se reposer après le transport si les conditions sont adaptées. Ainsi, des agneaux abattus immédiatement après leur arrivée à l'abattoir avaient des niveaux plasmatiques de cortisol, de glucose et de lactate plus élevés que ceux abattus 12h après le transport. Ces augmentations sont probablement liées au stress et à l'effort pendant le transport et l'abattage. En revanche, l'attente de 12h était associée à des niveaux plasmatiques d'acides gras libres et de créatine-kinase plus élevés, pouvant traduire les effets de la

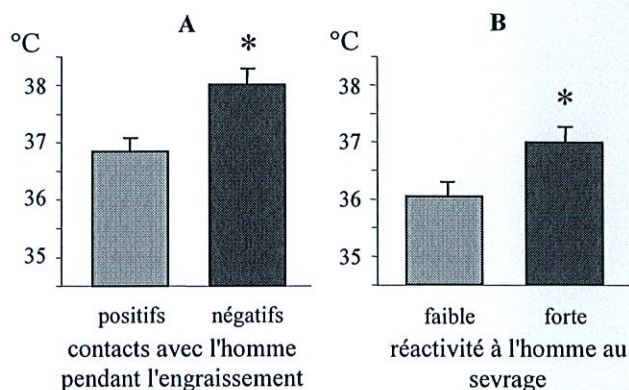


Fig. 3 Température du muscle semimembraneux 15 min *p.m.* en fonction (3A) du type de contacts subis après le sevrage jusqu'à l'abattage et (3B) de la réactivité à l'Homme au sevrage.

privation alimentaire et de la fatigue musculaire (Liste et al., 2011). Les manipulations à l'abattoir peuvent aussi être sources de stress émotionnel. L'utilisation d'un chien, des contacts directs avec le bouvier (touchés, poussés) ou d'utilisation d'un sifflet pour déplacer les animaux étaient corrélées positivement avec le niveau de cortisol plasmatique (Hemsworth et al., 2011). Ces procédures pourraient avoir un impact sur les qualités des viandes car une augmentation du niveau de cortisol sanguin mesuré à la saignée était associée à un pH 3h *p.m.* plus bas (Deiss et al. 2009). De même, des agneaux abattus en présence d'hommes ayant un comportement calme avaient des températures musculaires *p.m.* plus basses que ceux abattus en présence d'hommes brusques (Deiss et al., 2012). Comme chez le porc, la réactivité au stress à l'abattage dépend en partie du vécu des agneaux. Ainsi, des agneaux exposés à

des contacts positifs avec l'Homme en engraissement avaient après abattage des températures musculaires plus basses et une diminution de pH plus lente, suggérant un niveau de stress plus bas avant l'abattage (Deiss et al., 2012 ; Fig. 3A). Comme chez les bovins et les porcs, des études récentes ont montré que les ovins sont cohérents dans leur réactivité émotionnelle (Boissy et al. 2005 ; 2007) et que leurs réponses au stress pendant la période d'engraissement peuvent prédire leurs réactions à l'abattage. Par exemple, des agneaux plus vigilants lors d'une séparation sociale et d'une exposition à un environnement nouveau avaient un niveau de cortisol sanguin à l'abattage plus bas et un pH musculaire 3h *p.m.* plus élevé (Deiss et al. 2009). De même, au sein d'un lot d'agneaux, sans avoir subi un traitement particulier vis-à-vis l'Homme, certains d'entre eux étaient plus réactifs à la présence humaine. Après l'abattage, ces derniers avaient des températures musculaires plus élevées (Deiss et al., 2012 ; Fig. 3B). Ces résultats montrent que les conditions de transport et d'attente à l'abattoir, ainsi que la qualité des manipulations peuvent avoir un impact significatif sur les qualités des carcasses et des viandes des ovins. Comme pour les porcs et les bovins, chez les ovins, la réactivité au stress de l'abattage est en partie prévisible en fonction des réactions à d'autres situations de stress et le vécu peut moduler cette réactivité.

Volaille

Chez la volaille, les principales causes de stress étudiées sont celles liées au transport, à l'attente à l'abattoir et à l'accrochage. Les effets de la privation alimentaire associée à l'ensemble de la période d'abattage ont également été étudiés. Concernant le transport, les facteurs de stress potentiels sont multiples, comme les vibrations, les mouvements du camion, les impacts, les perturbations sociales, le bruit et le stress thermique (Mitchell et Kettlewell, 2009). Parmi ceux-ci, le stress thermique est considéré comme le plus important. Une étude a montré que la mortalité est fonction de la durée et surtout de la température pendant le transport, avec une température optimale entre 10 et 15 °C (Nijdam et al., 2004). L'attente des animaux à l'abattoir dans des conditions de températures élevées provoque une augmentation du niveau de cortisol (Debut et al., 2005). L'humidité de l'air influence également le stress provoqué par des températures basses ou élevées (Mitchell et Kettlewell, 1998).

La privation alimentaire et les conditions de transport peuvent influencer les qualités des viandes. La privation alimentaire peut diminuer les teneurs en glycogène et influencer le pH, mais les résultats varient selon les muscles et les études. Chez le poulet, une privation de 10 ou 12h diminuait les teneurs en glycogène et augmentait le pH ultime du *biceps* sans effet sur le *pectoralis* (Warriss et al., 1988 ; 1993). Par contre, une privation jusqu'à 36h n'avait aucun effet sur le pH ultime, mais accélérât la diminution du pH (Kotula et Wang, 1994). Les effets du transport sur les qualités des viandes dépendent également du muscle. Ainsi, un transport de 6h a augmenté le pH ultime du *biceps* et diminué celui du *pectoralis* (Warriss et al., 1993). Ces oppositions s'expliquent en partie par des différences dans les caractéristiques métaboliques de ces muscles et dans leur utilisation pendant le transport : le *biceps* est moins riche en glycogène et probablement plus sollicité pendant le transport afin de maintenir l'équilibre (Warriss et al., 1993).

D'autres études ont abordé les effets du stress thermique à l'abattoir sur les qualités des viandes. L'exposition de poulets à des températures de plus de 30°C avant l'abattage peut augmenter (Aksit et al., 2006) ou diminuer (Debut et al., 2003 ; Berri et al., 2005 ; Schneider et al., 2012) le pH ultime des muscles pectoraux ou des cuisses. L'exposition à des températures en dessous de 0°C avant l'abattage diminuait les teneurs en glycogène des pectoraux de manière plus prononcée dans les cuisses et augmentait la proportion de viandes à coupe sombre (Dadgar et al., 2011 ; 2012). Lorsqu'on a ajouté aux températures basses une période d'attente à l'abattoir de 2h, la production de viandes à coupe sombre était encore plus fréquente (Dadgar et al., 2012).

L'accrochage est considéré comme source de douleur et de peur (Gentle et Tilston, 2000 ; Kannan et al., 1997). Plus la durée d'accrochage augmentait, plus il était facile d'induire, chez les oiseaux, des réactions d'immobilité tonique, indicateur de peur (Bedanova et al., 2007). La durée de l'accrochage était également positivement corrélée avec les niveaux plasmatiques de corticostérone, de glucose et de lactate (Kannan et al., 1997 ; Debut et al., 2005 ; Bedanova et

al., 2007). L'accrochage provoque des vocalisations et des battements d'ailes qui peuvent induire des blessures et des fractures des ailes (Gregory et Wilkins 1989 ; Debut et al., 2005). Ces réactions peuvent influencer les qualités des viandes chez les poulets et les dindes, notamment des filets. Ainsi, chez des dindes et des poulets de souches label ou standard, la durée des battements d'ailes élevée était associée à une diminution plus rapide du pH (Berri et al., 2005 ; Papinaho et al., 1995). Chez le poulet, la couleur rouge du *pectoralis* augmentait avec la durée d'accrochage (Schneider et al., 2012 ; Berri et al., 2005). Chez les dindes, la luminosité de ce muscle était plus basse lorsque celles-ci se débattaient davantage pendant l'accrochage (Ngoka et Froning, 1982).

Comme chez les mammifères, on a observé chez la volaille une constance dans les réactions de stress à différentes situations. Une partie de la réactivité est liée au patrimoine génétique : la lignée « label rouge » est plus réactive à l'accrochage (Debut et al., 2005) ce qui explique en partie leurs viandes plus rouges comparativement à des lignées standards (Berri et al., 2005). Pour l'heure, il n'y a cependant pas encore d'indicateurs permettant de prédire la réactivité des oiseaux à l'accrochage. Par exemple, la note d'immobilité tonique établie pour chaque animal une semaine avant l'abattage n'était pas corrélée aux réactions à l'accrochage (Debut et al., 2003). L'utilisation de crochets flexibles et d'un tapis roulant sur lequel reposent les volatiles jusqu'à l'arrivée dans le bain d'électronarcose peut réduire les douleurs et le stress associés à cette procédure (Lines et al 2012).

Ces résultats montrent que pour la volaille, pendant le transport et à l'abattage, les sources de stress sont d'origine physique, en particulier le stress thermique, la privation alimentaire et l'accrochage, et émotionnelle. Les réactions physiologiques et comportementales à ces facteurs de stress peuvent avoir un impact important sur les qualités des viandes.

Poissons

Confrontés à des situations supposées stressantes, les poissons ont des réponses similaires aux mammifères, comme des réponses de fuite et des élévations de teneur en cortisol plasmatique. Toutefois, les poissons ne possèdent qu'une petite partie des structures cérébrales classiquement impliquées dans l'expérience des émotions chez les mammifères (Huntingford et al., 2006 ; Sneddon, 2009). Par conséquent, la capacité des poissons à ressentir des émotions est sujette au débat. Ces auteurs indiquent que les structures cérébrales des poissons pourraient leur permettre de ressentir des émotions négatives, mais probablement différemment par rapport au ressenti humain (Ashley, 2006).

Les sources de stress liées à l'abattage varient selon les espèces et les structures d'élevage (Terlouw et al., 2008). Les causes de stress avant l'abattage sont liées au regroupement aux conditions de transport et d'attente (durées, densité des poissons et qualité de l'eau), et à l'extraction des poissons de leur environnement aquatique pour l'étourdissement ou la mise à mort. Il existe différentes méthodes d'étourdissement et de mise à mort : la percussion, l'anesthésie gazeuse par CO₂, l'électrocution, le refroidissement, le "spiking" (perforation du cerveau) et, plus rarement car considérée comme non respectueuse du bien-être animal (Van de Vis et al., 2003), l'asphyxie. Ces méthodes influencent également l'état de stress. Les réactions physiologiques et l'activité musculaire associées au stress influencent les évolutions dans le muscle *p.m.*, comme la diminution du pH et le délai d'installation de la *rigor mortis*. Par exemple, chez des saumons, plus le transport vers l'abattoir était long, plus le pH initial était bas (Gatica et al., 2008). De même, des saumons et des truites soumis à un effort physique avant l'abattage présentaient une diminution du pH et une installation de la *rigor mortis* plus rapides que des témoins (Thomas et al., 1999 ; Erikson et Misimi, 2008). Une accélération des évolutions dans le muscle *p.m.* après un abattage stressant a été observée chez la plupart des espèces étudiées (Marx et al., 1997 ; Morzel et al., 2003 ; Lefèvre et al., 2008a). Les conditions d'abattage peuvent influencer le pH ultime. L'augmentation de la densité des saumons 24h avant l'abattage était associée à une baisse de glycogène et un pH plus élevé 5 et 14 jours après l'abattage (Skjervold et al., 2001).

Les conditions d'abattage peuvent également influencer la couleur. Cet effet peut être visible sur les filets des espèces à chair pigmentée, comme les salmonidés, mais aussi sur la peau des poissons entiers. L'effet sur la couleur des filets est le plus souvent négatif (chair moins lumineuse et moins colorée, Lefèvre et al., 2008a). Parfois, les changements de couleur sont directement liés à la méthode d'abattage qui peut gêner l'efficacité de la saignée (CO₂, électricité) (Kiessling et al., 2004).

Le stress avant l'abattage peut aussi influencer la texture. Des saumons anesthésiés au CO₂ avaient une texture moins ferme que des témoins anesthésiés à l'iso-eugénol (Kiessling et al., 2004). Cet effet pourrait être lié à des altérations des structures musculaires, en particulier de la jonction myotendineuse (Bahuaud et al., 2010), en lien avec une augmentation de certaines activités protéolytiques. Des études protéomiques ont révélé que des protéines de structure⁷ et des enzymes métaboliques étaient affectées (Morzel et al., 2006 ; Veiseth-Kent et al., 2010) et pouvaient expliquer l'altération qualitative de la chair. De même, l'hypoxie avant l'abattage a provoqué une augmentation de la perte en eau chez des morues (Bjornevik et Solbakken, 2010). Des carpes, des anguilles et des truites anesthésiées au CO₂ avaient de moins bonnes notes sensorielles que des témoins abattus par percussion (Marx et al., 1997). Toutefois, les effets sur le pH ou les caractéristiques sensorielles peuvent disparaître 8 ou 14 jours *p.m.* (Skjervold et al., 2001 ; Bjornevik et Solbakken, 2010).

Très peu d'études se sont intéressées aux liens potentiels entre la réactivité au stress des poissons en élevage, leurs réactions au stress à l'abattage et la qualité des produits. La composante génétique dans la réactivité au stress émotionnel a été démontrée grâce à la sélection de lignées divergentes de truites pour leur réponse en cortisol

⁷ myosine, actine, tropomyosine, desmine, cap Z

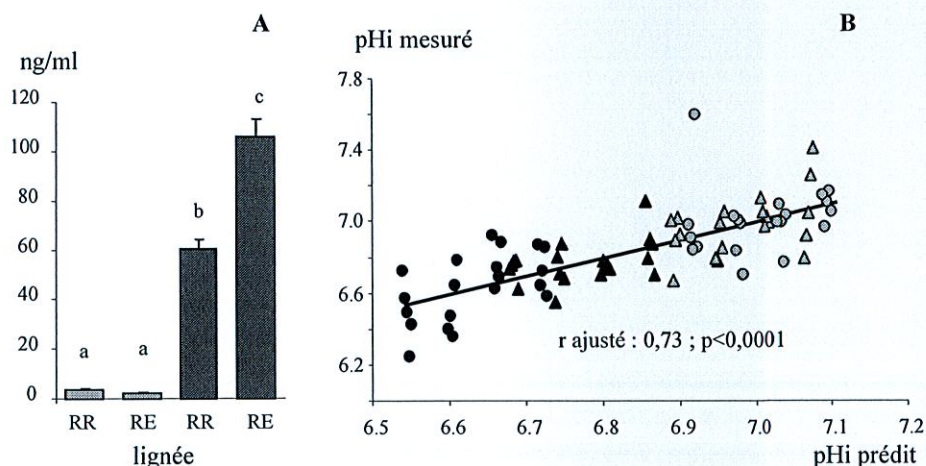


Fig. 4. Taux de cortisol plasmatique à l'abattage (4A) et corrélation entre le pH initial calculé (pHi = 6,8 - 000,3 * ordre abattage + 0,4 * NS - 0,05 * RE * NS + 0,1 * RE * SS) et mesuré (4B). Légende : Abattage sans (gris clair ; NS) ou avec (gris sombre ; SS) un stress supplémentaire. Lignées de réactivité au stress élevée (RE, triangles) ou réduite (RR, cercles). a, b, c : $p < 0,0001$.

plasmatique suite à un stress émotionnel aigu de confinement (Lefèvre et al., 2008b). L'application d'un stress supplémentaire à l'abattage a induit une augmentation du taux de cortisol plasmatique significativement plus prononcée pour la lignée plus réactive (Fig. 4A). Le pH initial était plus bas chez le groupe soumis au stress supplémentaire par rapport au groupe des témoins. Toutefois, l'effet du stress sur le pH était moins prononcé chez la lignée plus réactive (Fig. 4B) (Lefèvre et al., 2008b) peut-être à cause d'un facteur limitant tel qu'une moindre réserve en glycogène musculaire due aux réactions de stress pendant l'élevage ou au cours de l'abattage.

En conclusion, à l'heure actuelle, les études réalisées sur les questions de stress à l'abattage et qualité de la chair concernent surtout les facteurs de stress liés aux contraintes physiques imposées par l'abattage, telles que la qualité de l'eau ou l'activité physique due aux manipulations. Les résultats montrent que le stress au moment de l'abattage peut avoir des effets significatifs sur les qualités technologiques et sensorielles qui semblent principalement dus à des modifications des processus d'évolution dans le muscle *p.m.*

Conclusions

Nos connaissances actuelles ont permis de limiter la production de viandes de types PSE et DFD dans les différentes espèces. Même s'il y a encore des progrès à faire pour limiter les défauts majeurs des qualités des produits, un enjeu important des recherches d'aujourd'hui est de mieux connaître les mécanismes impliqués dans les effets du stress sur les qualités des viandes afin de mieux les maîtriser. Si les causes de stress à l'abattage varient en fonction de l'espèce, toutes celles considérées ici sont sensibles au stress à l'abattage avec un impact significatif sur les qualités des viandes. Les mécanismes impliqués dans les effets du stress montrent des similitudes, notamment relatives aux effets sur le métabolisme énergétique *p.m.* et par ce biais, sur la couleur. Toutefois, la problématique doit être étudiée par espèce. D'une part, comme indiqué ci-dessus, les sources de stress à l'abattage diffèrent selon les espèces. D'autre part, les critères pour une qualité de produit optimale varient selon l'espèce. Enfin, les mécanismes moléculaires impliqués dans le déterminisme des qualités sensorielles diffèrent, au moins en partie, selon les espèces.

Les conditions d'abattage doivent être adaptées au mieux à chaque espèce, voire race ou souche, en tenant compte du mode d'élevage, non seulement pour optimiser les qualités des produits mais aussi pour respecter le bien-être des animaux. Des études visant à mieux comprendre la réactivité au stress des animaux doivent être poursuivies pour atteindre cet objectif.

Ashley, P. J. 2007. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 104, 199-235.

Aksit M., Yalcin S., Ozkan S., Metin K., Ozdemir D. 2006. *Poult. Sci.*, 85, 1867-1874.

Bahuaud D., Morkore T., Ostbye T.K., Veiseth-Kent E., Thomassen M.S., Ofstad R. 2010. *Food Chem.*, 118, 602-615.

Barton-Gade P.A. 2008. *Animal*, 2, 902-911.

Bedanova I., Voslarova E., Chloupek P., Pistekova V., Suchy P., Blahova J., Dobsikova R., Vecerek V. 2007. *Poult. Sci.*, 86, 1065-1069.

Berri C., Debut M., Sante-Lhoutellier V., Arnould C., Boutten B., Sellier N., Baeza E., Jehl N., Jégo Y., Duclos M. J., Le Bihan-Duval E. 2005. *Br. Poult. Sci.*, 46, 572-579.

Bjørnevik M., Solbakken V. 2010. *Aquacult. Res.*, 41, e467-e474.

Boudjellal A., Becila S., Coulis G., Herrera-Mendez C.H., Aubry L., Lepetit J., Harhoura K., Sentandreu M.A., Aït-Amar H., Ouali A. 2008. *Afr. J. Agric. Res.*, 3, 195-204.

Boissy A., Ligout S., Foulquié D., Gautier A., Moréno C., Delval E., François D., Bouix J. 2007. *3R*, 14, 301-304.

Boissy A., Bouix J., Orgeur P., Poindron P., Bibé B., Le Neindre P. 2005. *Genet. Sel. Evol.* 37, 381-401.

Bourguet C., Deiss V., Gobert M., Durand D., Boissy A., Terlouw E. M. C. 2010. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 125, 9-21.

Cassar-Malek I., De La Foye A., Cherfaoui M., Jurie C., Terlouw C., Durand D., Hocquette J.F. 2011. *3R*, 18, 205.

Cheah K.S., Cheah A.M. 1981. *Biochim. Biophys. Acta*, 634, 70-84.

Dadgar E.S., Lee T.L., Leer V., Crowe T.G., Classen H.L., Shand P.J. 2011. *Poult. Sci.*, 90, 444-457.

Dadgar S., Crowe T.G., Classen H.L., Watts J.M., Shand P.J. 2012. *Poult. Sci.*, 91, 1454-1464.

Dalmau A., Di Nardo A., Realini C.E., Temple D., Llonch P., Velarde A., Rodriguez P., Messori S., Dalla Villa P., 2012. *Anim. Welf.*, 21, 159.

- Debut M., Berri C., Arnould C., Guemené D., Santé-Lhoutellier V., Sellier N., Baéza E., Jehl N., Jégo Y., Beaumont C., Le Bihan-Duval E. 2005. *Brit. Poult. Sci.*, 46, 527-535.
- Debut M., Berri C., Baeza E., Sellier N., Arnould C., Guemene D., Jehl N., Boutten B., Jégo Y., Beaumont C., Le Bihan-Duval E. 2003. *Poult. Sci.*, 82, 1829-1838.
- Deiss V., Bourguet C., Fassier T., Lullier M., Terlouw E.M.C., Boissy A. 2012. *Anim. Welf.*, 21, 153.
- Deiss V., Temple D., Ligout S., Racine C., Bouix J., Terlouw C., Boissy A. 2009. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 119, 193-202.
- Erikson, U., Misimi, E. 2008. *J. Food Sci.*, 73, C50-59.
- Foury, A., Devillers, N., Sanchez, M.-P., Griffon, H., Leroy, P., Mormede, P. 2005. *Meat Sci.*, 69, 703-707.
- Foury A., Lebret B., Chevillon P., Vautier A., Terlouw C., Mormède P. 2011. *Animal*, 5, 1620-1625.
- Froning G.W., Babji A.S., Mather F.B. 1978. *Poult. Sci.*, 57, 630-633.
- Gentle M.J., Tilston V.L., 2000. *Anim. Welf.*, 9, 227-236.
- Gatica, M. C., Monti, G., Gallo, C., Knowles, T. G., Warriss, P. D. 2008. *Vet. Rec.*, 163, 111-116.
- Gregory N.G., Wilkins L.J., 1989. *Br. Poult. Sci.*, 30, 555-562.
- Huntingford F.A., Adams C., Braithwaite V.A., Kadri S., Pottinger T.G., Sandøe P., Turnbull J.F. 2006. *J. Fish Biol.* 68, 332-372.
- Jarvis A.M., Cockram, M.S. 1994. *Vet. Rec.* 135, 523-527.
- Jarvis A.M., Cockram, M.S.; 1995. *Vet. Rec.*, 10, 582-585.
- Gregory N.G., Wilkins L.J., 1989. *Brit. Poult. Sci.*, 30, 555-562.
- Hemsworth P.H., Rice M., Karlen M.G., Calleja L., Barnett J.L., Nash J., Coleman, G.J. 2011. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 135, 24-33.
- Jeleníková J., Pipek P., Miyahara M. 2008. *Europ. Food Res. Techn.*, 227; 989-994.
- Kannan G., Heath J.L., Wabeck C.J., Mench, J.A., 1997. *Brit. Poult. Sci.*, 38, 323-332.
- Kiessling A., Espe M., Ruohonen K., Morkore T., 2004. *Aquaculture* 236, 645-657.
- Kotula, K.L., Wang Y. 1994. *J. Appl. Poultry Res.*, 3, 103-110
- Lambooij E., Gerritzen M.A., Engel B., Hillebrand S.J.W., Lankhaar J., Pieterse C., 1999. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 62, 255-265.
- Le Bihan-Duval E., Debut M., Berri C.M., Sellier N., Sante-Lhoutellier V., Jégo Y., Beaumont C. 2008. *BMC Genet.* 9, 53-59.
- Lebret B., Meunier-Salaün M.C., Foury A., Mormède P., Dransfield E., Dourmad J.Y., 2006. *J. Anim. Sci.*, 84, 2436-2447.
- Lebret B. 2008. *Animal*, 2, 1548-1558.
- Lebret B., Prunier A., Bonhomme N., Foury A., Mormède P., Dourmad J.Y. 2011. *Meat Sci.*, 88, 14-22.
- Lebret, B., Delgado-Andrade, C., Claude, S., Prunier, A. 2012. *Journées Rech. Porcine*, 44, 49-50.
- Lefèvre F., Bugeon J., Auferin B., Aubin J. 2008a. *Aquaculture*, 284, 81-89.
- Lefèvre F., Cos I., Pottinger T.G., Bugeon J. 2008b. *Viandes Prod. Carnés, Hors-série: 177-178.*
- Lines J.A., Berry P., Cook P., Schofield C.P., Knowles T.G., 2012. *Anim. Welf.*, 21, 69-74.
- Liste G., Miranda-de la Lama G.C., Campo M.M., Villarroel M., Muela E., María G.A. 2011. *Anim. Prod. Sci.* 51, 952-958
- Marx H., Brunner B., Weinzierl W., Hoffmann R., Stolle A. 1997. *Zeitschr. Lebensmittelunt. Forsch. A204*, 282-286.
- Meunier-Salaün M.C., Dourmad J.Y., Lebret B. 2006. *Journées Rech. Porcine*, 38, 417-422.
- Miranda-de la Lama G.C., Monge, P., Villarroel M., Olleta J.L., García-Belenguier S., María G.A. 2011a. *Trop. Anim. Health Prod.*, 43, 915-922.
- Miranda-De La Lama, G. C., Villarroel, M., Marã-a, G. A. 2011b. *Small Rumin. Res.*, 103, 158-163.
- Miranda-de la Lama G.C., Villarroel M., Olleta J.L., Alierta S., Sanudo C., Maria G.A. 2009. *Meat Sci.*, 83, 604-609.
- Mitchell M., Kettlewell P. 1998. *Poult. Sci.*, 77, 1803-1814;
- Mitchell M.A., Kettlewell P.J. 2009. *Poultry Welfare Symposium, Cervia, Italy.* 90-100
- Morzell M., Sohler D., De Vis H. 2003. *J. Sci. Food Agric.*, 83, 19-28.
- Morzell M., Chambon C., Lefevre F., Paboeuf G., Laville E. 2006. *J. Agric. Food Chem.*, 54, 2997-3001.
- Ngoka D.A., Froning G.W. 1982. *Poult. Sci.*, 61, 2291-2293.
- Nijdam E., Arens P., Lambooij E., Decuypere E., Stegeman J. 2004. *Poult. Sci.* 83;1610-1615.
- Olsen S.H., Sørensen N.K., Larsen R., Elvevoll E.O., Nilsen H. 2008. *Aquaculture* 284, 90-97
- Poli B., Parisi G., Scappini F., Zampacavallo G. 2005. *Aquacult Int.*, 13, 29-49.
- Papinaho P.A., Fletcher D.L., Buhr R.J. 1995. *Poult. Sci.*, 74, 1533-1539.
- Ruiz-de-la-Torre J.L., Velarde A., Diestre A., Gispert M., Hall S.J.G., Broom D.M., Manteca X. 2001. *Vet. Rec.*, 148, 227-229.
- Schneider B.L., Renema R.A., Betti M., Carney V.L., Zuidhof, M.J. 2012. *Poult. Sci.*, 91, 468-477.
- Skjervold P.O., Fjæra S.O., Østby P.B., Einen O. 2001. *Aquaculture*, 192, 265-280.
- Sneddon, L. 2009. *ILAR J.*, 50, 343-360.
- Thomas P.M., N.W. Pankhurst, H.A Bremner. 1999. *J. Fish Biol.* 54, 1177-1196.
- Veiseth-Kent E., Grove H., Faergestad E.M., Fjæra S.O. 2010. *Aquaculture*, 309, 272-279.
- Van de Vis H., Kestin S., Robb D., Oehlenschläger J., Lambooij B., Munkner W., Kuhlmann H., Kloosterboer K., Tejada M., Huidobro A., Ottera H., Roth B., Sorensen N.K., Akse L., Byrne H., Nesvadba P. 2003. *Aquacult. Res.*, 34, 211-220.
- Vecerek V., Grbalova S., Voslarova E., Janackova B., Malena M. 2006. *Poult. Sci.*, 85, 1881-1884.
- Voslarova E., Janackova B., Vitula F., Kozak A. Vecerek V. 2007. *Veterinarni Medicina*, 52, 262-266
- Warriss P.D., Kestin S.C., Brown S.N., Knowles T.G., Wilkins L.J., Edwards J.E., Austin S.D., Nicol C.J. 1993. *Br. Vet. J.*, 149, 391-398.
- Warriss P.D., Kestin, S.C., Brown S.N., Bevis E.A. 1988. *Br. Poult. Sci.* 29:149-154.
- Terlouw C., Ludriks A., Schouten W., Vaessen S., Fernandez X., Andanson S., M.C., P. 2001. *Viandes Prod. Carnés*, 22, 1-10.
- Terlouw C., Berne A., Astruc T. 2009. *Livestock Science*, 122, 199-213.
- Terlouw E.M.C., Arnould C., Auferin B., Berri C., Le Bihan-Duval E., Deiss V., Lefèvre F., Lensink B.J., Mounier L., 2008. *Animal*, 2, 1501-1517.
- Terlouw E.M.C., Porcher J. 2005. *J. Anim. Sci.*, 83, 1653-1663.
- Terlouw E.M.C., Porcher J., Fernandez X. 2005. *J. Anim. Sci.*, 83, 1664-1672.
- Terlouw C. 2005. *Livest. Prod. Sci.*, 94,125-135.
- Terlouw E.M.C., Rybarczyk P. 2008. *Meat Sci.*, 79, 795-805.
- Terlouw E.M.C., Bourguet C., Deiss V. 2012. *Anim. Welf.*, 21, 43-49.
- Zhong R.Z., Liu H.W., Zhou D.W., Sun H.X., Zhao C.S. 2011. *J. Anim. Sci.*, 89, 3742-3751.