

Caractéristiques physiologiques de taureaux de la race Brave à l'issue de la corrida

B. PICARD*, V. SANTÉ-LHOUTELLIER, C. AMESLANT¹, D. MICOL, A. BOISSY, J.F. HOCQUETTE, H. COMPAN² et D. DURAND

INRA, Theix, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France

¹ Ecole Vétérinaire de Toulouse, 23 Chemin des Capelles, 31076 Toulouse, Cedex 03

² SONAP, 64410 Arzacq

* Auteur chargé de la correspondance : Tel : 04 73 62 40 56, Fax : 04 73 62 46 39, Email : picard@clermont.inra.fr

RÉSUMÉ

Les taureaux de la race Brave utilisés pour la corrida ont fait l'objet de très peu d'études scientifiques, en tout cas en France. Certains de ces taureaux présentent des problèmes de faiblesse musculaire pouvant provoquer des chutes spectaculaires des animaux durant les corridas. Aussi, l'objectif de cette étude était de caractériser les propriétés des muscles de ce type d'animal et de préciser les modifications physiologiques induites par l'effort physique. Il apparaît que le muscle de l'épaule, *Triceps brachii*, de ces animaux a des propriétés contractiles et métaboliques particulières. Il ne renferme pas de fibres rapides glycolytiques IIX, et présente un métabolisme très oxydatif et peu glycolytique. Les réserves énergétiques en glycogène et lipides ne sont pas épuisées à l'issue de la corrida. Ainsi, les taureaux utilisent peu, ou mal, leurs réserves énergétiques, soit en conséquence d'un équipement musculaire non adapté, soit à la suite de perturbations métaboliques induites par exemple par le stress. Par ailleurs, il apparaît que le foie de ces animaux est en bon état mais est très sollicité pendant l'effort au cours duquel il joue un rôle important de détoxification.

Mots-clés : taureaux de combat - muscle - foie - exercice physique - métabolisme - hormones du stress.

SUMMARY

Physiological characteristics of a group of fighting bulls (Brava breed).
By B. PICARD, V. SANTÉ-LHOUTELLIER, C. AMESLANT, D. MICOL, A. BOISSY, J.F. HOCQUETTE, H. COMPAN and D. DURAND.

Very few studies concerning fighting bulls have been conducted in France. Some of these bulls have problems of muscular weakness inducing sometimes spectacular falls of the animals during the corrida. The aim of this study was to characterize the muscle properties of this type of bull and to understand the physiological modifications involved in physical effort. The *Triceps brachii* muscle of analysed fighting bulls had specific contractile and metabolic properties. It did not contain fast glycolytic IIX fibres and had a low glycolytic and a high oxidative metabolism. The reserves of glycogen and lipids were not completely depleted after the corrida, which could be a consequence of non adapted muscular properties or of metabolic perturbations induced by the stress of the animals. Moreover, the liver was in a good state but it was very much in demand during the effort since it plays a very important role of detoxification.

Keywords : fighting bulls - muscle - liver - physical exercise - stress hormones.

Introduction

Les taureaux de la race Brave possèdent des particularités comportementales et physiologiques qui ont conditionné leur utilisation pour la corrida depuis le XII^{ème} siècle. Ce sont des animaux très rustiques et très bien adaptés à la vie sauvage. Une de leurs particularités est une tendance à l'agressivité inter-spécifique qui se traduit par la capacité à charger, à résister à la pique, à persister ... C'est ce caractère de "bravoure" qui est mis à profit dans le spectacle taurin.

Néanmoins, certains de ces taureaux présentent de plus en plus souvent un manque de force au cours de la corrida. Cette faiblesse musculaire se traduit par des chutes ou des claudications intermittentes des animaux qui peuvent en arriver à rester prostrés dans l'arène sans pouvoir se relever. La chute du taureau de combat est un événement grave provoquant par sa répétition une frustration totale pour l'éleveur, le torero et le public. Ce phénomène n'est pas récent et il a fait l'objet de nombreux travaux en particulier en Espagne. Tour à tour plusieurs causes ont été évoquées : la nouvelle sélection morphologique des taureaux, la sous-alimentation et les carences nutritionnelles notamment chez les jeunes, les maladies et parasitoses internes, la réduction des surfaces d'élevage et par conséquent la réduction de l'exercice phy-

sique des taureaux, l'excès pondéral, le choc adrénérrique, la fourbure aiguë ou chronique ... [8]. Une fatigue musculaire due à un exercice intense pendant la corrida a également été incriminée [1].

En effet, le travail musculaire exercé par le taureau au cours de la corrida est intense et varie selon les différentes phases [19]. L'ensemble des exercices à ces différentes phases peut induire un épuisement du stock de glycogène musculaire. La teneur en glycogène musculaire est normalement restaurée à partir du glucose sanguin. Or, la concentration en glucose dans le sang est plus faible chez les ruminants comparativement aux monogastriques, de ce fait les réserves en glucose sont plus faibles chez les ruminants. Le glucose circulant a pour principale origine la dégradation du glycogène stocké dans le foie et la néoglucogénèse hépatique essentiellement à partir de l'acide propionique qui provient de la dégradation des aliments par les fermentations ruminales.

La fourniture en énergie des fibres musculaires est donc fortement dépendante des stocks de glycogène musculaire. Ceux-ci sont liés à de nombreux facteurs dont le niveau alimentaire des jours précédents la corrida et aussi un foie en bon état (facteurs favorisant la synthèse du glucose par le foie).

Si les sportifs de haut niveau subissent un entraînement pour développer le type de fibres musculaires nécessaires à l'exercice physique demandé, et reçoivent une alimentation adaptée à l'effort physique à réaliser durant les jours précédents une compétition, ce n'est pas le cas des taureaux de combat. Au contraire, leur niveau d'ingestion alimentaire est généralement diminué pendant les jours précédents la corrida, en conséquence de changements de situations induits par le transport et l'attente au corral. Cette baisse aiguë du niveau d'ingestion peut provoquer très rapidement une diminution des réserves de glycogène musculaire et hépatique et entraîner une forte mobilisation des lipides de réserve préjudiciable au bon fonctionnement du foie. Par ailleurs, il a été montré chez le bovin qu'une sous-alimentation chronique des animaux pendant plusieurs semaines modifie les propriétés métaboliques des muscles avant leurs propriétés contractiles en diminuant des activités enzymatiques caractéristiques du métabolisme glycolytique [7].

D'autre part, une exacerbation du caractère réactionnel des animaux pourrait également expliquer, au moins en partie, les chutes précoces des animaux lors de la corrida. SANCHÉZ et al. [32] ont mesuré les réactions physiologiques de vaches exposées à différentes situations contraignantes (contention, transport, isolement en environnement nouveau). Ils ont comparé des vaches de la race de combat avec des vaches non sélectionnées pour le combat. Les vaches de la race de combat montrent entre autres une plus grande réactivité surrénalienne que les vaches non sélectionnées, alors que le niveau basal de tous les paramètres sanguins mesurés n'était pas différent. Cette réactivité exacerbée pourrait être une conséquence du travail de sélection réalisée depuis plusieurs siècles qui tend à abaisser le seuil de réactivité général des animaux. Malgré l'intérêt de ce modèle, peu d'études comportementales ont été réalisées sur la race Brave.

Aussi, l'objectif de cette étude était d'une part de caractériser les propriétés contractiles et métaboliques des muscles des taureaux de la race Brave et d'autre part d'analyser l'état physiologique des taureaux après la corrida en se focalisant plus particulièrement sur les organes les plus sollicités lors de l'effort physique (le muscle et le foie) et sur les hormones et métabolites sanguins résultants de stress éventuels (système neurovégétatif et axe corticotrope [5]).

Matériel et méthodes

ANIMAUX

Cette étude a été réalisée sur deux lots de 6 taureaux. Le premier lot était constitué de 6 " novillos " français, Blohorn, âgés en moyenne de 3 ans. Le second comportait 6 taureaux espagnols, Miura, âgés de 5 ans en moyenne.

PRÉLÈVEMENTS

Les prélèvements sur les 6 premiers taureaux ont été effectués 24 heures après la mort alors que ceux du second lot ont été réalisés 1 à 2 heures après la mort de l'animal. Des prélè-

vements du muscle *Triceps brachii caput longum* (TB, muscle de l'épaule) ont été congelés directement dans l'azote liquide pour les mesures biochimiques, et progressivement dans l'isopentane puis l'azote liquide pour les mesures histochimiques. L'ensemble des échantillons a été stocké à -80°C jusqu'à la réalisation des mesures. Des échantillons de foie ont été prélevés et stockés à -80°C pour les dosages enzymatiques et à -20°C pour les dosages de lipides et du potentiel glycolytique. Un prélèvement de sang à la jugulaire a été effectué dans les 5 minutes suivant la mort de l'animal uniquement sur les animaux du second lot. Ce prélèvement a été réparti en 3 tubes contenant respectivement de l'EDTA, de l'héparine ou du citrate selon les dosages à réaliser. L'ensemble a été stocké à -20°C. Enfin, un échantillon d'urine a également été prélevé, pour le lot 2, à l'issue de la corrida directement dans la vessie à l'aide d'une seringue et conservé à -20°C jusqu'au dosage.

MESURES

Sur le muscle

Le pH musculaire a été mesuré à partir de 1g de tissu frais broyé au polytron dans une solution de iodo-acétate le plus rapidement possible après la mort de l'animal pour le lot 2 et à 24 heures post mortem pour le lot 1 [4]. Le potentiel glycolytique (PG) du muscle a été déterminé à partir de 1 g de muscle selon le protocole de MONIN et SELLIER [22]. Il revient à estimer le pouvoir d'acidification du muscle *post mortem* en dosant les réserves énergétiques du muscle c'est à dire le glycogène, le glucose et le glucose-6-phosphate et leur produit de dégradation : l'acide lactique.

La formule est la suivante :

$$PG = 2 \times ([\text{glycogène}] + [\text{glucose}] + [\text{glucose-6-P}]) + [\text{acide lactique}]$$

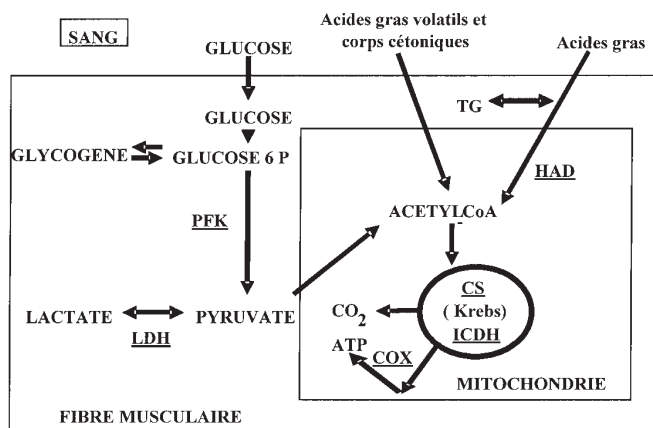
exprimé en $\mu\text{mol/g}$ muscle équivalent lactate.

La surface moyenne des fibres musculaires du muscle TB a été déterminée par histochimie sur coupes de 10 μm d'épaisseur colorées par le colorant azorubine qui colore toutes les fibres indépendamment de leurs propriétés contractiles et métaboliques. A partir de cette coupe, une analyse d'images réalisée sur 200 fibres en moyenne, à l'aide du logiciel Visilog a permis de calculer la surface moyenne des fibres [28].

Les isoformes de la chaîne lourde de myosine (MyHC) indicatrices des propriétés contractiles, ont également été séparées en fonction de leur poids moléculaire par électrophorèse selon le protocole décrit dans PICARD et al. [29] et quantifiées par densitométrie.

Les propriétés métaboliques du muscle TB ont été analysées sur broyats musculaires par la détermination d'activités enzymatiques du métabolisme glycolytique ou oxydatif (Figure 1) (revue de HOCQUETTE et al. [17]). Les enzymes représentatives du métabolisme glycolytique qui ont été étudiées sont la phosphofructokinase (PFK) qui permet l'utilisation du glucose à des fins énergétiques et la lactate déshydrogénase (LDH) impliquée dans la formation de lactate à partir du glucose. Les enzymes du métabolisme oxydatif étudiées sont la citrate synthase (CS) et l'isocitrate déshydrogé-

nase (ICDH) qui permettent le catabolisme complet du glucose et des acides gras pour produire de l'énergie, ainsi que la cytochrome-c oxydase (COX), enzyme de la chaîne respiratoire, dernière étape avant la synthèse d'énergie libre (ATP) à partir du catabolisme des substrats énergétiques. Les méthodes de dosages utilisées sont basées sur des techniques spectrophotométriques qui ont été décrites par HOCQUETTE et al. [16] et GONDRET et al. [13].



- glycolytique (anaérobie) :
- PFK : phosphofructokinase et LDH : lactate déshydrogénase
- Oxydatif (aérobie) :
- HAD : hydroxyacyl-CoA déshydrogénase, CS : citrate synthase,
- ICDH : isocitrate déshydrogénase, COX : cytochrome-c oxydase

FIGURE 1. — Les différentes voies du métabolisme énergétique musculaire (revue de Hocquette et al. [17]).

Sur le foie

Le foie ayant une activité métabolique élevée par gramme de tissu (revue [15]), les activités de la PFK, de la CS et de la COX ont été mesurées également sur le foie comme décrit par PIOT et al. [31]. Le niveau d'infiltration lipidique du foie a été déterminé par la mesure gravimétrique des lipides totaux après extraction selon la méthode de FOLCH et al. [12].

Sur le plasma

Le métabolisme énergétique a été apprécié à travers deux indicateurs que sont la glycémie et la lactatémie. Ces deux paramètres ont été mesurés par méthode enzymatique. De même, le métabolisme lipidique a été apprécié au travers des taux sanguins de beta-hydroxybutyrate (β -OHC4), de triglycérides (TG) et d'acides gras non estérifiés (AGNE). Ces dosages ont été réalisés selon des méthodes développées chez le Bovin [10].

Le fonctionnement du foie a été apprécié d'une part par la mesure de différents indicateurs plasmatiques de souffrance hépatique que sont les enzymes alanine aminotransférase (ALAT), aspartate aminotransférase (ASAT), créatine kinase (CK) et gamma glutamyltransférase (GGT) et d'autre part par sa capacité de détoxification par la mesure des acides biliaires plasmatiques selon des méthodes adaptées au bovin [34].

L'impact de la corrida sur les processus de peroxydation, a été évalué par la mesure du temps de résistance aux processus de peroxydation (Lag Phase, LP), à la vitesse d'appari-

tion des produits oxydés que sont les diènes conjugués (R_{max}) et à la quantité maximale de diènes conjugués produits (Q_{max}) du plasma [33]. Enfin, la capacité antioxydante du plasma a été évaluée par la méthode Trolox adaptée au Bovin [33].

Le cortisol a été dosé sur le lot 2 par une méthode de dosage radio-immunologique qui repose sur la compétition entre le cortisol endogène à quantifier et du cortisol synthétique marqué avec du tritium face à un anticorps anticortisol synthétisé chez le lapin [35].

Sur l'urine

Le cortisol a été dosé par un dosage radioimmunologique (RIA) qui est direct sans phase d'extraction-concentration [35]. Les valeurs obtenues sont rapportées au taux de créatinine afin de palier aux variations de dilution de l'urine. La méthode de dosage de la créatinine est colorimétrique elle repose sur la réaction de Jaffé dans laquelle une coloration jaune-orange se développe lorsque le métabolite est traité par le picrate en milieu alcalin. L'intensité de la coloration du complexe coloré mesurée par spectrophotométrie à la longueur d'onde de 492 nm est proportionnelle à la concentration de créatinine.

Les catécholamines ont été déterminées dans l'urine, après une extraction selon ANTON et SAYRE [2]. Le dihydroxybenzylamine est utilisé comme standard interne. La détermination de la quantité d'adrénaline, de noradrénaline et de dopamine est réalisée par HPLC en phase inverse selon le protocole détaillé par ASTRUC et al. [3]. Les valeurs obtenues sont rapportées au taux de créatinine afin de palier aux variations de dilution de l'urine. Ces dosages n'ont pu être réalisés que sur les animaux du lot 2 (Miura).

Résultats

PROPRIÉTÉS DU MUSCLE TB

La surface moyenne des fibres est comparable pour les deux lots (7106 μm^2 pour le lot 1 et 7162 μm^2 pour le lot 2). Toutefois nous notons une variabilité individuelle importante au sein de chaque lot (Figure 2).

La séparation par électrophorèse SDS-PAGE des 3 isoformes de MyHC présentes dans le muscle de bovin adulte : MyHC I, IIa et IIx, est illustrée en Figure 3a. Les données quantitatives sont représentées sur la Figure 3b. Ces résultats montrent que seules deux des trois isoformes de MyHC sont présentes dans le muscle TB des deux lots. Ce sont les isoformes I (20% \pm 4 (moyenne \pm écart-type) pour le lot 1 et 23 % \pm 7 pour le lot 2) et IIa (80 % \pm 4 pour le lot 1 et 77 \pm 7 pour le lot 2).

Les mesures des activités d'enzymes représentatives du métabolisme oxydatif (utilisation principalement des acides gras) et glycolytique (utilisation principalement des glucides) sont rapportées respectivement dans les Tableaux I et II. Ces activités sont assez proches dans les deux lots, avec une variabilité individuelle forte pour chaque lot. L'activité phosphofructokinase (PFK) est deux fois plus faible dans le foie que dans le muscle (Tableau III) indiquant que le foie a

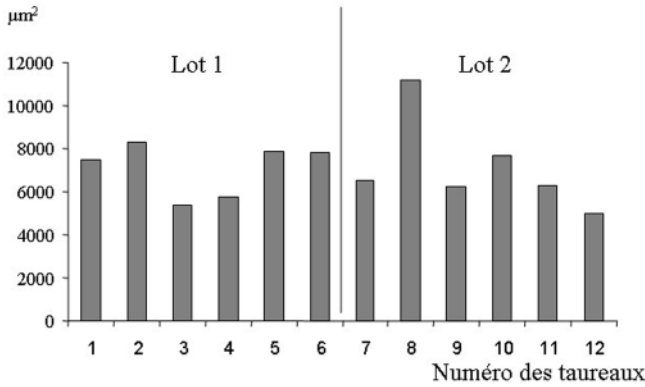


FIGURE 2. — Surface moyenne des fibres des taureaux Blohorn (lot 1) et Miura (lot 2) dans le muscle *Triceps brachii*.

un faible potentiel d'utilisation du glucose par rapport au muscle. Au contraire, l'activité cytochrome-c oxydase (COX) est plus élevée dans le foie que dans le muscle TB (Tableau III). Toutefois, l'activité citrate synthase (CS) est plus élevée dans le muscle TB que dans le foie (Tableau III). Ceci peut s'expliquer par le caractère particulièrement oxydatif du muscle TB dont la teneur en mitochondries doit être importante. Ce muscle a en effet une forte capacité à utiliser les acides gras comme source énergétique comme en témoigne l'activité HAD élevée (Tableau I).

Le pH ultime (pHu) des taureaux (Figure 4) est en moyenne de 5,72, valeur qui est supérieure à celle généralement obtenue dans les muscles de bovins. Sur les 6 taureaux Blohorn, deux animaux ont des pHu proches de la normale 5,5 - 5,6, un autre taureau présente un pH ultime particulièrement élevé (5,9). Pour ce dernier animal, il apparaît nettement que l'effort physique a largement entamé le glycogène musculaire, ne permettant pas une acidification *post mortem* normale. En effet, pour se mouvoir rapidement ou en situation de stress, l'animal puise en premier lieu dans ses réserves énergétiques mobilisables rapidement telles que le glycogène. De plus, le potentiel glycolytique étant équivalent à celui des autres taureaux, on peut en déduire l'acide lactique formé est resté dans les cellules musculaires. Le pHu n'a pas pu être déterminé chez les taureaux Miura.

Le potentiel glycolytique (PG) du muscle est de 80 ± 6 µmol équivalents lactate/ g muscle pour le lot 1 et de 118 ± 29 µmol eq lactate/ g muscle pour le lot 2 (Figure 5). Ces

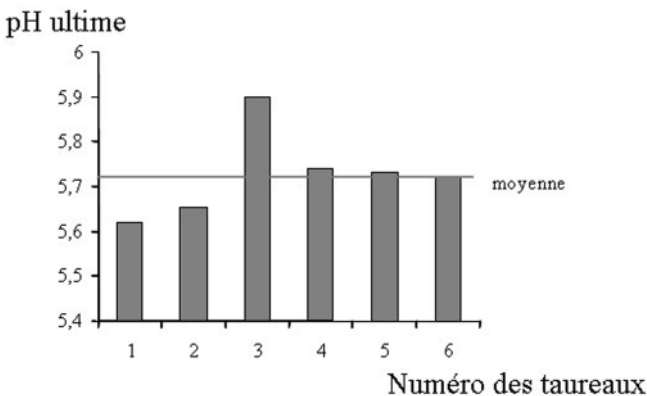


FIGURE 4. — pH ultime du muscle *Triceps brachii* des taureaux Blohorn (lot 1).

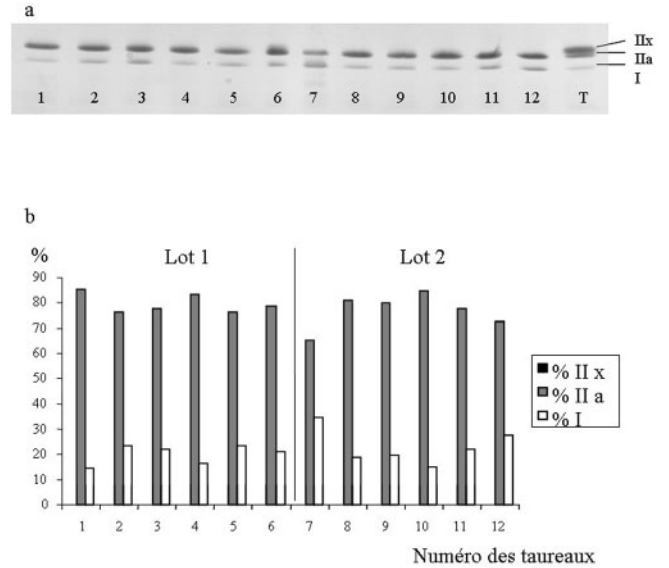


FIGURE 3. — a. Séparation des différentes isoformes de chaînes lourdes de myosine des taureaux en fonction de leur poids moléculaire par électrophorèse SDS-PAGE
b. Proportion des différentes isoformes de chaînes lourdes de myosine des taureaux
1 à 6 : Blohorn
7 à 12 : Miura
T : témoin taurillon charolais de 15 mois

valeurs sont plutôt faibles pour le lot 1 et varient peu d'un animal à l'autre. Dans le second lot, le PG moyen est de 118 eq lactate/ g muscle. On observe par ailleurs une importante variabilité. En effet, l'animal 11 a un PG de 73 alors que pour l'animal 12, le PG est de 156. La concentration moyenne en

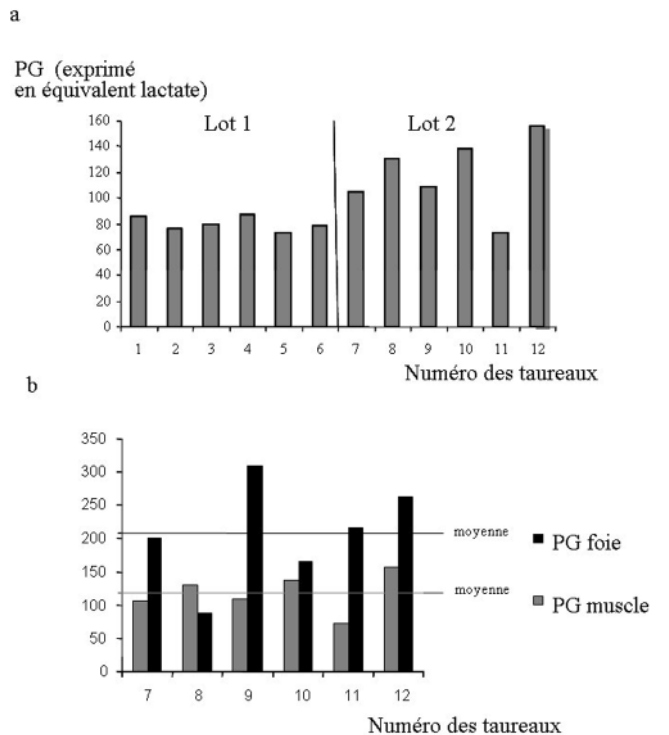


FIGURE 5. — a. Potentiel glycolytique (PG) des taureaux Blohorn (lot 1) et Miura (lot 2) dans le muscle *Triceps brachii*
b. Potentiel glycolytique (PG) des taureaux Miura (lot 2) dans le muscle *Triceps brachii* et dans le foie.

	ICDH ($\mu\text{mol}/\text{min par g}$)	COX ($\mu\text{mol}/\text{min par g}$)	CS ($\mu\text{mol}/\text{min par g}$)	HAD ($\mu\text{mol}/\text{min par g}$)
Lot 1				
Moyenne	2,570	28,42	12,79	2,801
Ecart-type	0,362	2,78	0,51	0,255
Lot 2				
Moyenne	3,814	30,28	15,46	3,596
Ecart-type	0,858	8,92	4,22	0,725

ICDH : Isocitrate déshydrogénase - COX : Cytochrome-*c* oxydase - CS : Citrate synthase - HAD : Hydroxy acyl-CoA déshydrogénase - lot 1 : Blohorn, lot 2 : Miura

TABLEAU I. — Mesures des activités des enzymes du métabolisme oxydatif du muscle *Triceps brachii*.

	LDH ($\mu\text{mol}/\text{min par g}$)	PFK ($\mu\text{mol}/\text{min par g}$)
Lot 1		
Moyenne	691,8	3,207
Ecart-type	51,2	0,627
Lot 2		
Moyenne	630,9	3,411
Ecart-type	82,8	0,926

LDH : Lactate déshydrogénase - PFK : Phosphofruktokinase - lot 1 : Blohorn, lot 2 : Miura

TABLEAU II. — Mesures des activités des enzymes du métabolisme glycolytique du muscle *Triceps brachii*.

	COX ($\mu\text{mol}/\text{min par g}$)	CS ($\mu\text{mol}/\text{min par g}$)	PFK ($\mu\text{mol}/\text{min par g}$)
Foie			
Moyenne	41,41	6,960	1,756
Ecart-type	9,98	1,000	0,129

TABLEAU III. — Mesures des activités des enzymes du métabolisme oxydatif (COX, CS) et glycolytique (PFK) du foie du lot 2.

glycogène restant dans le muscle est de $37 \mu\text{mol}/\text{g}$ muscle (résultats non montrés), ce qui correspond à une utilisation d'environ 35% des réserves en glycogène par l'effort physique [11]. On peut donc en conclure que les réserves en glycogène du muscle ne sont pas épuisées à l'issue de la corrida.

Dans le foie le potentiel glycolytique est en moyenne de $206 \pm 77 \mu\text{mol eq lactate}/\text{g}$ muscle avec là encore une forte variabilité individuelle (Figure 5b).

MÉTABOLISME, FONCTIONS HÉPATIQUES ET PROCESSUS DE PEROXYDATION LIPIDIQUE.

Les indicateurs du métabolisme énergétique mesurés après corrida indiquent une glycémie *post-mortem* de $3,89 \pm 0,64 \text{ mg}/\text{dL}$ et une lactatémie de $4,56 \pm 0,35 \text{ mmole}/\text{L}$. Les concentrations plasmatiques mesurées pour évaluer le métabolisme lipidique sont de $0,19 \pm 0,06 \text{ mmole}/\text{L}$, $0,06 \pm 0,02 \text{ mmole}/\text{L}$ et $74,32 \pm 13,68 \text{ mg}/\text{dL}$ pour le β -hydroxybutyrate, les AGNE et les triglycérides respectivement.

La mesure des activités des enzymes caractéristiques

d'une souffrance exclusivement hépatique (GGT) et hépatique et musculaire (ASAT, ALAT et CK) ont été déterminées à partir des échantillons plasmatiques prélevés en fin de corrida. Les taux des activités de ces enzymes sont rapportés dans le Tableau V et indiquent des valeurs de 204 ± 57 , 51 ± 10 , 863 ± 244 et $43 \pm 17 \text{ UI}/\text{L}$ pour les indicateurs ASAT, ALAT, CK et GGT respectivement.

La fonction de détoxification a été évaluée au travers de la mesure des acides biliaires plasmatiques et s'élève à $71,5 \pm 19,7 \mu\text{mole}/\text{L}$.

Le niveau de stéatose hépatique a été apprécié par la teneur en lipides du foie prélevé après la corrida. Ce taux est d'environ $16 \pm 2 \text{ mg}/\text{g}$ de foie.

La mesure de l'intensité des processus de peroxydation a été effectuée à partir d'échantillons plasmatiques incubés en présence d'un agent pro-oxydant qu'est le cuivre. La capacité moyenne des plasmas à résister à la peroxydation est de 70 ± 17 minutes. Les vitesses de propagation des processus de peroxydation sont évaluées par la mesure des taux d'oxydation qui s'élèvent en moyenne à $3,20 \pm 1,17 \text{ unité}/\text{min}$.

Enfin, la quantité maximale de diènes produits en fin des processus de propagation est de 153 ± 34 unités (moyenne \pm écart-type).

La capacité moyenne antioxydante du plasma évaluant l'équilibre entre pro et anti-oxydant est de $1,61 \pm 0,07$ mmole/L lorsque l'on exprime cette capacité en équivalent "Trolox", un analogue synthétique de la vitamine E.

HORMONES DU STRESS

La cortisolémie moyenne mesurée sur le plasma des taureaux du second lot est de $34,6 \pm 10,4$ ng/ml (Tableau IV). La concentration moyenne urinaire de cortisol, rapportée au taux de créatinine est de $17,7 \pm 14,3$ ng/mg de créatine (Tableau IV). Les valeurs des écart types illustrent une grande variabilité selon les individus, en particulier pour les valeurs urinaires. Les taux de catécholamines : noradrénaline, adrénaline et dopamine sont rapportés dans le tableau IV.

Discussion

CARACTÉRISTIQUES PHYSIOLOGIQUES DU MUSCLE TB

La surface moyenne des fibres du muscle TB est très élevée par rapport à ce que nous mesurons habituellement chez les bovins. Chez des vaches de 4 à 9 ans de races à viande, les valeurs varient de 2900 à 4100 μm^2 en moyenne [30]. Les différences observées sont dues à l'effet anabolisant de la testostérone. De plus, il faut rappeler que la surface des fibres s'accroît régulièrement avec l'âge et avec la croissance du muscle. Les taureaux des principales races à viande les plus vieux que nous avons pu analyser jusqu'à présent étaient âgés de 2 ans et présentaient des valeurs moyennes de 4500 à 6000 μm^2 selon les races [30]. Les résultats de cette étude montrent donc que la surface des fibres augmente encore après 2 ans. Cependant, il semble qu'entre 3 ans (lot 1) et 5 ans (lot 2) ces surfaces se stabilisent. La taille des fibres est un critère important à prendre en compte pour la diffusion de l'oxygène à partir des vaisseaux sanguins dans les cellules et pour son utilisation par les fibres lors d'un exercice. En effet, dans les fibres de grande taille, la diffusion de l'oxygène va être ralentie ce qui aura des conséquences sur la vitesse de production d'énergie par le muscle.

Les résultats concernant les propriétés contractiles du muscle TB révèlent que pour l'ensemble des taureaux analysés, ce muscle ne renferme pas de fibres de type IIX (rapides

glycolytiques). En revanche, il renferme une forte proportion de fibres intermédiaires IIA (rapides oxydo-glycolytiques). Si l'on compare aux nombreuses données concernant ce muscle obtenues sur divers types de bovins, il apparaît que ces propriétés sont très caractéristiques des taureaux de la race Brave. En effet, chez des taurillons âgés de 15 à 24 mois et chez des vaches entre 4 et 9 ans de races à viande, ce muscle renferme de 25 à 35% de fibres de type IIX (Picard, données non publiées). Même pour des Bisons d'Amérique chez lesquels ce muscle est de type rouge lent oxydatif, nous observons en moyenne 25% de fibres de types IIX [25]. En cohérence avec la faible proportion de fibres IIX, le métabolisme du muscle *Triceps brachii* est très oxydatif. En effet, les valeurs moyennes de l'activité ICDH mesurée dans le même muscle chez des taurillons de type viande de 24 mois, varient de 1,54 à 2,15 $\mu\text{moles/min}$ par g de muscle vs 2,57 pour le lot 1 et 3,81 pour le lot 2. Chez des vaches âgées de 4 à 9 ans, les activités varient de 1,57 à 1,78 $\mu\text{moles/min}$ par g de muscle. De la même façon, les activités des trois autres enzymes représentatives du métabolisme oxydatif (COX, CS et HAD) sont très supérieures à celles mesurées sur des bovins de race à viande dans un autre muscle à caractère oxydatif : le *Rectus abdominis*. Par exemple, chez des taurillons charolais âgés de 15 à 19 mois, l'activité COX est d'environ 14 $\mu\text{mol/min}$ par g de muscle vs 28,4 lot 1 et 30,28 lot 2 ; l'activité CS est de l'ordre de 4 à 5 $\mu\text{mol/min}$ par g de muscle vs 12,79 lot 1 et 15,46 lot 2 ; l'activité HAD est de 1,8 $\mu\text{mol/min}$ par g de muscle vs 2,8 lot 1 et 3,6 lot 2 [16]. Au contraire, de manière logique, l'activité glycolytique est plus faible pour les taureaux de race Brave : 681,8 $\mu\text{moles/min}$ par g de muscle pour le lot 1 et 630,9 pour le lot 2 vs 803 à 1054 chez des taurillons de races à viande de 24 mois et 742 à 982 $\mu\text{moles/min}$ par g de muscle chez des vaches de 4 à 9 ans de races à viande.

Ces propriétés contractiles et métaboliques particulières peuvent être expliquées par plusieurs facteurs liés à l'animal et à ses conditions d'élevage. La rusticité de ces animaux est un premier élément car il apparaît que la sélection en particulier des animaux producteurs de viande sur le développement musculaire a induit une orientation vers des muscles plus rapides glycolytiques (revue de HOCQUETTE et al. [17]). Ainsi, les races bovines les plus rustiques ont des muscles de type plus lent oxydatif, ce qui est en accord avec nos résultats. D'autre part, après la puberté la proportion de fibres IIX diminue avec l'âge au profit des fibres IIA et I, ce qui s'accompagne d'une augmentation du métabolisme oxydatif [21]. De plus, ces animaux ne sont pas castrés et nous n'avons pas de références sur des taureaux des différentes races bovines âgés de plus de 2 ans. Or, il a été bien démon-

	plasma	urine			
	Cortisol ng/ml	Cortisol (ng/mg de créatinine)	Noradrénaline (ng/mg de créatinine)	Adrénaline (ng/mg de créatinine)	Dopamine (ng/mg de créatinine)
Moyenne	34,6	17,7	3,72	6,47	7,39
Ecart-type	10,4	14,3	0,83	1,54	5,26

TABLEAU IV. — Hormones du stress mesurées sur les taureaux Miura (lot 2).

tré que les androgènes régulent l'expression des isoformes de MyHC, induisant une diminution de l'expression de l'isoforme IIX. En effet, conduits dans des conditions strictement identiques, les muscles des bœufs renferment plus de fibres IIX et moins de fibres IIA que des taurillons (revue de CASSAR-MALEK et al. [6]). Toutefois, il a été aussi montré que l'administration de testostérone entraîne une augmentation de l'expression de l'isoforme de MyHC IIa, donc de la proportion de fibres IIA (revue [6]). Tous ces éléments peuvent expliquer les fortes proportions de fibres IIA des taureaux analysés dans cette étude. Enfin, il est également connu que la conduite des animaux, notamment le niveau et la nature de l'alimentation ont une influence sur les propriétés contractiles et surtout métaboliques des muscles. En particulier, une conduite au pâturage induit une augmentation de l'activité des enzymes oxydatives. Cet effet est la conséquence cumulée de l'activité physique (déplacement continu dans le cas du pâturage) et de l'alimentation à base d'herbe (comparativement à des rations à base d'ensilage de maïs par exemple) qui orientent les muscles vers un métabolisme plutôt oxydatif [24].

MODIFICATIONS DES CARACTÉRISTIQUES PHYSIOLOGIQUES SUITE À L'EFFORT MUSCULAIRE

Les pH ultimes mesurés dans les muscles TB du lot 1 sont supérieurs d'environ 0,2 unité pH au pH ultime généralement rencontré (5,5). Cette acidification amoindrie résulte à la fois des événements qui ont eu lieu dans les jours précédant la corrida (transport/attente au corral/ ration alimentaire) et de l'effort musculaire fourni par le taureau pendant la corrida. En effet, il a été montré par exemple que si on mélange des taureaux pendant quelques heures avant de les abattre, on obtient des pH ultimes supérieurs d'au moins 0,4 unité pH à la valeur de référence de 5,5. Dans cette situation de mélange, les taureaux subissent un stress violent (combat/fuite ...) qui mobilise leur réserves énergétiques [11, 20]. Dans notre étude, l'effet du transport semble négligeable car il a eu lieu environ 8 jours avant la corrida et la distance parcourue a été faible. Les animaux ont pu se réalimenter et régénérer leur stock de glycogène. Aussi, les pH mesurés semblent être la conséquence des événements survenus juste avant (attente aux arènes) et pendant la corrida.

Le potentiel glycolytique qui évalue les réserves énergétiques du muscle en sucre et donc sa capacité d'acidification *post mortem*, mesuré dans le muscle TB du lot 2 est semblable à celui rapporté dans les muscles de bovin par Fisher [11] : entre 120 et 130 équivalents lactate. Ayant effectué les prélèvements immédiatement à l'issue de la corrida, nous pouvons évaluer l'impact de l'activité musculaire de la corrida sur le niveau de glycogène dans le muscle TB. En moyenne, 40% du glycogène musculaire a été utilisé pendant ce laps de temps, montrant ainsi que le stock de glycogène du muscle n'est pas épuisé. Cependant, on observe une grande disparité entre les animaux, par exemple le taureau 12 n'a utilisé que 25 % de ses réserves de glycogène alors que le taureau 11 a utilisé 58% des réserves en glycogène. On peut relier ces différences aux propriétés métaboliques du muscle de ces animaux. En effet, le taureau 12 a un métabolisme

plus oxydatif et moins glycolytique que le taureau 11 (par exemple, activités COX et ICDH 63% et 27% plus élevées respectivement et activité LDH 27% plus faible). Ainsi, l'utilisation des réserves en glycogène pendant l'effort musculaire est directement liée aux propriétés métaboliques du muscle.

Les niveaux de glycémie sont très élevés et largement supérieurs à ceux habituellement observés chez le Bovin (3,9 vs moins de 1,0 mg/dL) mais inférieurs à ceux observés chez le mouton pratiquant un exercice d'endurance [26]. Ces taux très élevés sont peut-être en partie explicables par le moment du prélèvement (après la mort de l'animal) mais sont en accord avec la forte capacité du ruminant à mobiliser ses capacités énergétiques et à élever sa glycémie lors d'un effort intense. En effet, il a été montré que le mouton pouvait voir sa glycémie s'élever de 0,5 à 1,4 g/L en 15 minutes lors d'un exercice d'intensité relativement élevée (course de 15 minutes à 9 km/h) mais relativement modérée vis-à-vis des efforts fournis pendant une corrida. Pour des exercices plus longs et soutenus, la glycémie du mouton peut s'élever encore plus [26]. Cette augmentation de la glycémie s'explique, au moins en partie, par un accroissement important de l'activité néoglucogénique du foie. Les taux très élevés en lactate par rapport à des bovins en croissance (4,6 vs 2,5-3,0 mmole/L) confirment la forte utilisation anaérobie du glucose lors de l'effort, ces deux métabolites étant très fortement corrélés [25]. Ces évolutions sont caractéristiques d'effort anaérobie par manque d'oxygène lié vraisemblablement au type d'effort fourni par les taureaux (mouvements intenses, rapides et brefs). Les taux élevés en glucose sanguin semblent également indiquer que les réserves en glycogène du foie, comme celles du muscle, ne sont pas épuisées. Nous notons toutefois, que la teneur en glycogène dans le foie est très variable d'un taureau à l'autre, de 87 $\mu\text{mol/g}$ à 309 $\mu\text{mol/g}$. Cette variabilité pourrait s'expliquer par une mobilisation du glycogène hépatique dans les heures qui précèdent la corrida. Il est établi que le glycogène hépatique est mobilisé rapidement en cas de changement nutritionnel (restriction alimentaire, mise à jeun). D'ailleurs, dans le cas d'un rationnement alimentaire, YAMBAYAMBA et al. [36] ont observé chez des génisses une réduction du potentiel glycolytique d'environ 15%. Or, lors de l'attente au corral, certains taureaux s'alimentent très peu, pouvant se retrouver en situation de " mise à jeun ".

Les indicateurs mesurés concernant le métabolisme lipidique ne semblent pas suggérer de fortes mobilisations des réserves énergétiques à partir des tissus adipeux, les concentrations en AGNE étant inférieures à celles observées chez le Bovin (0,06 vs 0,2-0,4 mmole/L) [9]. De même, les taux circulants de corps cétoniques ne révèlent pas de troubles de cétose comme nous aurions pu le supposer à la vue d'une utilisation des AGNE mobilisés lors de l'effort. Par ailleurs, ces animaux ne semblent pas présenter de pathologies hépatiques liées à des états de cétose/stéatose comme il avait été envisagé au début de cette étude. En effet, les conditions alimentaires particulières (niveau des apports élevé en période de préparation des animaux et restriction alimentaire partielle lors du séjour en corral) auraient pu entraîner une légère surcharge hépatique en lipides. Les taux relativement

faibles en lipides hépatiques et les niveaux de corps cétoniques peu élevés après corrida ne semblent pas indiquer de dysfonctionnement hépatique vis-à-vis des lipides. Au contraire, chez des vaches laitières en période de mobilisation des réserves, des valeurs de plus de 2,0 mmole/L de corps cétoniques et des niveaux d'infiltration lipidique de plus de 35 % par rapport à la MS ont été rapportées indiquant clairement des pathologies de cétose/stéatose [9].

Les enzymes de dysfonctionnement hépatique indiquent cependant des niveaux de GGT comparables à ceux d'animaux présentant des troubles hépatiques. De même, les taux d'acides biliaires élevés par rapport à ceux rapportés chez des animaux en conditions d'élevage classique (71 vs 30 μ mole/L) [10], indiqueraient un problème de détoxification du foie, cette fonction étant particulièrement sollicitée lors d'un effort intense. Les enzymes ASAT et ALAT sont également très élevées, cette augmentation traduisant vraisemblablement une souffrance intense au niveau musculaire, plus qu'un dysfonctionnement hépatique.

Enfin, nous avons mesuré les indicateurs des processus de peroxydation, ceux-ci étant largement impliqués chez l'Homme dans de nombreuses pathologies lors d'efforts intenses comme chez le sportif de haut niveau (faiblesse musculaire, surentraînement, accidents musculaires, ...). Ainsi, de nombreuses études portant sur les effets des exercices de type anaérobie sur le stress oxydatif ont bien mis en évidence des productions très importantes de radicaux libres lors d'exercices supra-maximaux. Cette production de radicaux libres, particulièrement toxiques pour les cellules, serait liée non seulement à l'augmentation de la consommation d'oxygène mais aussi aux augmentations de l'acidose et des catécholamines. Par ailleurs, ces mêmes études mettent en évidence un lien étroit entre l'augmentation du lactate et des marqueurs du stress oxydatif [14, 18]. Dans cette étude, les phases de résistance (Lag phase) sont très élevées (de l'ordre de 70 minutes) et largement supérieures à celles observées chez des bovins de race à viande (15 à 20 minutes) [34]. Ces chiffres semblent indiquer que le statut en antioxydant de ces animaux est correct, ce qui est confirmé par les valeurs relativement élevées en capacité antioxydante du plasma. De même, les autres données concernant la production de produits oxydés (Qmax et Tmax) sont relativement comparables à celles déjà rapportées chez le Bovin [34]. Il semble donc que, chez ces animaux de corrida, les réserves en antioxydants soient correctes et que des efforts très intenses exercés pendant la corrida entraînent une production de radicaux libres importante mais pas préoccupante. Par contre, il serait important d'évaluer à quelle vitesse les produits de peroxydation sont éliminés par l'organisme, ce paramètre étant essentiel au bon fonctionnement de la cellule musculaire.

INFLUENCE DU STRESS DES ANIMAUX

La cortisolémie plasmatique mesurée sur les taureaux Miura s'avère identique à celle mesurée par ailleurs sur 64 taurillons de race Limousine (30,10 \pm 17,31 ng/ml) après abattage effectué dans les conditions les moins stressantes puisque les animaux étaient transportés sur une faible distance et abattus en préservant le lot d'engraissement [23].

Cette valeur est inférieure à celle rapportée par SANCHEZ et al. [32] sur les vaches de combat exposées au stress de la contention (88,5 \pm 13,3 ng/ml). Cependant, une telle différence peut s'expliquer par la différence de délai entre le début de l'exposition à l'événement supposé contraignant et le prélèvement. En effet, SANCHEZ et al. [32] prélevaient les animaux dix minutes après la mise en contention ce qui constitue la latence optimale pour observer le pic de la réponse surrénalienne [35]. Par contre, dans nos conditions, les taureaux ont été prélevés à l'issue de la corrida et par conséquent plusieurs dizaines de minutes, voire plusieurs heures (si la phase d'isolement en case est prise en compte), se sont écoulées entre le démarrage de la réaction surrénalienne et la mesure. Dans nos conditions, l'épuisement des réserves de cortisol pourrait expliquer le taux relativement peu élevé que nous rapportons ici, lequel ne pourrait pas représenter correctement l'état de stress psychologique des animaux. Le dosage du cortisol dans l'urine est alors intéressant puisqu'il s'agit là d'une mesure intégrative plus fidèle pour apprécier l'état réactionnel de l'animal au cours des heures précédant la mesure. Les valeurs mesurées sont là encore comparables à celles rapportées par ailleurs sur des taurillons Limousins (19,7 \pm 12,5 ng/mg de créatinine). En revanche, la mesure des taux urinaires de catécholamines montre des différences : que ce soit pour l'adrénaline, la noradrénaline et la dopamine, les taux mesurés sont beaucoup plus élevés que ceux rapportés par ailleurs sur des taurillons limousins prélevés également après abattage (respectivement : 1,46 \pm 1,18 ; 0,81 \pm 0,57 et 2,25 \pm 1,3 ng/mg de créatinine) [23].

Conclusion

En conclusion, le muscle TB des deux lots de taureaux Brave analysés montre des particularités qui semblent spécifiques de la race. Des études complémentaires sur un nombre plus conséquent d'individus représentatifs des divers "encastes", permettront de le confirmer. Les propriétés du muscle (forte proportion de fibres rapides oxydo-glycolytiques et métabolisme oxydatif élevé) permettent de conclure que ces taureaux sont équipés pour une utilisation préférentielle des lipides comme source d'énergie lors de l'exercice musculaire. Ils sont donc plus adaptés à un exercice de type endurance que de type sprint. Or, il semble que les efforts imposés aux taureaux pendant la corrida soient plutôt de type bref et intense, c'est-à-dire adaptés à un métabolisme anaérobie avec une utilisation intense du glucose et associés à une production de lactate sans mobilisation importante des réserves lipidiques. Il apparaît également que le foie est très fortement sollicité au cours de la corrida, en particulier dans sa fonction de détoxification. La production de diènes conjugués reste raisonnable compte tenu de l'intensité de l'effort imposé aux animaux, cependant l'élimination des produits peroxydés n'a pas été évaluée dans cette étude et mériterait d'être mesurée. Enfin, le stress émotionnel des animaux peut avoir des conséquences sur le fonctionnement du muscle au cours de la corrida.

Remerciements

Nous remercions vivement l'Association Française des Vétérinaires Taurins, l'Union des Villes Taurines Françaises et l'ensemble des clubs taurins qui ont participé au financement de cette étude. Nous adressons également nos remerciements à la ville de Arles et au personnel de l'abattoir Alazard et Roux de Tarascon pour les prélèvements réalisés à l'occasion de la Féria de Pâques 2003. Tous nos remerciements également pour l'ensemble du personnel INRA qui a effectué les diverses analyses.

Références

- ACENA M.C., GARCIA-BELENGER S., GASCON M., PURROY A. : Modifications hématologiques et musculaires pendant la corrida chez le taureau de combat. *In* : F. Diméglio (éd.) : Biomécanique de la tauromachie 1992-1995, 1995, 185-193.
- ANTON A.H., SAYRE D.F. : A study of the factors affecting the aluminium oxidetrihydroxyindole procedure for the analysis of catecholamines. *J. Pharmacol. Exp. Therap.*, 1962, **138**, 360-375.
- ASTRUC T., TALMANT A., FERNANDEZ X., MONIN G. : Temperature and catecholamine effect on metabolism of perfused isolated rabbit muscle. *Meat Sci.*, 2002, **60**, 287-293.
- BENDALL J.R. : Post mortem changes in muscle. *Acad. Press N.Y.*, 1973. pp 243-309.
- BOISSY A. : Fear and fearfulness in determining behavior. *In* : T. Grandin (Editor), *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*. Academic Press, 1998, 67-111.
- CASSAR-MALEK I., LISTRAT A., PICARD B. : Contrôle hormonal des caractéristiques des fibres musculaires après la naissance. *INRA Prod. Anim.*, 1998, **11**, 34-45.
- CASSAR-MALEK I., HOCQUETTE J.F., JURIE C., LISTRAT A., JAILLER R., BAUCHART D., BRIAND Y., PICARD B. : Muscle-specific metabolic, histochemical and biochemical responses to a nutritionally induced discontinuous growth path. *Anim. Sci.*, 2004, **204**, 79-59.
- DAULOUEDE P. : Contribution à l'étude des chutes des toros. *In* : F. Diméglio (éd.) : Biomécanique de la tauromachie 1992-1995, 1995, 116-122.
- DURAND D., GRUFFAT D., CHILLIARD Y., BAUCHART D. : Stéatose hépatique : mécanismes et traitements nutritionnels chez la vache laitière. *Le Point Vétérinaire*, 1995, **27**, 741-749.
- DURAND D., SCISLOWSKI V., GRUFFAT D., AUROUSSEAU B., BAUCHART D. : Sunflower or linseed oil in fattening steers : effects on growth performance, carcass quality and healthy parameters. *Anim. Res.*, 2005, Submitted to publication.
- FISHER K. : Influence of temperature, fasting and transportation. *E.E.C Semin.* "the problem of dark cutting in beef" 1980. Brussels.
- FOLCH J., LEES M., STANLEY G.H.S. : A simple method for isolation and purification of total lipids from animal tissue. *J. Biol. Chem.*, 1957, **226**, 497-509.
- GONDRET F., DAMON M., JADHAO S., HOUBEINE L.-M., HERPIN P., HOCQUETTE J.F. : Age-related changes in glucose utilization and fatty acid oxidation in a muscle-specific manner during rabbit growth. *J. Muscle Res. Cell Motil.*, 2004, **25**, 405-410.
- GROUSSARD C., RANNOU-BEKONO F., MACHEFER G., CHEVANNE M., VINCENT S., SERGENT O., CILLARD J. AND GRATAS-DELEMARCHE A. : Changes in blood lipid peroxidation markers and antioxidants after a single sprint anaerobic exercise. *Eur. J. Appl. Ph.*, 2003, **89**, 14-20.
- HOCQUETTE J.F., BAUCHART D. : Intestinal absorption, blood transport and hepatic and muscle metabolism of fatty acids in preruminant and ruminant animals. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1999, **39**, 27-48.
- HOCQUETTE J.F., BARNOLA I., JURIE C., CASSAR-MALEK I., PICARD B., RENAND G. : Teneur en lipides intramusculaires et fibres musculaires chez des taurillons Charolais. *Renc. Rech. Ruminants*, 2004, 91-94.
- HOCQUETTE J.F., ORTIGUES-MARTY I., DAMON M., HERPIN P., GEAY Y. : Régulation nutritionnelle et hormonale du métabolisme énergétique des muscles squelettiques des animaux producteurs de viande. *INRA Prod. Anim.*, 2000, **13**, 185-200.
- KAYATEKIN B.M., GÖNENC S., AÇIKGÖZ O., UYSAL N., DAYI A. : Effects of sprint exercise on oxidative stresses in skeletal muscle and liver. *Eur. J. Appl. Physiol.*, 2002, **87**, 141-144.
- LIGNEREUX Y. : *In* : F. Diméglio (Ed.), *Typologie musculaire du taureau Biomécanique de la tauromachie 1992-1995*, 1995, 127-146.
- MC VEIGH J.M., TARRANT P.V. : Behavioural stress and skeletal muscle glycogen metabolism in young bulls. *J. Anim. Sci.*, 1982, **54**, 790-795.
- MICOL D., PICARD B. : Production de viande bovine à l'herbe et qualité. *Fourrages*, 1997, **152**, 417-428.
- MONIN G., SELLIER P. : Pork of low technological quality with a normal rate of muscle pH fall in the intermediate post mortem period : the case of the Hampshire breed. *Meat Sci.*, 1985, **13**, 49-63.
- MOUNIER L., VEISSIER I., BOISSY A., The false benefit of mixing finishing bulls to form groups of homogeneous weights. *J. Anim. Sci.*, 2005. in press.
- ORTIGUES-MARTY I., JURIE C., HOCQUETTE J.F., PICARD B., CASSAR-MALEK I., LISTRAT A., JAILLER R., BAUCHART D., DOZIAS D., MICOL D. : The use of principal component analysis (PCA) to characterize beef steers. 19th General Meeting of the European Grassland Federation. 27-30 May 2002, La Rochelle (France). *In* : "Multi-Function grasslands. Quality forages, animal products and landscapes", Durand J.L., Emile J.C., Huyghe C, Lemaire C. (Ed.) 2002. EGF, Volume 7, pages 584-585, Grassland Science in Europe.
- PETHICK D.W., MILLER C.B. AND HARMAN N.G. : Exercise in Merino Sheep - the relationships between work intensity, endurance, anaerobic threshold and glucose metabolism. *Austr. J. Agric. Res.*, 1991, **42**, 599-620.
- PETHICK D.W., JOHNSON K.G. : Metabolic and physiological responses to exercise and heat in sheep. *Proceedings of the 8th AAAP Animal Science Congress*, 13-18 October 1996, Pub. Japanese Society of Zootechnical Science, Tokyo Japan, Vol I pp 394-402.
- PICARD B. : Caractéristiques contractiles et métaboliques des muscles. *Le Bison d'Amérique : Elevage, Production et Qualité de la Viande. Techniques et Pratiques. In : INRA (Ed.) 1998*, 71-74.
- PICARD B., DURIS M.P., JURIE C. : Classification of bovine muscle fibres by different histochemical techniques. *Histochem. J.*, 1998, **30**, 173-479.
- PICARD B., BARBOIRON, C., DURIS M. P., GAGNIÈRE H., JURIE C., GEAY Y. : Electrophoretic separation of bovine muscle myosin heavy chain isoforms. *Meat Sci.*, 1999, **53**, 1-7.
- PICARD B., BAUCHART D., CULIOLI J., DRANSFIELD E., JAILLER R., JURIE C., LEPETIT J., LISTRAT A., OUALI A., RUDEL S., GEAY Y. : Caractéristiques des muscles de taurillons et de vaches de réforme de quatre races bovines du Massif Central. *In* : 9^{èmes} Journées des Sciences du Muscle et Technologies de la Viande. Clermont-Ferrand (France), 15-16 octobre 2002. *Viandes et Produits Carnés*, Numéro Hors Série, 107-108.
- PIOT C., VEERKAMP J.H., BAUCHART D., HOCQUETTE J.F. : Contribution of mitochondria and peroxisomes to palmitate oxidation in rat and bovine tissues. *Comp. Biochem. Physiol. B*, 1998, **12**, 169-78.
- SÁNCHEZ J. M., CASTRO M. J., ALONSO M. E., GAUDIOSO V. R. : Adaptive metabolic responses in females of the fighting breed submitted to different sequences of stress stimuli responses in females of the fighting breed submitted to different sequences of stress stimuli. *Physiol. Behav.*, 1996, **60**, 1047-1052.
- SCISLOWSKI V., DURAND D., MOUTY D., MOTTA C., LAPLAUD P.M., BAUCHART D. : Fluidité et susceptibilité à la peroxydation des lipoprotéines du bouvillon recevant des rations enrichies en huile de tournesol. *Nutr. Clin. Métabol.*, 2000, **151**, 14 (2).
- SCISLOWSKI V. BAUCHART D., GRUFFAT D., LAPLAUD P.M., DURAND D. : Effect of dietary n-6 and n6" on peroxidizability of lipoproteins in steers. *Lipids*, 2004, **39**, 125-133.
- VEISSIER I., VAN REENEN C.G., ANDANSON S., LEUSHUIS I.E. : Sensitivity of the pituitary and the adrenal cortex of veal calves to Corticotropin-Releasing-Hormone. *J. Anim. Sci.*, 1989, **77**, 2047-2053.
- YAMBAYAMBA E., AALHUS J., PRICE M., JONES S. : Glycogen metabolites and meat quality in feed-restricted re-fed beef heifers. *Can. J. Ani. Sci.*, 1996, **76**, 517-522.