

# Typologie et ontogenèse des fibres musculaires chez le porc

Après une présentation de la typologie des fibres musculaires dans le muscle squelettique du porc au poids commercial d'abattage (environ 100 kg), l'article portera sur la mise en place des fibres musculaires et l'acquisition de leurs caractéristiques contractiles et métaboliques au cours du développement.

## 1 / Typologie des fibres musculaires à 100 kg de poids vif

Sur la base du polymorphisme des chaînes lourdes de la myosine (MyHC), le muscle squelettique du porc contient 4 principaux types de fibres: I, IIA, IIX et IIB (Lefaucheur *et al* 1998). Les proportions de fibres I, IIA, IIX et IIB atteignent 10, 7, 15 et 68 % dans le muscle *longissimus*, et 68, 12, 20 et 0 % dans le *rhomboideus* chez le porc de race Large White (Lefaucheur *et al* 2002). La forte expression de la MyHC IIB chez le porc constitue une originalité par rapport aux autres gros mammifères d'élevage qui semblent en être dépourvus. Les types de fibres présentent une distribution spatiale originale en forme de rosettes chez le porc (figure 1). Chaque rosette comprend schématiquement un îlot central de fibres lentes I entouré par des fibres rapides de type IIA, IIX puis IIB en allant du centre vers la périphérie des rosettes. Le métabolisme oxydatif est élevé dans les fibres I et IIA, intermédiaire dans les fibres IIX et faible dans les fibres IIB (Lefaucheur *et al* 2002). En revanche, le métabolisme glycolytique est faible dans les fibres I, intermédiaire dans les fibres IIA et IIX, et élevé dans les fibres IIB. Dans le *longissimus* de porc Large White, les aires de section transversale (AST) des fibres IIX et IIB ( $4000 \pm 1760$  et  $4970 \pm 1770 \mu\text{m}^2$ ) sont très supérieures à celles des fibres I et IIA ( $2280 \pm 700$  et  $2200 \pm 850 \mu\text{m}^2$ ).

## 2 / Myogenèse

### 2.1 / Mise en place des fibres

Une première génération de fibres se met en place entre 35 et 55 jours de vie foetale,

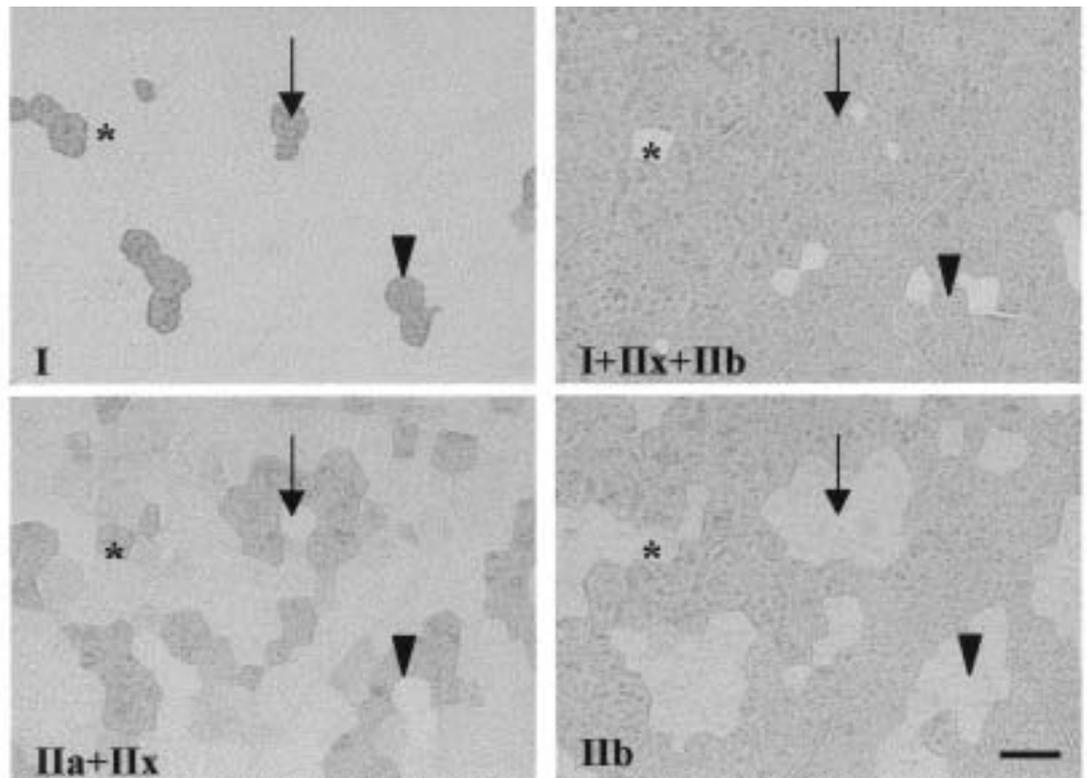
suivie par une deuxième génération entre 55 et 90 jours (Wigmore et Stickland 1983). Le nombre total de fibres musculaires est considéré comme définitivement fixé à partir de 90 jours de vie foetale chez le porc, ce qui signifie que la croissance ultérieure des muscles se fait uniquement par hypertrophie des fibres existantes. Les fibres secondaires se forment autour de chaque myotube primaire, utilisant ces derniers comme tuteur (figure 2). Le nombre de fibres secondaires entourant chaque myotube primaire atteint *in fine*  $30,1 \pm 1,1$  dans le *longissimus* et  $22,6 \pm 0,8$  dans le *rhomboideus* chez le porc Large White (Lefaucheur *et al* 2001). De très petites fibres contenant de la MyHC foetale apparaissent pendant les premières semaines postnatales chez le porcelet (Mascarello *et al* 1992, Lefaucheur *et al* 1995), elles pourraient correspondre à une troisième génération de fibres, cependant leur devenir reste à préciser.

### 2.2 / Différenciation contractile

La différenciation contractile se traduit par l'expression successive des MyHC embryonnaire, foetale et adultes (I, IIA, IIX, IIB). C'est un phénomène complexe qui varie selon la génération de fibres et le type de muscle. Ainsi, les myotubes primaires évoluent vers le type I dans la partie profonde du *semitendinosus*, et le type IIA dans la partie superficielle (Lefaucheur *et al* 1995). Les fibres secondaires peuvent évoluer vers des fibres de type I, IIA, IIX ou IIB en relation avec la composition en fibres du muscle mature considéré. Ainsi, la majorité des fibres secondaires mûrissent en fibres de type I à proximité du myotube primaire dans le *rhomboideus*, et en fibres de type IIB à la périphérie des rosettes dans le *longissimus*. Cependant, des données récentes suggèrent

**Chez le porc, l'isoforme IIB de la chaîne de myosine est fortement exprimée, alors qu'elle n'existe pas chez les autres espèces de gros mammifères d'élevage.**

**Figure 1.** Révélation histoimmunologique du type contractile des fibres sur des coupes sériées de muscle longissimus chez un porc Large White de 100 kg de poids vif à l'aide des anticorps monoclonaux NLC-MyHCs (I), S5-8H2 (I+IIx+IIb), S5-7D4 (IIa+IIx) et BF-F3 (IIb). Voir Lefaucheur et al 2002 pour l'origine des anticorps. Les flèches, têtes de flèches et astérisques repèrent des fibres homologues sur les différentes coupes sériées. Barre d'échelle : 100  $\mu$ m.



que les fibres de type IIB expriment initialement la MyHC IIx pendant les premiers jours postnataux avant d'exprimer la MyHC IIb à partir du cinquième jour (Chang et Fernandes 1997). La MyHC IIa serait quant à elle déjà exprimée pendant la période foetale et ne subsisterait que dans les fibres de type IIA chez l'adulte. La MyHC foetale disparaît entre la naissance et l'âge de 15 jours chez le porc, de manière plus précoce dans les myotubes primaires (Lefaucheur et al 1995). Par ailleurs, une expression transitoire de la MyHC alpha-cardiaque a été observée pendant les pre-

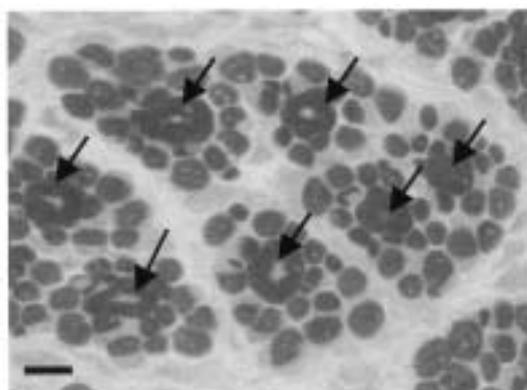
mières semaines postnatales dans une sous-population de fibres secondaires destinées à évoluer vers le type I à proximité directe des myotubes primaires (Lefaucheur et al 1997). Enfin, une MyHC correspondant à la MyHC extra-oculaire a été mise en évidence dans l'ensemble des muscles squelettiques de certains porcelets à la naissance (Lefaucheur et al 2001) ; cependant la persistance de cette expression atypique et sa signification physiologique restent à étudier. Globalement, il apparaît que la distribution en rosettes est le résultat direct et logique de la mise en place et de la maturation des deux générations successives de fibres chez le porc.

### 2.3 / Différenciation métabolique

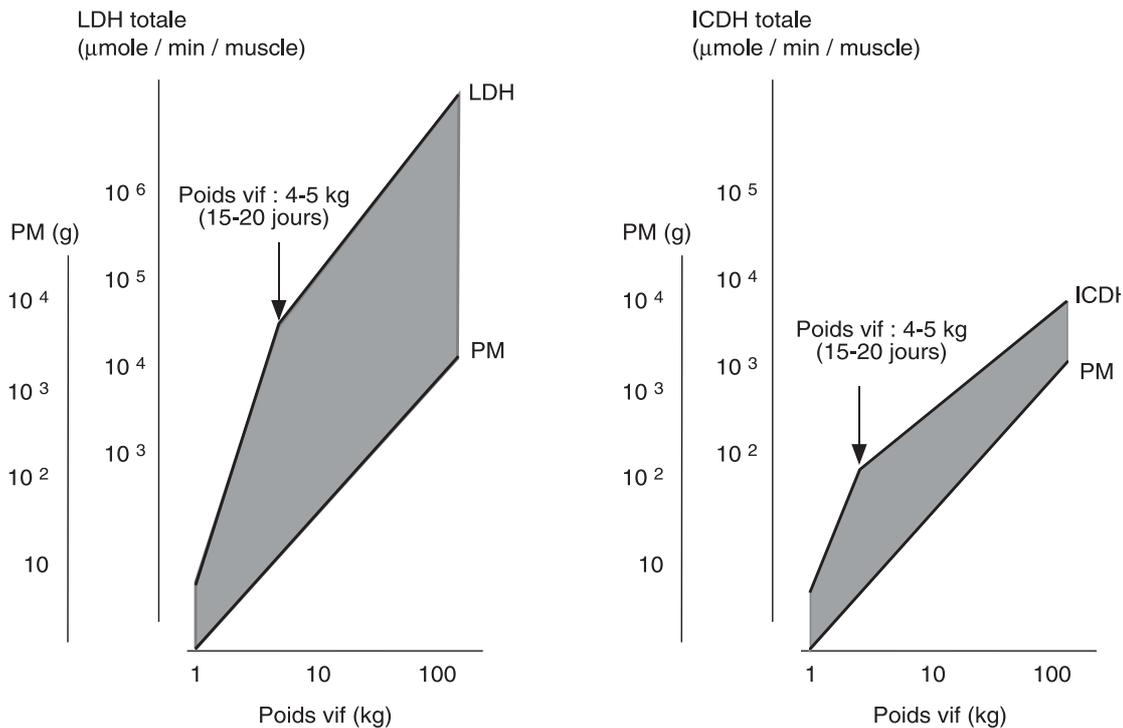
A notre connaissance, l'évolution du métabolisme énergétique musculaire pendant la période foetale a été peu étudiée chez le porc. A la naissance, la majorité des fibres musculaires sont de type oxydatif, alors que le métabolisme glycolytique est faible. A partir de la naissance, le métabolisme glycolytique du *longissimus* augmente très fortement jusqu'à 2 à 3 semaines, puis plus lentement. Le métabolisme oxydatif quant à lui augmente jusqu'à 2 à 3 semaines d'âge, et diminue par la suite (figure 3). La distinction des fibres oxydatives, oxydo-glycolytiques et glycolytiques par histoenzymologie n'est possible qu'à partir de 3 semaines chez le porc (Lefaucheur et Vigneron 1986). L'ensemble des données montre que les

**Le nombre total de fibres est fixé à partir de 90 jours de la vie foetale du porc.**

**Figure 2.** Coloration ATPase (pH 4,3) des fibres dans la partie rouge du muscle semitendinosus chez un fœtus de porc Large White âgé de 75 jours. Les flèches indiquent les myotubes primaires qui servent de tuteurs pour la mise en place des fibres secondaires. Barre d'échelle : 10  $\mu$ m.



**Figure 3.** Croissance allométrique du poids du muscle longissimus (PM) et des activités enzymatiques totales (muscle entier) de la lactate déshydrogénase (LDH) et de l'isocitrate déshydrogénase (ICDH) au cours de la période postnatale chez le porc Large White. La partie grisée permet de suivre l'évolution des activités par gramme de muscle frais. Adapté de Lefaucheur et Vigneron 1986.



deux premières semaines postnatales sont le siège de profondes modifications du métabolisme énergétique musculaire et que la part du métabolisme énergétique détenue par le métabolisme glycolytique augmente jusqu'au poids commercial d'abattage.

## 2.4 / Aire de section transversale des fibres

Alors que le nombre total de fibres augmente fortement, l'AST des fibres varie peu pendant la période foetale (Thurley 1972). Les myotubes primaires sont d'emblée environ 5 fois plus gros que les fibres de seconde génération. A la naissance, les AST des fibres primaires et secondaires du *longissimus* valent respectivement 575 et 105  $\mu\text{m}^2$  (Lefaucheur *et al* 2001). La période postnatale se caractérise par une augmentation importante de l'AST des fibres jusqu'au poids commercial d'abattage (Fiedler *et al* 1991). Dans le *longissimus*, l'AST des fibres glycolytiques augmente plus rapidement que celle des autres fibres, et il semble que ce soient les plus grosses fibres oxydo-glycolytiques qui se convertissent en fibres glycolytiques par un phénomène de dilution mitochondriale.

## 3 / Principaux facteurs de variation

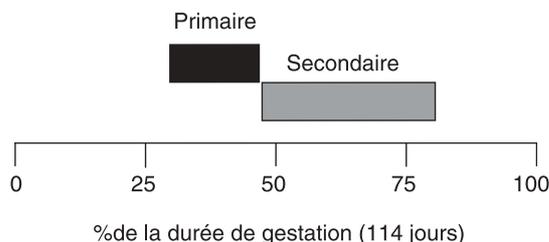
Le type de muscle est le principal facteur qui influence la composition en fibres. Les muscles profonds impliqués dans le maintien de la posture contiennent plus de fibres lentes oxydatives que les muscles superfi-

ciels impliqués dans des mouvements brefs et rapides. La composition en fibres peut également fortement varier à l'intérieur d'un même muscle. Ainsi, le pourcentage de fibres I dans le muscle *semitendinosus* varie de 4 % dans sa partie superficielle à 45 % dans sa partie profonde (Beermann *et al* 1990). Le second facteur est le type génétique de l'animal. Plusieurs études montrent que la proportion de fibres oxydatives est plus élevée chez les races de porcs sauvages que chez les races domestiques (Rahelic et Puac 1981). Les porcs de race Meishan, à faible potentiel de croissance musculaire, ont un nombre total de fibres inférieur à celui des races européennes standards, de plus, les fibres sont plus petites, plus oxydatives et moins glycolytiques (Bonneau *et al* 1990). Les porcs de race Duroc, qui présentent par ailleurs un taux de lipides intramusculaires supérieur, ont plus de fibres de type I que les animaux Large White. Les gènes *hal* et *RN-*, deux gènes majeurs qui influencent la croissance et la qualité de la viande chez le porc, agissent aussi sur la composition en fibres musculaires. Le gène *hal* entraîne une augmentation de la proportion et de la taille des fibres IIB (Dépreux *et al* 2000). En revanche, le gène *RN-* entraîne une évolution vers un métabolisme plus oxydatif et moins glycolytique (Lebret *et al* 1999). Enfin, une étude réalisée au sein de la race Large White montre que la composition en fibres est fortement héritable (Larzul *et al* 1997), ce qui suggère une possibilité de sélection.

En conclusion, les grandes étapes de la myogenèse chez le porc sont semblables à celles rencontrées chez les autres mammi-

**La composition en fibres varie selon le type de muscle et aussi selon le type génétique du porc : dans les races à faible potentiel musculaire, les fibres sont plus petites, moins glycolytiques et leur nombre total est plus faible.**

**Figure 4.** Chronologie de l'ontogénèse des fibres des générations primaires et secondaires chez le fœtus de porc.



fères, mais présentent un déroulement dans le temps propre à l'espèce porcine (figure 4). Par ailleurs, certaines spécificités comme la distribution des types de fibres en rosettes, la forte expression de la MyHC Iib, et les expressions atypiques des MyHC alpha-cardiaque et extra-oculaire après la naissance en font un modèle original pour étudier la myogénèse d'une part, et ses relations avec les aspects quantitatifs et qualitatifs de la production de viande d'autre part. Enfin, outre l'influence du type de muscle, le principal facteur de variation de la mise en place des fibres et de leur diversification semble être d'ordre génétique.

## Références

- Beermann D.H., Fishell V.K., Roneker K., Boyd R.D., Armbruster G., Souza L., 1990. Dose-response relationships between porcine somatotropin, muscle composition, muscle fiber characteristics and pork quality. *J. Anim. Sci.*, 68, 2690-2697.
- Bonneau M., Mourot J., Noblet J., Lefaucheur L., Bidanel J.P., 1990. Tissue development in Meishan pigs: muscle and fat development and metabolism and growth regulation by somatotropic hormone. *INRA Chinese Pig Symposium*, July 5-6, 1990, Toulouse, France, 203-213.
- Chang K.C., Fernandes K., 1997. Developmental expression and 5' end cDNA cloning of the porcine 2x and 2b myosin heavy chain genes. *DNA Cell Biol.*, 16, 1429-1437.
- Dépreux F.F.S., Okamura C., Swartz D.R., Grant A.L., Brandstetter A.M., Gerrard D.E., 2000. Quantification of myosin heavy chain isoform in porcine muscle using an enzyme-linked immunosorbent assay. *Meat Sci.*, 56, 261-269.
- Fiedler I., Wegner J., Feige K.-D., 1991. Growth model for fibre diameter in two porcine muscles. *Arch. Tierz.*, 34, 57-62.
- Larzul C., Lefaucheur L., Ecolan P., Gogué J., Talmant A., Sellier P., Le Roy P., Monin G., 1997. Phenotypic and genetic parameters for *Longissimus* muscle fiber characteristics in relation to growth, carcass, and meat quality traits in Large White pigs. *J. Anim. Sci.*, 75, 3126-3137.
- Lebret B., Le Roy P., Monin G., Lefaucheur L., Caritez J.C., Talmant A., Elsen J.M., Sellier P., 1999. Influence of the three RN genotypes on chemical composition, enzyme activities and myofiber characteristics of porcine skeletal muscle. *J. Anim. Sci.*, 77, 1482-1489.
- Lefaucheur L., Vigneron P., 1986. Postnatal changes in some histochemical and enzymatic characteristics of three pig muscles. *Meat Sci.*, 16, 199-216.
- 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., Hoffman R., Okamura C., Gerrard D., Leger J.J., Rubinstein N., Kelly A., 1997. Transitory expression of alpha cardiac myosin heavy chain in a subpopulation of secondary generation muscle fibers in the pig. *Dev. Dyn.*, 210, 106-116.
- Lefaucheur L., Hoffman R.K., Gerrard D.E., Okamura C.S., Rubinstein N., Kelly A., 1998. Evidence for three adult fast myosin heavy chain isoforms in type II skeletal muscle fibers in pigs. *J. Anim. Sci.*, 76, 1584-1593.
- Lefaucheur L., Ecolan P., Lossec G., Gabillard J.C., Butler-Browne G.S., Herpin P., 2001. Influence of early post-natal cold exposure on myofiber maturation in pig skeletal muscle. *J. Muscle Res. Cell Motil.*, 22, 439-452.
- Lefaucheur L., Ecolan P., Plantard L., Gueguen N., 2002. New insights into muscle fiber types in the pig. *J. Histochem. Cytochem.*, 50, 719-730.
- 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.
- Rahelic S., Puac S., 1981. Fibre types in *longissimus dorsi* from wild and highly selected pig breeds. *Meat Sci.*, 5, 439-450.
- Thurley D.C., 1972. Increase in diameter of muscle fibers in the fetal pig. *Br. Vet. J.*, 128, 355-358.
- Wigmore P.M., Stickland N.C., 1983. Muscle development in large and small pig fetuses. *J. Anat.*, 137, 235-245.