



Biomarqueurs protéiques et tendreté de la viande bovine maturée

Est-il possible à terme d'identifier des biomarqueurs protéiques prédictifs de la tendreté de la viande bovine maturée ?

Mots-clés : Biomarqueurs, étude des protéines, tendreté, maturation, pH et température.

Auteurs : Kgantjie Walter Moloto^{1,2*}, Lorinda Frylinck¹, Kedibone Yvonne Modika¹, Tebogo Pitse¹, Phillip Evert Strydom^{1,3} et Gerrit Koorsen²

* E-mail de l'auteur correspondant : molotok@arc.agric.za

¹ Institut de sciences animales, Conseil de recherches agricoles, Private Bag X2, Irene 0062, Afrique du Sud

² Université de Johannesburg, Faculté des sciences, Département de biochimie, PO Box 524, Auckland Park, 2006, Afrique du Sud.

³ Département des sciences animales, Université de Stellenbosch, 7602, Afrique du Sud

Le déterminisme de la qualité sensorielle de la viande bovine est complexe car multifactoriel, rendant difficile la prédiction de ce critère de qualité. La recherche de biomarqueurs prédictifs de la qualité se heurte à cette difficulté.

Résumé :

Au fil des années, les scientifiques ont montré que la tendreté de la viande bovine était la caractéristique la plus importante pour la satisfaction des consommateurs. A l'échelle mondiale, la variabilité de la tendreté de la viande est un problème chronique pour la filière viande. Cette variabilité est multifactorielle tout au long du processus de maturation car elle implique un grand nombre de facteurs *ante* et *post-mortem*. Même si ces facteurs sont connus et bien étudiés, des biomarqueurs de tendreté pertinents et robustes font défaut. Jusqu'à présent, quelques études ont proposé différentes biomolécules incluant des protéines comme biomarqueurs de la tendreté, mais aucun biomarqueur universel répondant à toutes les exigences d'un biomarqueur robuste de tendreté n'a été proposé. L'absence de biomarqueurs universels de tendreté ne permet pas la standardisation du critère de tendreté à l'échelle internationale.

Cet article est une traduction actualisée de l'article « Is there a Possibility of Meat Tenderness Protein-Biomarkers on the Horizon? » publié dans International Journal of Agriculture Innovations and Research Volume 6, Issue 3, ISSN (Online) 2319-1473.

Abstract: Is there a possibility of meat tenderness protein-biomarkers on the horizon?

Over the years, meat scientists have shown that tenderness is the most important meat quality attribute that determine consumer satisfaction. The challenge of achieving consistency in meat tenderness is a thorn in the industry worldwide. This is mainly due to the amalgamation of many *ante* and *post-mortem* factors involved in the tenderisation process. Even though these factors are known and well-studied, there is still a lack of distinct tenderness biomarkers. Up to date, several studies proposed different biomolecules such as proteins as biomarkers for tenderness, but no single biomarker that fulfil the necessary requirements for a tenderness biomarker has been proposed. The lack of tenderness biomarkers is a threat to achieving consistency in meat tenderness grading worldwide.

This article has been translated and updated from « Is there a Possibility of Meat Tenderness Protein-Biomarkers on the Horizon? » published in International Journal of Agriculture Innovations and Research Volume 6, Issue 3, ISSN (Online) 2319-1473.

INTRODUCTION

A l'origine, les producteurs de viande réfrigéraient la viande dans des grottes ou sous l'eau fraîche. La viande a été suspendue et séchée à travers l'histoire dans le but de la conserver. Les bouchers ont par la suite découvert que quelques jours de stockage rendaient la viande de bœuf plus tendre et plus savoureuse que lorsqu'elle était consommée peu après l'abattage. La maturation de la viande à une température d'environ 1-3 °C pendant une période allant de deux jours à plusieurs semaines permet l'action des enzymes protéolytiques endogènes indispensables à l'attendrissement de la viande. La température doit être très bien contrôlée car la viande s'altère si le local est trop chaud et le processus de maturation sèche dit « dry-aged » s'arrête si l'eau de la viande gèle. L'eau doit s'évaporer lentement, ainsi l'humidité de la pièce doit être maintenue à environ 85% et elle doit être bien ventilée pour éviter l'altération de la viande par les bactéries. Depuis les années 1960, de nouvelles technologies, telle que la maturation humide dans des sacs sous vide ont été développées pour limiter les pertes d'eau par évaporation observée sur les carcasses stockées en chambre froide. (Minks *et al.*, 1972 ; Hodges *et al.*, 1974). La suspension est toujours utilisée et la viande bovine ayant subi un processus de maturation « dry-aged » est toujours vendue et appréciée dans les restaurants haut de gamme du monde entier.

La variabilité de la tendreté de la viande reste un problème pour la filière dans le monde entier. Des études ont montré que la tendreté de la viande est l'un des attributs de qualité qui motivent la décision d'achat du consommateur (Huffman *et al.*, 1996). Des progrès ont permis d'acquérir des éléments de compréhension du processus d'attendrissement, mais aucun mécanisme discriminant n'a jamais été identifié. L'attendrissement de la viande est un phénomène multifactoriel influencé par des facteurs relatifs à la conduite des animaux, à l'abattage, au stockage, à la

conservation et à la cuisson.

A l'échelle mondiale, la filière viande a développé des efforts pour rechercher et identifier les facteurs et les mécanismes affectant la tendreté, de telle façon qu'une méthode appropriée puisse être développée pour contrôler le processus de manière économiquement rentable. Des scientifiques pensent que l'identification de biomarqueurs de tendreté permettrait de limiter les incertitudes relatives à la tendreté de viande. Un biomarqueur de tendreté peut être n'importe quel indicateur moléculaire qui peut être mesuré dans le sang ou les tissus, ou une caractéristique biochimique qui peut être utilisée pour prédire la tendreté.

Jusqu'à présent, l'effet de la température et du pH sur les protéases ou leurs inhibiteurs (Hwang *et al.*, 2001), les protéines musculaires de structure et les protéines du métabolisme (Chriki *et al.*, 2013) ont été étudiées pour établir leurs liens avec le processus d'attendrissement. La tendreté de la viande peut être évaluée en mesurant la résistance mécanique nécessaire au cisaillement des muscles ou par la force nécessaire à la mastication (évaluée par un panel d'experts entraînés à l'analyse sensorielle). Plus la résistance mécanique est élevée, plus la viande sera dure. La mesure de résistance au cisaillement Warner-Bratzler a été développée dans les années 1932 : c'est une mesure instrumentale exprimée en Newton ou en kilogrammes, de la force nécessaire pour cisailier, par exemple, un échantillon de viande d'un centimètre cube à l'aide d'un texturomètre (tel que l'Instron) équipé d'une cellule de cisaillement Warner Bratzler (Bratzler 1932, Warner 1929).

Cette revue mettra brièvement en évidence tous les facteurs connus affectant la tendreté de la viande, les verrous méthodologiques associés à la prédiction de la tendreté ainsi que les progrès réalisés jusqu'ici dans la recherche de biomarqueurs pour prédire la tendreté de la viande.

I. EFFET DE LA TEMPÉRATURE DE LA CARCASSE ET DU PH SUR LA TENDRETÉ

La température joue un rôle important dans le processus d'attendrissement de la viande. Il a été montré que les basses températures peuvent jouer un rôle dans la contraction musculaire avec pour conséquence une viande plus dure. Les températures de refroidissement très froides entraînent la contraction des muscles, suite au raccourcissement des sarcomères avant la rigidité cadavérique. Ce phénomène est appelé "contraction au froid". Il est principalement causé par la présence sarcoplasmique anormalement élevée d'ions calcium en provenance du réticulum sarcoplasmique. Les muscles rouges sont plus sensibles à la contraction au froid que les muscles blancs. Locker *et al.* (1963) ont étudié l'effet de différentes températures au cours du phénomène de « rigor mortis » sur la qualité de la viande, et ils ont constaté qu'une température d'environ 15°C aboutissait à la plus grande longueur de sarcomère. Des études ont associé des températures d'environ 14 à 20°C à un raccourcissement minimal du sarcomère tandis que des températures d'environ 0 à 10°C étaient associées à une contraction du sarcomère. Comme décrit par Geesink *et al.*, (2000), il y a une diminution optimale du couple pH/température pour éviter la contraction au froid ou la contraction au chaud comme le montre la Figure 1.

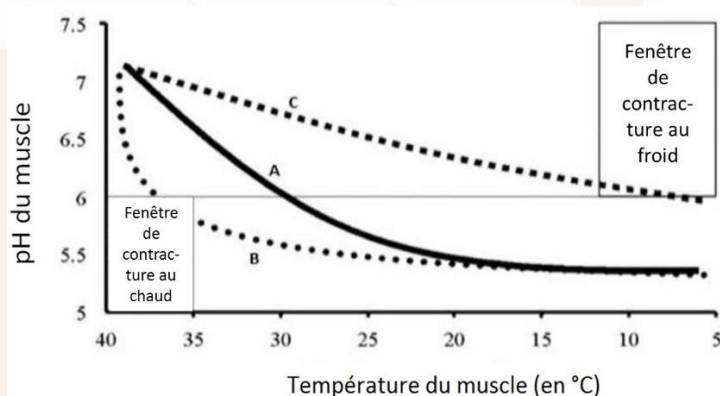


Figure 1. Illustration de la réduction optimum du pH et de la température (A), ou d'une réduction induisant une contraction au froid (B) ou une contraction au chaud (C) (Thompson, 2002).

La possibilité de maintenir les carcasses bovines à des températures optimales de 15-20°C en production industrielle n'est pas recommandée en raison de la contamination microbienne possible. De plus, la température joue un rôle important en particulier dans les premières 24 heures après l'abattage sur les variations de l'activité protéolytique et par conséquent sur la variabilité de la tendreté.

La température de refroidissement et la baisse du pH influencent la dégradation enzymatique des protéines et donc la fragmentation des fibres musculaires. D'autre part, dans une étude visant à évaluer l'effet d'une température élevée de pré-rigor sur la tendreté de la viande, Thompson (2002) a indiqué qu'une température de pré-rigor de 38°C accélérerait le début du phénomène de « *rigor-mortis* » résultant en une dénaturation accrue des protéines en raison d'une diminution plus importante du pH à haute température.

Il a également été observé une activité réduite de la dégradation de la desmine. Ceci suggère que les températures élevées avant le début de la rigidité cadavérique affectent négativement la tendreté de la viande. La vitesse de chute du pH (qui diminue d'environ 7,1 à l'abattage jusqu'à presque 5,8 à 5,3) a un effet sur la tendreté finale. Généralement, la baisse du pH prend environ 18-40 heures chez le bovin.

En général, les muscles dont le pH chute rapidement alors que leur température est encore élevée ont une faible capacité de rétention d'eau, une viande qui reste dure, une couleur pâle, un brunissement rapide à l'étalage et un raccourcissement du sarcomère. L'étude de Kim *et al.*, (2012) reliant le faible pH et une température élevée à une dénaturation accélérée des myofibrilles. En résumé, diverses études ont montré que la température et le pH *post mortem* ont un effet sur les attributs de qualité de la viande tels que la capacité de rétention d'eau, le raccourcissement du sarcomère, et la dénaturation des protéines. Tous ces effets

sont finalement dus à une évolution du métabolisme énergétique du muscle après l'abattage et aux changements dans l'expression de plusieurs enzymes glycolytiques ainsi que des enzymes du cycle de Krebs impliquées dans le métabolisme énergétique (revue de Astruc et Santé-Lhoutellier, 2018). L'une des sources d'énergie *post mortem* est la dégradation du glycogène en acide lactique, qui s'accumule dans le muscle. L'augmentation de la teneur en protons abaisse le pH du muscle (Van Laack *et al.*, 2000). Alors que la dégradation du glycogène se poursuit, le pH musculaire continue de baisser et l'activité des enzymes glycolytiques diminue. Les enzymes du métabolisme glycolytique restent plus ou moins actives jusqu'à un pH de 5.5. Les principales enzymes régulant le taux de glycolyse sont la glycogène phosphorylase et la phosphofruktokinase (Westerblad *et al.*, 2010). La glycolyse est accélérée lorsqu'on soumet la carcasse ou le muscle à une stimulation électrique. Selon Dalrymple *et al.*, (1975), la stimulation électrique est d'autant plus bénéfique qu'il y a suffisamment de glycogène musculaire avant la saignée de l'animal. La stimulation électrique épuise l'énergie musculaire plus rapidement, et entraîne une rigidité cadavérique précoce. Elle permet ainsi de réfrigérer la carcasse rapidement sans risquer la contracture au froid. Bien que la stimulation électrique accélère le métabolisme énergétique, ce processus doit être très contrôlé car, comme l'a remarqué Dutson *et al.*, (1982), plus le métabolisme *post mortem* est rapide, plus le taux de dénaturation des protéines sarcoplasmiques est important.

II. AUTRES FACTEURS AGISSANT EN INTERACTION SUR LA TENDRETÉ DE LA VIANDE

Outre les variations de température et de pH, d'autres facteurs variables comme la longueur du sarcomère, la longueur du fragment myofibrillaire (MFL pour « Myofibrillar Fraction Length »), la capacité de rétention d'eau, la teneur en collagène, la solubilité du collagène, l'activité du système protéolytique calpaïne et la dénaturation des protéines jouent également un rôle dans la tendreté de la viande, qui est un processus déjà compliqué.

Comme indiqué par Scopes *et al.* (1963), plus la longueur des sarcomères est élevée, plus la force de cisaillement est faible. Ce constat est soutenu par l'étude de Herring *et al.* (1965) qui ont observé une corrélation négative entre la longueur du sarcomère et la dureté de la viande. Les taux d'ATP jouent un rôle dans le raccourcissement du sarcomère, et le raccourcissement du sarcomère est également causé par l'exposition au froid immédiatement après l'abattage, ce phénomène étant appelé la contraction au froid. L'action des protéinases *post mortem* telles que le système calpaïne est un autre facteur affectant la tendreté de la viande. Les calpaïnes appartiennent à une grande famille de protéases intracellulaires dont l'activité est dépendante de la teneur en ions calciums Ca^{2+} (Wheeler *et al.*, 2001). Des études récentes sur la régulation du système calpaïne ont donné des résultats contradictoires. La longueur de fragments des myofibrilles (MFL) affecte la tendreté car la dégradation des protéines myofibrillaires telles que la nébuline, la titine et la desmine les

rend sensibles à la dégradation par les protéasomes et les lysosomes, entraînant des fragments de myofibrilles plus courts, et parfois une dégradation complète en acides aminés. Le rétrécissement des myofibrilles a également un effet négatif sur la capacité de rétention d'eau de la viande. Plusieurs expérimentations ont étudié les facteurs influençant la capacité de rétention d'eau (Huang *et al.*, 2001 ; Hamm *et al.*, 1986 ; Honikel, 2004 ; Frylinck *et al.*, 2013). Les revues de Liu *et al.* (2015) ; Huff-Lonergan *et al.* (2005) ; Chen *et al.* (2008) ciblent les principaux facteurs impliqués dans la variabilité de la rétention d'eau.

Un autre facteur important pour le déterminisme de la tendreté est le collagène. La teneur en collagène est responsable d'une part importante de la dureté des viande (appelée dureté de base) qui peut varier en fonction des caractéristiques génétiques d'une race ou de l'âge de l'animal. Le renouvellement du collagène peut être affecté par le stress oxydatif, qui affecte l'équilibre entre sa dégradation par l'enzyme métalloprotéinase-2 (MMP-2) et sa synthèse par les fibroblastes intramusculaires.

L'effet du stress est un autre facteur non mesurable et imprévisible qui contribue à la variation de la tendreté de la viande (Puolanne et Halonen, 2010). Compte tenu de tous les mécanismes/facteurs connus affectant la tendreté de la viande, un seul de ces facteurs ne peut pas être utilisé isolément pour prédire la tendreté.

III. RECHERCHES RECENTES

Ces dernières années, des scientifiques spécialisés dans la viande se sont investis dans le domaine de la protéomique (l'étude des protéines) dans le but d'identifier des biomarqueurs protéiques liés à la tendreté de la viande. L'étude des protéines est toujours un domaine prometteur à cet égard. Depuis son application aux sciences de la viande, plusieurs découvertes ont été faites. Une revue de Archile-Contreras et Purslow (2011) souligne l'intérêt de la protéomique dans les sciences de la viande, où les protéines impliquées dans l'intensité du métabolisme glycolytique *post-mortem* affectent la tendreté de la viande. L'intégration de la protéomique comparative basée sur l'électrophorèse bidimensionnelle, la spectrométrie de masse et l'analyse bioinformatique des données, ouvre la voie à la découverte des biomarqueurs liés à la tendreté de la viande. Plusieurs revues complètes par Bendixen (2005) ou Picard *et al.* (2015) ont résumé les biomarqueurs identifiés jusqu' alors qui sont liés à la tendreté de la viande. Il a été rapporté que la plupart des biomarqueurs de tendreté de la viande proposés appartiennent à divers processus métaboliques tels que la voie du métabolisme énergétique glycolytique, la voie du métabolisme énergétique oxydatif, la détoxification cellulaire et la famille des protéines de stress (ou « heat shock proteins »). Malgré toutes les informations obtenues à partir d'approches classiques et de protéomique, aucun biomarqueur fiable de la tendreté n'a été identifié. Cette difficulté à mettre en évidence un biomarqueur spécifique de la tendreté de la viande souligne la complexité de son processus de maturation. À ce stade, les informations disponibles suggèrent qu'il n'est toujours pas possible d'avoir un seul biomarqueur représentatif de la tendreté à la viande. Ceci est principalement dû aux multiples processus impliqués dans la maturation de la viande comme suggéré dans la revue de Ouali *et al.*, (2013) mettant en évidence des évolutions protéiques dès la fin de la saignée. Dans une étude récente de Moloto, (2019), il a été constaté que l'expression de la chaîne légère de la myosine varie avec la durée de maturation de la viande et est associée à de faibles valeurs de la force de cisaillement Warner-Bratzler pour différentes races bovines. Moloto, (2019) ont conclu que l'expression de la chaîne légère de myosine peut être utilisée comme un marqueur de tendreté de la viande comme le montre la Figure 2.

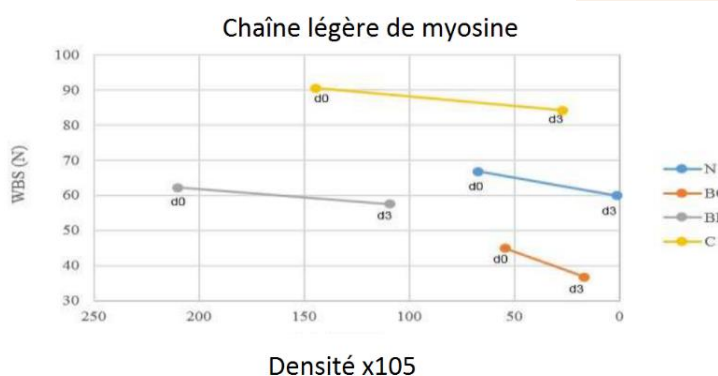


Figure 2. Relation entre les mesures de la force de cisaillement de Warner-Bratzler et l'abondance relative de la chaîne légère de myosine dans la viande issue de race Nguni (N), Bonsmara (BO), Brahman (BR) et Charolais (C) pour une maturation de 3 jours.

D'autres études (Jia *et al.*, 2007 ; Picard *et al.*, 2014 ; Hamill *et al.*, 2012) ont rapporté et proposé différentes protéines comme biomarqueurs de tendreté de la viande (Tableau 2), mais qui diffèrent selon la race ou le type de muscle (Picard *et al.*, 2014). Par conséquent, il est difficile de trouver un biomarqueur représentatif de la tendreté pour l'ensemble des situations. Certains biomarqueurs proposés font partie de la famille des protéines de stress, par exemple Hsp70, Hsp27 et α -crystalline. Ces protéines ont été proposées comme ayant une influence sur la régulation de la tendreté et de la qualité de la viande (Pulford *et al.*, 2008 ; Herrera-Mendez *et al.*, 2006). De plus, en tant que protéines de stress, elles sont influencées par le pH ultime (pHu) (Hamill *et al.*, 2012) qui dépend lui-même de la teneur en glycogène musculaire à l'abattage (Ouali *et al.*, 2006). Dans une autre étude (Pulford *et al.*, 2009), l'attendrissement rapide de la viande bovine à pH élevé a été expliqué par la dégradation précoce plus élevée de protéines myofibrillaires telles que la titine et la filamine en raison de l'activation instantanée de la μ -calpaïne.

En raison du grand nombre de biomarqueurs proposés pour la tendreté de la viande, comme indiqué dans diverses publications (Bendixen, 2005 ; Lomiwes *et al.*, 2014 ; Kemp *et al.*, 2010 ; Picard *et al.*, 2015) et en gardant à l'esprit que de multiples processus sont impliqués dans l'attendrissement de la viande, la question principale persiste : est-ce que les scientifiques spécialisés dans la viande vont un jour réussir à découvrir un biomarqueur universel, fiable et précis pour prédire la tendreté de la viande ?

Le Tableau 1 met l'accent sur le degré de complexité des biomarqueurs de la tendreté. Jusqu'à présent, les biomarqueurs potentiels sont associés à différents processus métaboliques. Ces processus fonctionnent de manière interdépendante, et il est difficile de les étudier en interaction afin d'en obtenir une représentation correcte avec l'idée que les biomarqueurs protéiques puissent être mesurés indépendamment. Sous réserve de l'obtention de suffisamment de données, une solution est de développer des approches de type méta-analyse comme cela a été fait en biochimie musculaire (Chriki *et al.*, 2013) pour rechercher des relations entre biomarqueurs et tendreté de la viande pour différents types de muscle, différentes races, et plusieurs durées de maturation ou différents modes de cuisson combinés ensemble.

La complexité biologique du déterminisme de la tendreté de la viande est à l'origine d'études portant sur la suspension pelvienne des carcasses ou encore des méthodes d'attendrissement mécanique avec l'utilisation de lames, la stimulation électrique, le hachage, l'étirement, et la congélation rapide (Hwang *et al.*, 2005). D'autres études ont porté sur l'attendrissement chimique par lequel les protéines myofibrillaires sont dégradées en vue de fragmenter les myofibrilles (Pietrasik *et al.*, 2010). Comme décrit par Bekhit *et al.* (2014a), de tels procédés incluent aussi la marinade, l'injection d'enzymes exogènes à partir de protéases végétales (par exemple la ficine, la bromélaïne, la papaïne, l'actinidine, la zingibaine) et des protéases microbiennes. Enfin, l'alternative par des approches globales non reliées à l'étude des voies métaboliques comme celle employée dans le système « Meat Standard Australia » est une autre voie prometteuse (Legrand *et al.*, 2013).

Tableau 1 : Biomarqueurs de tendreté de la viande identifiés à ce jour et regroupés selon la voie métabolique à laquelle ils contribuent.

Processus métaboliques	Exemples	Références
Voie aérobie	Succinate déshydrogénase ATP synthase Succinyl Co-A synthase, Isocitrate déshydrogénase	Lana et Zolla (2016) Picard <i>et al.</i> (2014)
Voie glycolytique	Glyceraldehyde-3 phosphate déshydrogénase (GAPDH) Phosphoglucomutase β -énolase	Kim <i>et al.</i> (2009) Jia <i>et al.</i> (2006, 2007)
Détoxification cellulaire	Anhydrase carbonique Aldéhydes déshydrogénases	Kim <i>et al.</i> (2009)
Protéines de stress	Hsp 70 Hsp27 β -Crystalline	Jia <i>et al.</i> , (2007) Jia <i>et al.</i> , (2007) ; Mullen <i>et al.</i> (2006) Hamill <i>et al.</i> (2012)
Protéines structurales	Chaîne légère de myosine 1F sous-unité β de la « F-actin-capping protein »	Jia <i>et al.</i> , (2007)

CONCLUSION

Cette revue posait la question de savoir s'il est possible de trouver des biomarqueurs universels pour la tendreté à la viande, ou si la complexité du processus de maturation empêche la découverte de tels biomarqueurs. Sur la base des informations actuelles, la perspective d'un biomarqueur protéique unique caractéristique de la tendreté de la viande semble improbable. Les biomarqueurs proposés pour la tendreté de la viande sont pertinents dans certaines conditions physico chimiques particulières et pour un muscle donné et pour une race donnée. En revanche, ils ne

peuvent pas être utilisés comme biomarqueurs généraux. Cet article tente de mettre à jour les résultats concernant les biomarqueurs de la tendreté de la viande identifiés jusqu'à présent, car la garantie de la tendreté de la viande reste un enjeu majeur pour la filière viande bovine dans le monde entier. En raison de l'absence d'un biomarqueur spécifique et universel de tendreté de la viande, la variabilité de la tendreté continue de constituer un problème pour la filière et la satisfaction des consommateurs.

Remerciements :

Les auteurs remercient le personnel et les étudiants du Centre de recherche sur la viande de l'ARC-API (Irene) pour leur contribution, le Fonds de recherche et de développement sur la viande rouge d'Afrique du Sud (RMRDT), et enfin le Programme de technologie et de ressources humaines pour l'industrie (THRIP) du Département du commerce et de l'industrie (Afrique du Sud), pour le financement des recherches.

Références :

- Archile-Contreras A.C., Purslow P.P. (2011). Oxidative stress may affect meat quality by interfering with collagen turnover by muscle fibroblasts. *Food Research International*, 11, 44, 582–88.
- Astruc T., Santé-Lhoutellier V. (2018). Transformation du muscle en viande. Maturation et conservation des viandes. Dans : « La chaîne de la viande bovine - Production, transformation, valorisation et consommation de la viande bovine » aux Editions Lavoisier (Ellies-Oury M.P., Hocquette J.F., éditeurs). Pages 83-98.
- Bekhit A.A., Carne A., Ha M., Franks P. (2014). Physical interventions to manipulate texture and tenderness of fresh meat: A Review. *International Journal of Food Properties*, 17, 433-53.
- Bendixen E. (2005). The use of proteomics in meat science. *Meat Science*, 71, 138–49.
- Bratzler L.J. (1932). Measuring the tenderness of meat by means of a mechanical shear [M.S. Thesis]. Manhattan, Kansas State University.
- Chen Q., Sun D.W. (2008). Factors affecting the water-holding capacity of red meat products: A review of recent advances. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 48, 137–59.
- Chriki S., Renand G., Picard B., Micol D., Journaux L., Hocquette J.F. (2013). Meta-analysis of the relationships between beef tenderness and muscle characteristics. *Livestock Science*, 155, 424–434.
- Dalrymple R.H., Hamm R. (1975). Post-mortem glycolysis in ground skeletal muscle as influenced by prerigor freezing and subsequent thawing. *Zeitschrift für Lebensmittel-Untersuchung und -Forschung*, 158, 333-39.
- Dutson T.R., Savell J.W., Smith G.C. (1982). Electrical stimulation of antemortem stressed beef. *Meat Science*, 6, 159-62.
- Frylinck L., Strydom P.E., Webb E.C., du Toit E. (2013). Effect of South African beef production systems on post-mortem muscle

energy status and meat quality. *Meat Science*, 93, 827–37.

Geesink G.H., Bekhit A.D., Bickerstaffe R. (2000). Rigor temperature and meat quality characteristics of lamb longissimus muscle. *Journal of Animal Science*, 78, 2842–48.

Hamill R.M., McBryen J., McGee C., Mullen A.M., Sweeney T., Talbot A., Cairns M.T., Davey G.C. (2012). Functional analysis of muscle gene expression profiles associated with tenderness and intramuscular fat content in pork. *Meat Science*, 92, 440–50.

Hamm R. (1986). Functional properties of the myofibrillar system and their measurements. In: Bechtel PJ, editor. *Muscle as food*. New York, Academic Press: Inc; p. 135–99.

Herrera-Mendez C.H., Becila S., Boudjellal A., Ouali A. (2006). Meat ageing: reconsideration of the current concept. *Trends in Food Science and Technology*, 17, 394–405.

Herring H.K., Cassens R.G., Briskey E.J. (1965). Sarcomere length of free and restrained bovine muscles at low temperature as related to tenderness. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 16, 379–84.

Hodges J.H., Cahill V.R., Ockerman H.W. (1974). Effect of vacuum packaging on weight loss, microbial growth and palatability of fresh beef wholesale cuts. *Journal of Food Science*, 39, 143–46.

Honikel K.O. (2004). Water-holding capacity of meat. In: te Pas MF, Everts ME, Haagsman H.P editors. *Muscle development of livestock animals: Physiology, genetics and meat quality*. Cambridge, MA: CABI Publishing; p 389–400.

Huang Y., Wang K.K. (2001). The calpain family and human disease. *Trends in Molecular Medicine*, 7, 355–62.

Huff-Lonergan E., Lonergan S.M. (2005). Mechanisms of water-holding capacity of meat: The role of postmortem biochemical and structural changes. *Meat Science*, 71, 194–204.

Huffman K.L., Miller M.F., Hoover L.C., Wu C.K., Brittin H.C., Ramsey C.B. (1996). Effect of beef tenderness on consumer satisfaction with steaks consumed in the home and restaurant. *Journal of Animal Science*, 74, 91–7.

Hwang I.H., Thompson J.M. (2001). The interaction between pH and temperature decline early post-mortem on the calpain system and objective tenderness in electrically stimulated beef longissimus dorsi muscle. *Meat Science*, 58, 167–74.

Hwang I.H., Park B.Y., Kim J.H., Cho S.H., Lee J.M. (2005). Assessment of post-mortem proteolysis by gel-based proteome analysis and its relationship to meat quality traits in pig longissimus. *Meat Science*, 69, 79–91.

Jia X., Ekman M., Grove H., Faergestad E.M., Aass L., Hildrum K.I., Hollung K. (2007). Proteome changes in bovine longissimus thoracis muscle during the early post-mortem storage period. *Journal of Proteome Research*, 6, 2720–31.

Jia X., Hildrum K.I., Westad F., Kummen E., Aass L., Hollung K. (2006). Changes in enzymes associated with energy metabolism during the early post mortem period in longissimus thoracis bovine muscle analyzed by proteomics. *Journal of Proteome Research*, 5, 1763–69.

Kemp C.M., Sensky P.L., Bardsley R.G., Buttery P.J., Parr T. (2010). Tenderness – An enzymatic view. *Meat Science*, 84, 248–56.

Kim G.D., Jeong J.Y., Moon S.H., Hwang Y.H., Joo S.T. (2009). Influences of carcass weight on histochemical characteristics and meat quality of crossbred (Korean native black pig × Landrace) pigs. In: “Proceedings of 55th International Congress of Meat Science and Technology”; August 16–August 21, 2009: Copenhagen, Denmark.

Kim Y.H.B., Stuart A., Nygaard G., Rosenvold K. (2012). High pre rigor temperature limits the ageing potential of beef that is not completely overcome by electrical stimulation and muscle restraining. *Meat Science*, 91, 62–8.

Lana A., Zolla L. (2016). Proteolysis in meat tenderization from the point of view of each single protein: A proteomic perspective. *Journal of Proteomics*, 147, 85–97.

Legrand I., Hocquette J-F., Polkinghorne R.J., Pethick D.W. (2013). Prediction of beef eating quality in France using the Meat Standards Australia system. *Animal*, 7, 524–529.

Liu J., Puolanne E., Ertbjerg P. (2015). A new hypothesis explaining the influence of sarcoplasmic proteins on the water-holding of myofibrils. In: “Proceedings of the 61st International Congress of Meat Sci and Technology; August 23–August 28, 2015: Clermont-Ferrand, France.

Locker R.R., Hagyard C.J. (1963). A cold shortening effect in beef muscles. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 14, 787–93.

Lomiwes D., Farouk M.M., Wiklund E., Young O.A. (2014). Small heat shock proteins and their role in meat tenderness: a review. *Meat Science*, 96, 26–40.

Minks D., Stringer W.C. (1972). The influence of aging beef in vacuum. *Journal of Food Science*, 37, 736–38.

Moloto K.W. (2019). A proteomics approach to identify protein biomarkers associated with meat tenderness in Nguni, Bonsmara, Brahman and Charolais breeds [PhD Thesis], University of Johannesburg, Johannesburg, South Africa.

Mullen A.M., Stapleton P.C., Corcorn D., Hamill R.M., White A. (2006). Understanding meat quality through the application of genomic and proteomic approaches. *Meat Science*, 74, 3–16.

Ouali A., Gagaoua M., Boudida Y., Becila S., Boudjellal A., Herrera-Mendez C.H., Sentandreu M.A. (2013). Biomarkers of meat tenderness: Present knowledge and perspectives in regards to our current understanding of the mechanisms involved. *Meat Science*, 95, 854–70.

Ouali A., Herrera-Mendez C.H., Coulis G., Becila S., Boudjellal A., Aubry L., Sentandreu M.A. (2006). Revisiting the conversion of muscle into meat and the underlying mechanisms. *Meat Science*, 74, 44–58.

Picard B., Gagaoua M., Micol D., Cassar-Malek I., Hocquette J.F., Terlouw E.M.C. (2014). Inverse relationships between biomarkers and beef tenderness according to contractile and metabolic properties of the muscle. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 62, 9808–9818.

Picard B., Lebret B., Cassar-Malek I., Liaubet L., Berri C., Le Bihan-Duval E., Hocquette J.-F., Renand G. (2015). Recent advances in omic technologies for meat quality management. *Meat Science*, 109, 18–26.

Pietrasik Z., Aalhus J.L., Gibson L.L., Shand P.J. (2010). Influence of blade tenderization, moisture enhancement and pancreatin enzyme treatment on the processing characteristics and tenderness of beef semitendinosus muscle. *Meat Science*, 84, 512–17.

Pulford D.J., Dobbie P., Fraga Vazquez S., Fraser-Smith E., Frost D.A., Morris C.A. (2009). Variation in bull beef quality due to ultimate muscle pH is correlated to endopeptidase and small heat shock protein levels. *Meat Science*, 83, 1–9.

Pulford D.J., Fraga Vazquez S., Frost D.F., Fraser-Smith E., Dobbie P., Rosenvold K. (2008). The intracellular distribution of small

heat shock proteins in post-mortem beef is determined by ultimate pH. *Meat Science*, 79, 623-30.

Puolanne E., Halonen M. (2010). Theoretical aspects of water-holding in meat. *Meat Science*, 86, 151–65.

Scopes R.K., Lawrie R.A. (1963). Post-mortem lability of skeletal muscle proteins. *Nature*, 197, 1202-03.

Thompson J. (2002). Managing meat tenderness. *Meat Science*, 62, 295–308.

Van Laack R.L., Lane J.L. (2000). Denaturation of Myofibrillar Proteins from Chicken as Affected by pH, Temperature, and Adenosine Triphosphate Concentration. *Poultry Science*, 79, 105–9.

Warner K.F. (1929). Progress report of the mechanical test for tenderness of meat. *Journal of Animal Science*, 1, 114-16.

Westerblad H., Bruton J.D., Katz A. (2010). Skeletal muscle: energy metabolism, fiber types, fatigue and adaptability. *Experimental Cell Research*, 316, 3093-99.

Wheeler T.L., Shackelford S.D., Koohmaraie M. (2001). Variation in proteolysis, sarcomere length, collagen content, and tenderness among major pork muscles. *Journal of Animal Science*, 78, 958-65.