

B. PICARD, C. JURIE,  
I. CASSAR-MALEK, J.-F. HOCQUETTE  
INRA, Unité de Recherches sur les  
Herbivores, Equipe Croissance et  
Métabolisme du Muscle, Theix,  
63122 Saint-Genès Champanelle

L. LEFAUCHEUR  
INRA, UMR Veau et Porc,  
35590 Saint-Gilles

C. BERRI, M.J. DUCLOS  
INRA, Station de Recherches Avicoles,  
37380 Nouzilly

H. ALAMI-DURANTE<sup>1</sup>, P.Y. RESCAN<sup>2</sup>  
<sup>1</sup>Unité mixte INRA-IFREMER de  
Nutrition des Poissons, Equipe Nutrition  
et Qualité des Poissons, Station  
d'Hydrobiologie INRA, BP.3, 64310 Saint  
Pée-sur-Nivelle.  
<sup>2</sup>SCRIBE, Equipe Croissance et Qualité  
des Poissons, INRA, Campus de  
Beaulieu, 35042 Rennes cedex.

Courriel : picard@clermont.inra.fr

## Dossier

# Typologie et ontogenèse des fibres musculaires chez différentes espèces d'intérêt agronomique

Chez les animaux producteurs de viande ou de chair, comme les poissons, l'étude des fibres musculaires présente un intérêt fort puisque leurs propriétés (nombre, taille et type) sont impliquées dans le déterminisme de divers aspects de la qualité de la viande tels que la tendreté, la flaveur, la couleur et la rétention d'eau (Essén-Gustavsson 1993, Maltin *et al* 1997, Klont *et al* 1998, Rehfeldt *et al* 2000, Lefaucheur 2001, Renand *et al* 2001). Dans les différentes espèces, les fibres musculaires sont classées en plusieurs types en fonction de leurs propriétés contractiles et métaboliques. Ces propriétés sont acquises au cours de la période foetale ou périnatale, selon les espèces. Toutefois, ces propriétés peuvent évoluer tout au long de la vie de l'animal. L'objectif de ce dossier est de faire le point sur la typologie et l'ontogenèse des fibres musculaires chez les principales espèces d'intérêt agronomique. Après une présentation générale, quatre articles

successifs présenteront les particularités des espèces bovines et porcines, des volailles et des poissons.

## Résumé

Chez les espèces d'intérêt agronomique, les caractéristiques des fibres musculaires jouent un rôle important dans le déterminisme de la qualité organoleptique de la viande. Ce dossier fait le point des connaissances concernant la caractérisation des fibres musculaires et l'acquisition de leurs propriétés (contractiles et métaboliques) dans les principales espèces productrices de viande (bovins, porcs, volailles) et chez les poissons. La mise en place des fibres musculaires, qui débute très tôt au cours de la vie foetale, implique des vagues successives de plusieurs générations de cellules myogéniques qui sont à l'origine des différents types de fibres. Le nombre total de fibres reste stable après la naissance chez le bovin, le porc et les volailles. En revanche, chez certains poissons, il augmente encore au cours de la vie postnatale. Chez le bovin, les principales étapes de la différenciation contractile et métabolique des fibres ont lieu durant le dernier tiers de la vie foetale. En revanche, l'acquisition de ces propriétés se fait principalement pendant les deux semaines qui suivent la naissance chez le porc ou la volaille. Ainsi, si les principes généraux du développement musculaire sont comparables dans les différentes espèces, ils se déroulent selon une cinétique différente en relation avec la maturité de chaque espèce à la naissance. Toutefois, dans toutes les espèces, les propriétés des fibres sont caractérisées par une large plasticité tout au long de la vie des animaux, ce qui laisse la possibilité de les modifier par le biais des facteurs d'élevage.

## 1 / Typologie des fibres musculaires

Plusieurs classifications basées sur la révélation des propriétés contractiles et/ou métaboliques ont été établies (tableau 1). Par exemple, chez les mammifères adultes, les études les plus anciennes avaient défini trois principaux types de fibres. La révélation de l'activité ATPasique des fibres a tout d'abord été utilisée pour classer les fibres selon leur vitesse de contraction. En effet, cette activité se situe au niveau des chaînes de la myosine

(MyHC) qui est la seule protéine myofibrillaire présentant une activité enzymatique. Son action permet l'hydrolyse de l'ATP pour fournir de l'énergie lors de la contraction musculaire. La combinaison de plusieurs pH d'incubation des fibres selon la méthode de Brooke et Kaiser (1970) a permis de distinguer trois types de fibres décrits dans tableau 1. D'autres auteurs, tels que Peter *et al* (1972), ont combiné, sur des coupes sériées, la révélation du type contractile, par analyse de l'activité ATPasique myofibrillaire, et du type métabolique par révélation de l'activité d'une enzyme du métabolisme oxydatif telle que l'isocitrate déshydrogénase (SDH) (tableau 1). Une autre classification prenant en compte en complément la couleur a abouti à la classification de Ashmore et Doerr (1971) (tableau 1). Ces classifications, considérées

équivalentes, se sont rapidement révélées divergentes, aboutissant à l'identification de sous-types (pour revue : Pette et Staron 1990). En particulier, des fibres appelées IIC, intermédiaires entre les fibres I et IIA, ont été identifiées. Plus récemment, l'utilisation d'anticorps anti-MyHC a permis une classification beaucoup plus fine des différents types de fibres.

Cette méthode est basée sur le fait que les propriétés contractiles des fibres musculaires dépendent directement de leur composition en MyHC (tableau 2). Celles-ci sont le produit d'une famille multigénique. Chez les mammifères, 14 gènes différents ont été identifiés, et plus de 30 chez les oiseaux. Au contraire, chez la drosophile un seul gène existe, la diversité des MyHC étant obtenue par épissage

**Tableau 1.** Caractéristiques des différents types de fibres musculaires chez les mammifères (Bacou et Vigneron 1976).

Nomenclature	Type de fibres		
	I	IIA	IIB
Brooke et Kaiser (1970)	I	IIA	IIB
Ashmore et Doerr (1971)	$\beta$ R	$\alpha$ R	$\alpha$ W
Peter <i>et al</i> (1972)	SO	FOG	FG
<b>Physiologie</b>			
Unité motrice	Slow Fatigue Resistant (S)	Fast Fatigue Resistant (FR)	Fast Fatigable (FF)
Contraction	Lente	Rapide	Rapide
Résistance à la fatigue	+++	++	+
<b>Morphologie</b>			
Surface plaque motrice	+	+++	+++
Réticulum sarcoplasmique	+	+++	+++
Tubules transverses	+	+++	+++
Couleur	Rouge	Rouge	Blanche
Myoglobine	+++	+++	+
Densité capillaire	+++	++	+
Nombre de mitochondries	+++	+++	+
Épaisseur de la strie Z	+++	++	+
Richesse en collagène	+++	++	++
Aire de section	+	+++	+++
<b>Métabolisme énergétique</b>			
Teneur en Glycogène	+	+++	+++
Teneur en Lipides	+++	+++	+
ATPase myofibrillaire	+	+++	+++
Hexokinase	+++	++	+
Phosphorylase	+	++	+++
Enzymes glycolytiques	+	++	+++
Enzymes mitochondriales	+++	++	+

**Les fibres musculaires sont classées selon leurs propriétés contractiles et métaboliques. Leur composition en chaînes de myosine permet un typage plus précis.**

**Tableau 2.** Les isoformes de chaînes lourdes de myosine dans le muscle squelettique des mammifères (pour revue Schiaffino et Reggiani 1996).

Isoformes de chaîne lourde		Expression
Développementales	Fœtale ou néonatale Embryonnaire	Stades fœtaux et périnataux
Lentes	MyHC I ( $\beta$ ) MyHC $\alpha$ MyHC Icton MyHC Ia	Fibres de type I Stade fœtal chez le bovin et néo-natal chez le porc Muscles extra-oculaires Muscle <i>plantaris</i> chez le rat
Rapides	MyHC IIa MyHC IIb MyHC IIx (ou II d) MyHC II eom MyHC II m MyHC II	Fibres de type IIA Fibres de type IIB Fibres de type IIX Muscles extra-oculaires Muscles de la mâchoire chez les carnivores Muscle thyroaryténoïde du larynx chez le rat

alternatif (Bandman 1992). Chez les mammifères, les MyHC alpha et bêta-cardiaques sont situées en tandem sur le chromosome 14 chez l'humain et la souris et sur le chromosome 7 chez le porc. Les isoformes embryonnaires, rapides IIA, IIX, IIB, néonatale et extra-oculaire sont organisées en 'cluster' dans cet ordre, sur le chromosome 11 chez la souris, 17 chez l'humain et 12 chez le porc. Chez les oiseaux, le même type d'organisation est observé avec 7 gènes de MyHC rapides sur un chromosome et 3 gènes de MyHC lentes sur un autre (pour revue : Bandman et Rosser 2000).

L'utilisation d'anticorps anti-MyHC a permis l'identification d'une catégorie supplémentaire de fibres à vitesse de contraction rapide et à métabolisme oxydo-glycolytique, intermédiaire entre celui des fibres IIA et IIB (tableau 3). Ces fibres appelées IIX, ont été tout d'abord mises en évidence chez les rongeurs puis dans d'autres espèces. L'utilisation des techniques classiques d'histochimie décrites précédemment ne permet pas la distinction des trois types de fibres rapides, les fibres IIX et IIB étant confondues. Outre ces quatre types de fibres, dites pures car elles ne renferment qu'une seule isoforme de MyHC, l'utilisation d'anticorps anti-MyHC a également permis de mettre en évidence des fibres dites hybrides, qui peuvent exprimer simultanément 2 à 4 isoformes différentes de MyHC (Termin *et al* 1990). Par exemple, les fibres IIC renferment à la fois les isoformes de MyHC I et IIA, les fibres IIX contiennent les isoformes IIA et IIX. Ces fibres hybrides résultent de transitions dans l'expression des MyHC qui, chez les mammifères, se font selon le schéma suivant : I ↔ IIA ↔ IIX ↔ IIB. Ces transitions ont lieu avec l'âge des animaux, mais aussi sous l'influence de facteurs particuliers tels que l'exercice (pour revue : Pette 1984, Barrey 1994, Peuker *et al* 1999), la température d'élevage (Lefaucheur *et al* 1991), ou encore des modifications du régime alimentaire (Harrison *et al* 1996, White *et al* 2000, Lefaucheur *et al* 2003). Chez les oiseaux et les poissons, le nombre d'isoformes de MyHC étant plus élevé, la classification des fibres est beaucoup plus complexe.

Toutes ces données illustrent que la classification des fibres musculaires dépend totalement de la méthode d'analyse utilisée, ce qui implique que des comparaisons de résultats ne peuvent se faire que par type d'analyse.

## 2 / Myogenèse

Chez les vertébrés supérieurs, les muscles squelettiques dérivent pour la plupart des somites. Ces derniers sont des structures

sphériques (figure 1A) issues de la segmentation du mésoderme paraxial suivant un axe antéro-postérieur de part et d'autre du tube neural. Rapidement, le somite se subdivise pour donner le sclérotome (la partie ventrale) et le dermomyotome (la partie dorsale) (figure 1B). Le sclérotome est à l'origine des cellules du cartilage, des os, des vertèbres et des côtes. Le dermomyotome va donner le derme et le muscle squelettique. La région dorso-médiane du dermomyotome se différencie pour former la musculature paraxiale (ou épaxiale) à l'origine des muscles intercostaux et paraspinaux associés à la colonne vertébrale. La région ventro-latérale va former la musculature hypaxiale qui va donner les muscles des membres et de la ceinture (pour revue : Sassoon 1993, Perry et Rudnicki 2000). Les muscles crânio-faciaux ont une origine différente. Ils dérivent des somitomères céphaliques ainsi que des somites de la région cervicale rostro-occipitale (somites 1 à 7). Les muscles de la mastication, par exemple, se différencient à partir du quatrième somitomère (Soussi-Yanicostas 1991).

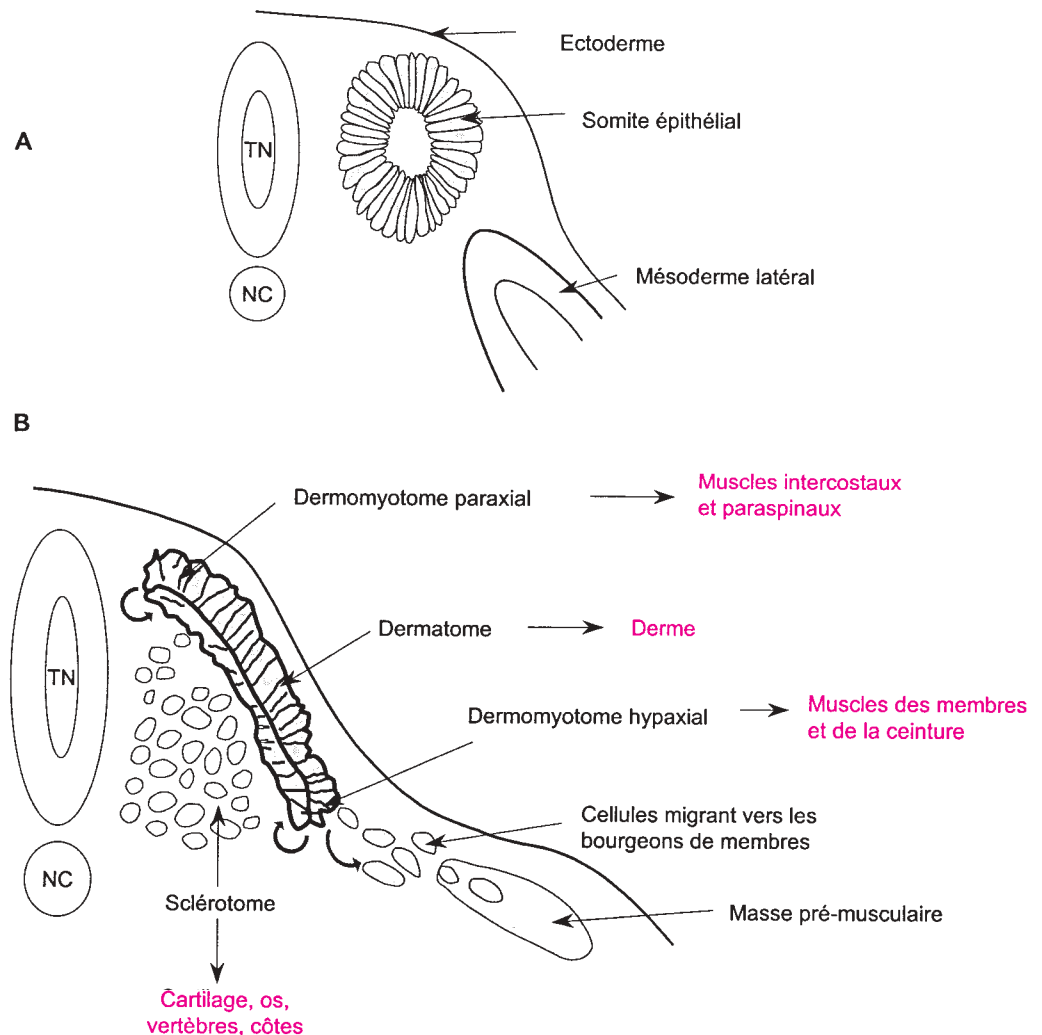
La formation des différents compartiments est réalisée sous le contrôle du tube neural et de la notochorde, dont le rôle spécifique est soumis à controverse. Dietrich *et al* (1997) suggèrent que la formation du dermomyotome dépend de la partie dorsale du tube neural et de l'ectoderme. De plus, Pourquie *et al* (1993) ont montré, chez des embryons de poulet, que la transplantation de notochorde et de plancher du tube neural surnuméraires dans la partie dorsale du somite induit les cellules somitiques à se différencier en cartilage. Les auteurs émettent l'hypothèse que la différenciation en dermomyotome est une voie par défaut. Des expériences de rotation de somites ont également montré que les cellules du sclérotome restent multipotentes longtemps après la formation des somites, alors que les cellules myotomales sont déterminées rapidement après celles du tissu épithélial (Dockter et Ordahl 2000). Cependant, la formation d'un tissu préférentiellement à un autre dépendrait plutôt de la concentration des facteurs sécrétés par ces deux structures (Dietrich *et al* 1997).

De nombreux facteurs (facteurs de transcription myogéniques et facteurs de croissance) sécrétés par les tissus environnants et impliqués dans l'induction de la myogenèse ont été identifiés (pour revue : Cossu et Borello 1999, Perry et Rudnicki 2000, Wigmore et Evans 2002). L'engagement de la cellule somitique vers le lignage musculaire est provoqué par l'expression et l'activité de

**Tableau 3.** Caractéristiques des fibres lentes (I) et rapides (II) analysées par une combinaison du type contractile révélé à l'aide d'anticorps anti chaînes lourdes de myosine (MyHC) et du type métabolique analysé par la révélation de l'activité succinate déshydrogénase (SDH).

Type de fibres	I	IIA	IIX	IIB
Contraction	Lente	Rapide		
MyHC	I	Ila	IIX	IIB
Activité ATPasique	Faible	Forte		
Métabolisme	Oxydatif	Oxydo-glycolytique		Glycolytique
Résistance à la fatigue	***	**	*	*
Nombre de mitochondries	***	**	*	*

**Figure 1.** Représentation schématique d'un somite au stade épithélial (A) et à un stade plus avancé (B). Le somite épithélial (A) se subdivise pour donner le sclérotome (à l'origine du cartilage, des vertèbres, des côtes et des os) et le dermomyotome (B) à l'origine des muscles squelettiques et du derme. TN : tube neural, NC : notochorde.



régulateurs transcriptionnels à motif bHLH (pour basic helix-loop-helix) de la famille MyoD. Ces régulateurs activent la transcription de gènes de différenciation musculaire en se fixant sous forme d'hétérodimères sur des séquences spécifiques (boîtes E) présentes dans les promoteurs de ces gènes (Edmondson et Olson 1993). Quatre régulateurs myogéniques à motif bHLH ont été identifiés chez les vertébrés supérieurs. Il s'agit de MyoD, myogénine, Myf5 et MRF4. L'expression séquentielle de ces facteurs au cours de la différenciation musculaire *in vitro* et *in vivo* et les phénotypes distincts obtenus chez la souris par invalidation génique de chacun d'entre eux, ou en combinaison, montrent que les différents facteurs myogéniques exercent des fonctions différentes, quoique partiellement redondantes, sur la détermination et la différenciation musculaire (Arnold et Winter 1998).

Chez les mammifères, Myf5, est le premier exprimé ; chez le poulet, l'ordre d'apparition entre Myf5 et MyoD ne semble pas clair (pour revue : Wigmore et Evans 2002). Chez les mammifères, la partie médiane du somite qui est à l'origine de la musculature épaxiale (muscles dorsaux et paravertébraux) exprime le régulateur Myf5 en réponse aux

morphogènes sonic hedgehog (Shh) et Wnt1 produits principalement par la notochorde et le tube neural respectivement. La partie ventrolatérale du somite à l'origine de la musculature abdominale exprime MyoD en réponse à l'inducteur Wnt7 d'origine ectodermique. Il a été montré qu'un gradient de protéine BMP4 ayant pour origine le mésoderme latéral retarde la différenciation musculaire dans la partie ventrolatérale du somite. Cette activité de BMP4 explique le retard de la différenciation musculaire dans le territoire ventrolatéral par rapport à la partie dorsomédiane. La partie ventrolatérale des somites qui sont en regard des bourgeons des membres, produit des précurseurs myogéniques exprimant Pax3 et c-met qui vont migrer pour coloniser le bourgeon adjacent. C'est au terme de leur migration que ces précurseurs vont exprimer des régulateurs myogéniques, présenter une différenciation musculaire et former la musculature des membres.

Chez les vertébrés supérieurs, il a été montré que Shh est nécessaire pour le maintien et la prolifération des cellules myogéniques des régions épaxiale et hypaxiale des somites. En revanche, Shh n'est pas nécessaire pour l'initiation de la différenciation. Il peut avoir un rôle dans la détermination du type de fibres.

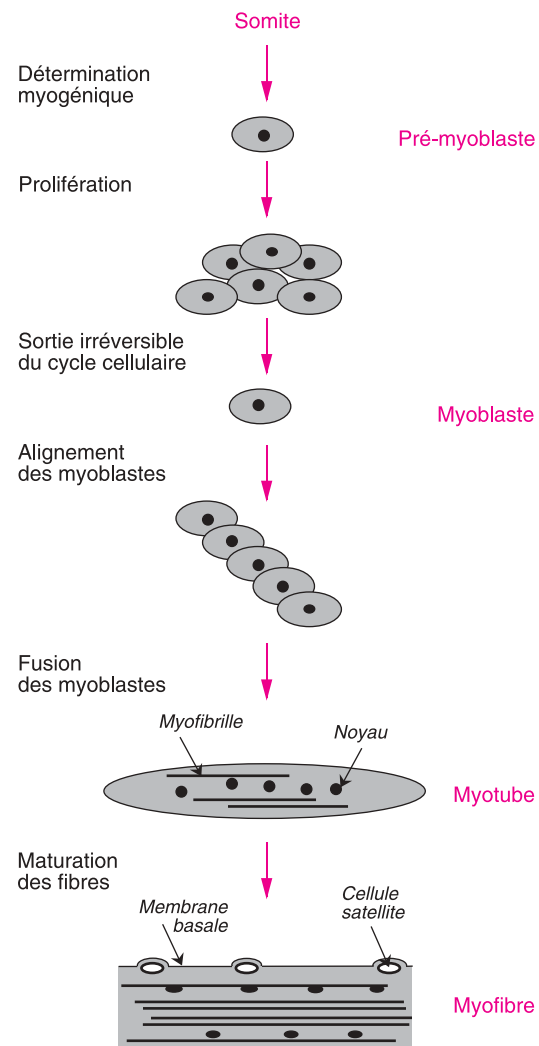
Une sur-expression de Shh induit un excès de fibres lentes alors qu'une absence de notochorde provoque l'absence de fibres lentes.

Chez les poissons, Shh, également produit par les structures axiales, exerce également une induction myogénique. Mais de façon propre à ce taxon, Shh spécifie les précurseurs cellulaires des fibres lentes et non pas le muscle épaxial. Ces fibres lentes coloniseront ensuite le futur muscle lent périphérique du myotome.

L'ontogenèse des cellules musculaires fait intervenir trois étapes principales : la prolifération, la fusion des cellules entre elles et la maturation des fibres (figure 2).

Lors de la formation des masses pré-musculaires, on assiste à une colonisation des bourgeons des membres par des cellules mononucléées appelées pré-myoblastes. Au cours de leur migration, ces pré-myoblastes prolifèrent (Kenny-Mobbs et Thorogood 1987). Lorsqu'ils sont arrivés au sein des masses pré-musculaires, ils vont arrêter leur prolifération et quitter irréversiblement le cycle cellulaire. Ils prennent alors le nom de myoblastes. Grâce à des mécanismes de reconnaissance cellulaire par des molécules

**Figure 2.** Les principales étapes de la différenciation morphologique des cellules musculaires.



d'adhésion membranaire, les myoblastes s'alignent ce qui permet la fusion de leurs membranes. La fusion des myoblastes donne naissance à des cellules allongées plurinucléées appelées myotubes (figure 2).

Des vagues séquentielles de myoblastes sont à l'origine d'au moins deux générations de myotubes (pour revue : Wigmore et Evans 2002) :

- les myoblastes primaires, encore appelés myoblastes embryonnaires car ils apparaissent dès le stade embryonnaire. Ces myoblastes vont fusionner pour donner des myotubes primaires à l'origine, principalement, des fibres lentes, mais aussi de fibres rapides dans les muscles entièrement rapides. La taille de ces myotubes augmente rapidement dès leur formation ;

- les myoblastes de seconde génération, ou myoblastes foetaux, apparaissent au cours de la vie foetale. Ces myoblastes sont à l'origine, en majorité, des fibres rapides, mais également des fibres lentes dans les muscles mixtes ou entièrement lents. Les myotubes secondaires se développent autour des gros myotubes primaires moins nombreux qui leur servent de support (Stäl *et al* 1994).

L'existence d'une troisième génération de myoblastes intervenant au cours de la myogenèse a été mise en évidence chez les mammifères de grande taille (Draeger *et al* 1997, Mascarello *et al* 1992, Lefaucheur *et al* 1995, Duris 1999).

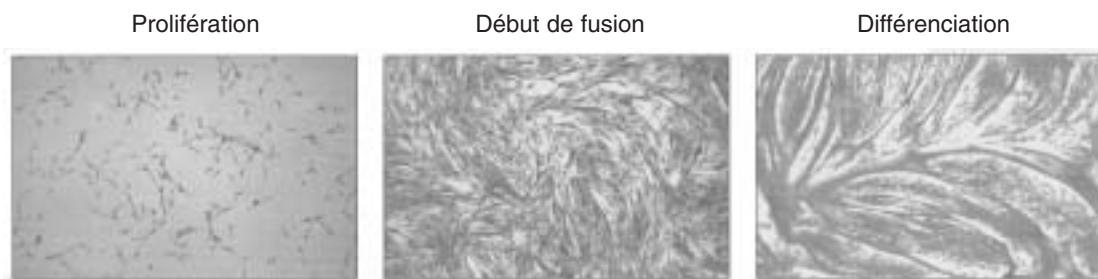
Un autre type de myoblastes apparaît plus tardivement : les myoblastes adultes, encore appelés cellules satellites parce qu'elles se situent en périphérie des fibres sous la membrane basale (figure 2). Elles ne se différencient pas immédiatement et restent à l'état quiescent (pour revue : Champion 1984). Elles interviennent dans la croissance pré- et post-natale du muscle ainsi que dans sa régénération. Suite à une blessure, les cellules satellites sont activées en réponse à des stimuli externes, tels que des facteurs de croissance par exemple (pour revue : Seale et Rudnicki 2000).

La détermination du type de fibre est sous la dépendance de nombreux facteurs, outre les facteurs de transcription myogénique et l'innervation (Schiaffino et Reggiani 1996), différentes hormones (Florini *et al* 1991, Cassar-Malek *et al* 1998) jouent un rôle important. Parmi ces hormones, il apparaît que ce sont essentiellement les hormones thyroïdiennes qui ont un effet sur l'expression des isoformes de myosine en activant l'expression de la MyHC IIb (pour revue : Wigmore et Evans 2002).

Des expériences en culture primaire de myoblastes ont montré que les mécanismes généraux de différenciation *in vivo* peuvent être reproduits *in vitro*. Après une phase importante de prolifération, les myoblastes s'alignent puis fusionnent pour se différencier en myotubes (figure 3). Les myotubes sont tout d'abord fins et courts avec des noyaux centraux. Leur croissance et leur maturation s'accompagnent d'une répartition périphérique

**Le développement des fibres musculaires commence par la prolifération cellulaire, puis les cellules s'alignent et leurs membranes fusionnent, constituant des myotubes. Ce processus se déroule au moins deux fois : au stade embryonnaire puis au cours de la vie foetale.**

**Figure 3.** Différentes étapes de la myogenèse en culture primaire de myoblastes bovins (d'après Picard et al 1998).



des noyaux (Soussi-Yanicostas 1991). Les cultures de myoblastes représentent donc un bon modèle pour des études *in vitro* des différentes étapes de la myogenèse. Des cultures primaires de myoblastes fœtaux de différentes espèces ont été mises au point (Hembree *et al* 1991 chez le porc ; Picard *et al* 1998 chez le bovin). Des techniques ont également été développées pour la réalisation de cultures primaires de cellules satellites (Doumit et Merkel 1992, Yi *et al* 2001 chez le porc ; Cassar-Malek *et al* 1999 chez le bovin). De plus, des lignées cellulaires dérivées de myoblastes et plus généralement de cellules satellites ont été produites, souvent à partir de cellules musculaires de souris.

## Conclusion

Si globalement, la mise en place des fibres musculaires suit le schéma décrit ci-dessus, il apparaît néanmoins des spécificités dans chacune des différentes espèces. Aussi, il est important de connaître précisément les différentes étapes de l'acquisition des propriétés des fibres musculaires dans les différentes espèces d'intérêt agronomique, dans l'objectif de pouvoir moduler le développement musculaire par le biais des facteurs d'élevage afin de maîtriser la qualité sensorielle de la viande, ou de la chair, en particulier la tendreté.

## Références

- Arnold H.H., Winter B., 1998. Muscle differentiation: more complexity to the network of myogenic regulators. *Cur. Opin. Genet. Dev.*, 8, 539-544.
- Ashmore C.R., Doerr L., 1971. Comparative aspects of muscle fiber types in different species. *Exp. Neurol.*, 31, 408-418.
- Bacou F., Vigneron P., 1976. Evolution périnatale des voies métaboliques glycolytiques et oxydatives de divers types de muscles squelettiques du lapin et du poulet. *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.*, 16, 675-686.
- Bandman E., 1992. Contractile protein isoforms in muscle development. *Dev. Biol.*, 154, 273-283.
- Bandman E., Rosser B.W., 2000. Evolutionary significance of myosin heavy chain heterogeneity in birds. *Review. Microsc. Res. Tech.*, 50, 473-491.
- Barrey E., 1994. Propriétés contractiles des fibres musculaires et performance physique chez le cheval. *INRA Prod. Anim.*, 7, 41-53.
- Brooke M.H., Kaiser K.K., 1970. Muscle fiber types: how many and what kind? *Arch. Neurol.*, 23, 369-79.
- Campion D.R., 1984. The muscle satellite cell: a review. *Int. Rev. Cytol.*, 87, 225-251.
- Cassar-Malek I., Listrat A., Picard B., 1998. Contrôle hormonal des caractéristiques des fibres musculaires après la naissance. *INRA Prod. Anim.*, 11, 365-377.
- Cassar-Malek I., Langlois N., Picard B., Geay Y., 1999. Regulation of bovine satellite cell proliferation and differentiation by insulin and triiodothyronine. *Domest. Anim. Endocrinol.*, 17, 373-388.
- Cossu G., Borello U., 1999. Wnt signaling and the activation of myogenesis in mammals. *Embo J.*, 18, 6867-6872.
- Dietrich S., Schubert F.R., Lumsden A., 1997. Control of dorsoventral pattern in the chick paraxial mesoderm. *Development*, 124, 3895-3908.
- Dockter J., Ordahl C.P., 2000. Dorsoventral axis determination in the somite: a re-examination. *Development*, 127, 2201-2206.
- Doumit M.E., Merkel R.A., 1992. Conditions for isolation and culture of porcine myogenic satellite cells. *Tissue Cell*, 24, 253-262.
- Draeger A., Weeds A.G., Fitzsimons R.B., 1997. Primary, secondary and tertiary myotubes in the developing skeletal muscle: a new approach to analysis of human myogenesis. *J. Neurol. Sci.*, 81, 19-43.
- Duris M.P., 1999. Variabilité génétique de la différenciation musculaire chez le bovin. P.H.D. Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 154 p.
- Edmondson D.G., Olson E.N., 1993. Helix-loop-helix proteins as regulators of muscle-specific transcription. *J. Biol. Chem.*, 268, 755-758.
- Essén-Gustavsson B., 1993. Muscle fiber characteristics in pigs and relationships to meat quality parameters. *Review. In: Puolanne E. and Demeyer D. J. (eds), Pork Quality: Genetic and Metabolic Factors*, 140-159. C.A.B. International, Wallingford.
- Florini J.R., Ewton D.Z., Magri K.A., 1991. Hormones, growth factors and myogenic differentiation. *Annu. Rev. Physiol.*, 53, 201-216.
- Harrison A.P., Rowleson A.M., Dauncey M.J., 1996. Selective regulation of myofiber differentiation by energy status during postnatal development. *Am. J. Physiol.*, 39, R667-R674.
- Hembree J.R., Hathaway M.R., Dayton W.R., 1991. Isolation and culture of fetal porcine myogenic cells and the effect of insulin, IGF-I, and sera on protein turnover in porcine myotube cultures. *J. Anim. Sci.*, 69, 3241-3250.
- Kenny-Mobbs T., Thorogood P., 1987. Autonomy of differentiation in avian branchial somites and the influences of adjacent tissues. *Development*, 100, 449-462.
- Klont R.E., Brocks L., Eikelenboom G., 1998. Muscle fibre type and meat quality. *Meat Sci.*, 49, S219-S229.
- Lefaucheur L., 2001. Myofiber typing and pig meat production. *Slov Vet Res*, 38, 5-28.
- Lefaucheur L., Le Dividich J., Mourot J., Monin G., Ecolan P., Krauss D., 1991. Influence of environmental temperature on growth, muscle and adipose tissue metabolism, and meat quality in swine. *J. Anim. Sci.*, 69, 2844-2854.
- Lefaucheur L., Edom F., Ecolan P., Butler-Browne G. S., 1995. Pattern of muscle fiber type formation in the pig. *Dev. Dyn.*, 203, 27-41.
- Lefaucheur L., Ecolan P., Barzic Y.M., Marion J., Le Dividich J., 2003. Early postnatal food intake alters myofiber maturation in pig skeletal muscle. *J. Nutr.* (in press).

- Maltin C.A., Warkup C.C., Matthews K.R., Grant C.M., Porter A.D., Delday M.I., 1997. Pig muscle fibre characteristics as a source of variation in eating quality. *Meat Sci.*, 47, 237-248.
- Mascarello F., Stecchini M.L., Rowlerson A., Balocchi E., 1992. Tertiary myotubes in postnatal growing pig muscle detected by their myosin isoform composition. *J. Anim. Sci.*, 70, 1806-1813.
- Perry R.L., Rudnicki M.A., 2000. Molecular mechanisms regulating myogenic determination and differentiation. *Front. Biosci.*, 5, D750-767.
- Peter J.B., Barnard R.J., Edgerton V.R., Gillespie C.A., Stemple K.E., 1972. Metabolic profiles of three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. *Biochemistry*, 11, 2627-33.
- Pette D., 1984. Activity-induced fast to slow transitions in mammalian muscle. *Medecine and Science in Sports and Exercise*, 16, 517-528.
- Pette D., Staron R.S., 1990. Cellular and molecular diversities of mammalian skeletal muscle fibres. *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.*, 116, 1-75.
- Peuker H., Conjard A., Putman C.T., Pette D., 1999. Transient expression of myosin heavy chain MyHC I alpha in rabbit muscle during fast-to-slow transition. *J. Muscle Res. Cell Motil.*, 20, 147-154.
- Picard B., Depreux F., Geay Y., 1998. Muscle differentiation of normal and double-muscled bovine foetal myoblasts in primary culture. *Basic Appl. Myol.*, 8, 197-203.
- Pourquie O., Coltey M., Teillet M.-A., Ordahl C., Le Douarin N.M., 1993. Control of dorsoventral patterning of somitic derivatives by notochord and floor plate. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 90, 5242-5246.
- Rehfeldt C., Fiedler I., Dietl G., Ender K., 2000. Myogenesis and postnatal skeletal muscle cell growth as influenced by selection. *Livest. Prod. Sci.*, 66, 177-188.
- Renand G., Picard B., Touraille C., Berge P., Lepetit J., 2001. Relationship between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls. *Meat Sci.*, 59, 49-60.
- Sassoon D.A., 1993. Myogenic regulatory factors: dissecting their role and regulation during vertebrate embryogenesis. *Dev. Biol.*, 156, 11-23.
- Schiaffino S., Reggiani C., 1996. Molecular diversity of myofibrillar proteins: gene regulation and functional significance. *Physiol. Rev.*, 76, 371-423.
- Seale P., Rudnicki M.A., 2000. A new look at the origin, function and 'stem-cell' status of muscle satellite cells. *Dev. Biol.*, 218, 115-24.
- Soussi-Yanicostas N., 1991. L'ontogenèse musculaire : de l'induction mésodermique à la formation du sarcomère. *Bull. Inst. Pasteur*, 89, 255-295.
- Stäl P., Eriksson P.O., Schiaffino S., Butler-Browne G.S., Thornell L.E., 1994. Differences in myosin composition between human oro-facial, masticatory and limb muscles: enzyme, immunohisto and biochemical studies. *J. Muscle Res. Cell Motil.*, 15, 517-534.
- Termin A., Staron R.S., Pette D., 1990. Myosin heavy chain isoforms in histochemically defined fiber types of rat muscle. *Histochemie*, 92, 453-457.
- White P., Cattaneo D., Dauncey M.J., 2000. Postnatal regulation of myosin heavy chain isoform expression and metabolic enzyme activity by nutrition. *Br. J. Nutr.*, 84, 185-194.
- Wigmore P.M., Evans D.J.R., 2002. Molecular and cellular mechanisms involved in the generation of fiber diversity myogenesis. *International Review of cytology*, 216, 175-232.
- Yi Z., Hathaway M.R., Dayton W.R., White M.E., 2001. Effects of growth factors on insulin-like growth factor binding protein (IGFBP) secretion by primary porcine satellite cell cultures. *J. Anim. Sci.*, 79, 2820-2826.

## Abstract

### ***Myofibre typing and ontogenesis in farm animal species.***

This paper synthesizes the studies carried out on myofibre typing and ontogenesis in the principal farm animal species since muscle fibre characteristics play a key role in meat quality. After a general description of muscle fibre characteristics and ontogenesis, four articles review the particularities of bovine, porcine, chicken and fish. In all species myofibre ontogenesis begins very early during embryonic life, with the appearance of two or three successive waves of myoblasts which constitute the origin of the different types of muscle fibres. In the largest species (bovine, pig) a third generation arises in the late foetal or early postnatal period. Following these two or three waves of myogenesis, the total number of fibres is fixed except

in fish where hyperplasia occurs after birth. Contractile and metabolic differentiation proceeds by steps in parallel to myogenesis. In bovine, the main events of differentiation occur during foetal life, whereas they occur soon after birth in pig, poultry, but some plasticity remains later in life in all species. This comparative survey shows that the cellular processes of differentiation are comparable between species, while their timing is usually species specific.

PICARD B., JURIE C., CASSAR-MALEK I., HOCQUETTE J.-F., LEFAUCHEUR L., BERRI C., DUCLOS M.J., ALAMI-DURANTE H., RESCAN P.Y., 2003. Typologie et ontogenèse des fibres musculaires chez différentes espèces d'intérêt agronomique. *INRA Prod. Anim.*, 117-123.

