

# Typologie et ontogenèse des fibres musculaires chez les poissons

Chez les poissons, le tissu musculaire occupe une part plus importante de la masse corporelle que chez les autres vertébrés. Les muscles locomoteurs axiaux représentent 40 à 60 % de la masse corporelle totale des poissons adultes. Ces muscles sont segmentés en myotomes qui ont la forme de W et qui s'emboîtent les uns dans les autres (figure 1). Les myotomes sont délimités par des myoseptes conjonctifs dans lesquels les fibres musculaires s'insèrent. L'orientation des fibres dans les myotomes est complexe et varie à la fois selon l'axe longitudinal du poisson et selon la distance depuis la colonne vertébrale ; en général, les fibres superficielles sont parallèles à l'axe du corps alors que les fibres profondes forment des angles pouvant atteindre 40° avec l'axe longitudinal du poisson (Alexander 1969).

## 1 / Diversité des fibres musculaires chez les poissons

Les différents types de fibres musculaires qui existent dans la musculature myotomale des poissons adultes occupent des positions anatomiques distinctes. Chez de nombreux poissons, une couche superficielle de fibres rouges recouvre une masse importante de fibres blanches, la proportion de ces deux types de fibres variant suivant les espèces (Bone 1978). Ces deux principaux types de fibres sont recrutés différemment en fonction

de la vitesse de nage du poisson : les fibres rouges seules pour des vitesses de nage faibles, et les fibres rouges et blanches pour des vitesses de nage importantes (Rome *et al* 1988). Les fibres blanches des poissons permettent les mouvements de nage rapide grâce à leur vitesse de contraction élevée et à leur orientation au sein du muscle blanc (Rome *et al* 1988).

Chez la plupart des poissons téléostéens, les fibres rouges et blanches sont séparées par une zone intermédiaire (fibres roses), qui varie suivant les espèces à la fois en épaisseur et en types de fibres (Mascarello *et al* 1986). A ces principaux types de fibres musculaires s'ajoutent, chez certaines espèces, d'autres types de fibres présents en petite quantité et situés sous les fibres rouges (fibres de bordure du muscle rouge : Van Raamsdonk *et al* 1980 et 1982), entre les fibres rouges et les fibres intermédiaires (fibres toniques : Kilarski et Kozłowska 1985, Sanger *et al* 1988 et 1989, Stoiber *et al* 2002), entre les fibres intermédiaires et les fibres blanches (fibres de la zone de transition : Van Raamsdonk *et al* 1980, Kilarski et Kozłowska 1985, Sanger *et al* 1988 et 1989) ou dispersées dans les extrémités dorsale et ventrale du muscle blanc (Van Raamsdonk *et al* 1980 et 1982). La position anatomique de ces fibres dans une darne de la région caudale du poisson zèbre et d'un cyprinidé est représentée sur la figure 2.

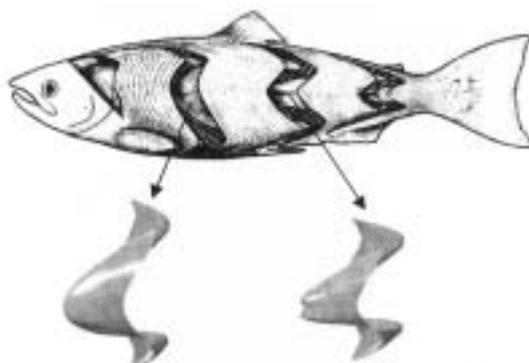
Comme pour les autres espèces d'intérêt agronomique, les différents types de fibres musculaires des poissons peuvent être différenciés par des techniques morphométriques, histochimiques, électrophorétiques, immunocytochimiques et d'hybridation *in situ*. Ces techniques permettent de différencier les fibres musculaires des poissons selon différents critères.

### 1.1 / Caractéristiques morphométriques

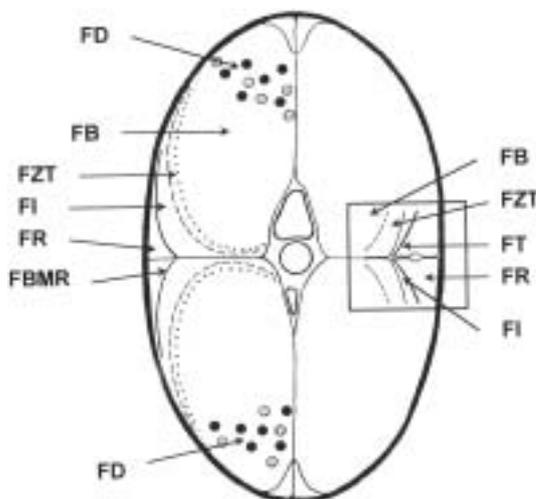
Comme chez les mammifères, les techniques d'histologie quantitative permettent un classement des fibres musculaires des poissons en fonction de leur taille et de leur ultrastructure (tableau 1). La distribution des diamètres des fibres musculaires est différen-

**Le tissu musculaire des poissons est segmenté en myotomes.**

**Figure 1.** Forme des myotomes chez le saumon (d'après Van Leeuwen 1999).



**Figure 2.** Localisation des différents types de fibres musculaires dans une section transversale de la région caudale du poisson zèbre (partie gauche du schéma) et de certains cyprinidés (rectangle dans la partie droite du schéma). FR : fibres rouges, FI : fibres intermédiaires, FB : fibres blanches, FBMR : fibres de bordure du muscle rouge, FT : fibres toniques, FZT : fibres de la zone de transition, FD : fibres dispersées. D'après Van Raamsdonk et al (1980) et Sanger et al (1988).



te suivant leur type. Les plus grands diamètres de fibres sont observés dans le muscle blanc. Dans ce muscle, la distribution des diamètres des fibres est plus étendue chez les poissons de taille adulte importante (carpe) que chez les poissons de taille adulte réduite (guppy). Les fibres musculaires blanches ont un volume de myofibrilles supérieur, un volume de mitochondries inférieur et un nombre de terminaisons nerveuses supérieur à ceux des fibres musculaires rouges.

## 1.2 / Propriétés histochimiques

Les techniques histochimiques permettent de classer les fibres en fonction de l'activité de différentes enzymes, comme l'adénosine

triphosphatase myofibrillaire (ATPase) ou la succinate déshydrogénase (SDH), et de leur teneur en lipides et glycogène. Le classement histochimique des fibres musculaires tient compte à la fois du type contractile des fibres qui est relié à l'activité de l'ATPase myofibrillaire (Barany 1967) et de leur type métabolique (activité de la SDH élevée = métabolisme oxydatif). Le tableau 2 montre d'une part que les fibres musculaires rouges, intermédiaires et blanches des poissons peuvent être différenciées sur la base de leurs propriétés histochimiques et, d'autre part, que certaines propriétés histochimiques sont communes aux différentes espèces, alors que d'autres varient en fonction des espèces de poisson.

Pour les huit espèces présentées sur le tableau 2, l'activité des enzymes du métabolisme oxydatif est plus élevée dans le muscle rouge que dans le muscle blanc. Lorsque l'on utilise une préincubation alcaline pour mettre en évidence l'activité de l'ATPase myofibrillaire, celle-ci est plus élevée dans le muscle blanc que dans le muscle rouge. L'utilisation d'une préincubation acide pour la mise en évidence de l'activité de l'ATPase myofibrillaire conduit à l'obtention de résultats différents suivant les espèces de poisson : chez certaines espèces comme le guppy, le gobie et la truite, l'activité de l'ATPase myofibrillaire du muscle rouge est supérieure à celle du muscle blanc alors que chez d'autres espèces comme le poisson chat, la carpe et l'anguille c'est l'inverse qui est observé.

De plus, alors que chez certaines espèces comme le poisson chat ou le guppy, toutes les fibres du muscle blanc profond présentent les mêmes caractéristiques histochimiques, chez d'autres espèces comme la carpe ou l'anguille, les petites fibres du muscle blanc ont des propriétés différentes des grosses fibres de ce même muscle. Ces différences sont observées pour l'activité de la succinate déshydrogénase, pour la quantité de glycogène présent dans les fibres, et pour l'activité de

**Tableau 1.** Quelques caractéristiques morphométriques des fibres de la musculature axiale des poissons adultes.

| Fibres musculaires                               | Blanches | Rouges | Intermédiaires | Toniques | Transition | Espèce      | Référence                                     |
|--|----------|--------|----------------|----------|------------|-------------|---|
| Diamètre (µm)                                    | 15-185   | 10-50  | 15-110         |          |            | Morue       | Korneliussen <i>et al</i> (1978)              |
|  | 20-180   | 9-37   | 10-52          |          |            | Carpe       | Akster (1985),<br>Koumans <i>et al</i> (1993) |
|  | 10-120   | 10-60  | 20-50          |          |            | Cyprin doré | Tatarczuch et Kilarski (1982)                 |
|  | 48-72    | 21-46  | 10-39          | 8-24     | 25-46      | Loche       | Kilarski et Kozłowska (1985)                  |
| Caractéristiques ultrastructurales               |          |        |                |          |            |             |   |
| Volume des myofibrilles (%)                      | 85       | 60     | 75             | 45       |            | Chevaïne    | Sanger (1997)                                 |
| Longueur des sarcomères (µm)                     | 1,7      | 1,9    | 1,6            | 2,1      | 1,8        | Loche       | Kilarski et Kozłowska (1985)                  |
| Épaisseur de la strie Z (nm)                     | 47       | 54     | 50             | 64       | 59         | Loche       | Kilarski et Kozłowska (1985)                  |
| Volume des tubules T (%)                         | 0,26     | 0,18   | 0,19           |          |            | Perche      | Akster (1981)                                 |
| Volume des mitochondries (%)                     | 1,1      | 21,4   | 6,9            | 9,6      |            | Chevaïne    | Sanger (1997)                                 |
| Volume des noyaux (%)                            |          | 0,9    | 0,4            |          |            | Carpe       | Akster (1985)                                 |
| Nombre de terminaisons nerveuses par mm de fibre | 93       | 75     | 74             |          |            | Carpe       | Akster (1983)                                 |

**Tableau 2.** Propriétés histochimiques et immunohistochimiques des fibres musculaires rouges, intermédiaires et blanches de quelques poissons Téléostéens (d'après Rowleron et al 1985).

| Espèce       | Type de muscle | Propriétés histochimiques |      |                     |                  | Propriétés immunologiques |        |          |          |
|--------------|----------------|---------------------------|------|---------------------|------------------|---------------------------|--------|----------|----------|
|              |                | SDH                       | PAS  | mATPase<br>alcaline | mATPase<br>acide | anti-S                    | anti-F | anti-SHC | anti-FHC |
| Poisson chat | Rouge          | ++                        | ++   | -                   | -                | +                         | -      | +        | -        |
|              | Intermédiaire  | +                         | +    | +                   | -                | -                         | +      | -        | +        |
|              | Blanc          | -                         | -    | ++                  | +                | -                         | +      | -        | +        |
| Guppy        | Rouge          | +++                       | +++  | -                   | -                | +++                       | -      | +/+      | -        |
|              | Intermédiaire  | +/+                       | +/+  | +++                 | +++              | +/+                       | -      | +/+      | -        |
|              | Blanc          | -                         | -    | ++                  | -                | -                         | +      | -        | -        |
| Gobie        | Rouge          | ++/-                      | ++/- | -                   | -                | +/+                       | -      | +/+      | -        |
|              | Intermédiaire  | +/+                       | +/+  | +++                 | +++              | +/+                       | +/+    | +/+      | -        |
|              | Blanc          | -                         | -    | +                   | -                | -                         | +      | -        | -        |
| Truite       | Rouge          | +                         | ++   | (+)                 | (+)              | +                         | -      | +        | -        |
|              | Intermédiaire  | (+)                       | -    | (+)                 | -                | -                         | +      | -        | +        |
|              | Blanc G/p      | -                         | -    | +++                 | -                | -                         | +/+    | -        | +/+      |
| Carpe        | Rouge          | +                         | +    | -                   | -                | +                         | -      | +        | -        |
|              | Intermédiaire  | -                         | ++   | (+)                 | -                | -                         | +      | -        | +        |
|              | Blanc G/p      | -                         | +++  | +++                 | +++              | -                         | +/+    | -        | +/+      |
| Cyprin doré  | Rouge          | ++                        | +    | -                   | (+)              | -                         | +/+    | -        | +/+      |
|              | Intermédiaire  | +                         | (+)  | +                   | (+)              | +                         | -      | +        | -        |
|              | Blanc G/p      | -                         | -    | +/+                 | -                | -                         | +      | -        | +        |
| Anguille     | Rouge          | ++                        | ++   | -                   | +                | +                         | -      | +        | -        |
|              | Blanc G/p      | -                         | -    | +/+                 | +/+              | -                         | +/+    | -        | +/+      |
| Mullet       | Rouge          | ++                        | (+)  | -                   | +                | +                         | -      | +        | -        |
|              | Intermédiaire  | +/+                       | +/+  | -                   | +/+              | +/+                       | -      | +/+      | -        |
|              | Blanc*         | -                         | +    | +                   | -                | -                         | +      | -        | +        |
|              | Blanc** G/p    | -                         | -    | +/+                 | -                | -                         | +/+    | -        | +/+      |

Réactions histochimiques : SDH= activité de la succinate déshydrogénase, PAS= réaction Périodic Acid Schiff (mise en évidence du glycogène), mATPase= activité de l'ATPase myofibrillaire après préincubation alcaline ou acide. Réactions immunohistochimiques : réaction des fibres musculaires avec des antisera dirigés contre des myosines de mullet, anti-S= anti-myosine lente, anti-F= anti-myosine rapide, anti-SHC= anti-chaîne lourde de myosine lente, anti-FHC= anti-chaîne lourde de myosine rapide.

G/p : respectivement les fibres blanches de grand et de petit diamètre. \* hors et \*\* pendant la période de croissance.

+, - : représentent l'intensité relative de la coloration des différents types de fibres musculaire. Coloration ++ très forte, + forte, (+) modérée, - très faible ou inexistante.

l'ATPase myofibrillaire après préincubation acide (tableau 2). La figure 3 illustre les différences d'activité de l'ATPase myofibrillaire qui peuvent être observées au sein du muscle blanc de certains poissons.

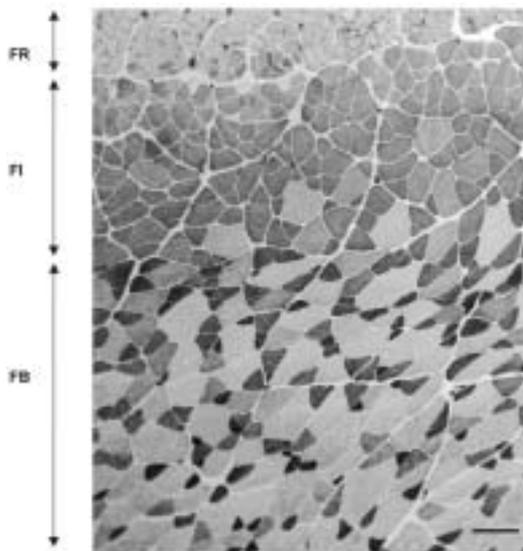
Les autres types de fibres musculaires identifiés chez certaines espèces comme les cyprinidés (fibres toniques, fibres de transition) et le poisson zèbre (fibres de transition, fibres de bordure du muscle rouge, fibres dispersées aux extrémités dorsale et ventrale des myotomes) présentent des sensibilités différentes au pH utilisé pour la mise en évidence de l'activité de l'ATPase myofibrillaire (tableau 3).

### 1.3 / Propriétés immunocytochimiques

Comme chez les autres vertébrés, la molécule de myosine des poissons est constituée de deux chaînes lourdes et de quatre chaînes légères. Les fibres musculaires des poissons expriment des isoformes de myosine spécifiques, formées par différents types de chaînes légères et de chaînes lourdes de myosine. Les fibres rouges, blanches, intermédiaires, de bordure du muscle rouge et toniques contiennent des chaînes lourdes de myosine différentes ; les fibres de la zone de transition et les fibres dispersées dans les extrémités dorsales et ventrales du muscle blanc contiennent un mélange de chaînes

**Aux 2 principaux types de fibres des poissons s'ajoutent, chez certaines espèces, plusieurs autres types, de localisation et de propriétés métaboliques et contractiles variables.**

**Figure 3.** Mise en évidence de l'hétérogénéité d'activité de l'ATPase myofibrillaire (pH 4,2) au sein de la musculature axiale du bar (H. Alami-Durante, résultats non publiés). FR : fibres rouges, FI : fibres intermédiaires, FB : fibres blanches. Barre d'échelle = 100  $\mu$ m.



lourdes de myosines blanches et intermédiaires (Van Raamsdonk *et al* 1980, Karasinski *et al* 1994). Les poissons possèdent des isoformes de chaînes légères spécifiques des muscles blanc (LC1f, LC2f, LC3f) et rouge (LC1s, LC2s) dont le poids moléculaire varie suivant l'espèce (Rowlerson *et al* 1985). Les fibres intermédiaires ont les mêmes chaînes légères de myosine que les fibres blanches (Scapolo et Rowlerson 1987).

L'utilisation de techniques immunohistochimiques permet de visualiser dans une darne de poisson les différents types de fibres musculaires en fonction de leurs contenus en isoformes de myosine. Les tableaux 2 et 3 montrent que l'utilisation de différents anticorps dirigés soit contre des molécules de myosine entière, soit contre des chaînes lourdes de myosine permet de différencier certains types de fibres musculaires de poisson. Ces données indiquent aussi qu'il est pos-

sible d'étudier l'expression de certaines myosines de poissons en utilisant des anticorps dirigés contre des myosines d'une autre espèce de poisson ou contre des myosines aviaires. Le nombre de types de fibres musculaires qu'il est possible de discriminer avec de tels anticorps n'est pas le même pour tous les poissons. Par exemple, l'utilisation d'anticorps anti-myosines de mulot ne permet pas de différencier les fibres intermédiaires et les fibres blanches chez le poisson chat, alors qu'elle le permet chez le cyprin doré. Chez certaines espèces comme la carpe et le bar, l'emploi d'anticorps anti-myosine de mulot a permis de mettre en évidence des formes de myosine différentes entre les fibres blanches de petit et grand diamètre (Rowlerson *et al* 1985, Scapolo *et al* 1988). Chez la truite, la discrimination des fibres blanches de grand et de petit diamètre n'est pas possible en utilisant ces anticorps anti-myosine de mulot (cf tableau 2), mais elle l'est en utilisant un anticorps anti-myosine de muscle de truite et de dinde (Fauconneau et Paboeuf 1998). Chez la carpe, l'hétérogénéité du muscle blanc dans l'expression des isoformes de myosine a été confirmée en visualisant par hybridation *in situ* l'expression spécifique dans les petites fibres d'un gène de chaîne lourde de myosine (Ennion *et al* 1995).

D'autres protéines myofibrillaires présentent également des isoformes muscle - spécifiques. C'est le cas des troponines T et I ainsi que des tropomyosines dont différentes isoformes ont été identifiées dans le muscle rouge et dans le muscle blanc de la carpe (Feller *et al* 1990), du hareng (Crockford et Johnston 1993) et de l'omble chevalier (Martinez et Christiansen 1994).

## 2 / Mise en place des fibres musculaires dans le myotome de poisson

La croissance des muscles se réalise à la fois par hypertrophie (augmentation de la taille des fibres musculaires existantes) et par

**Tableau 3.** Propriétés histochimiques et immunohistochimiques des fibres toniques, des fibres de transition, des fibres de bordure du muscle rouge, et des fibres dispersées aux extrémités ventrales et dorsales des myotomes des téléostéens (d'après Van Raamsdonk *et al* (1980) pour le poisson zèbre et Sanger *et al* (1989) pour les cyprinidés).

| Fibres                                    | toniques | de transition | de bordure du muscle rouge | dispersées aux extrémités dorsale et ventrale | Espèce        |
|---|----------|---------------|----------------------------|---|---------------|
| <b>Propriétés histochimiques</b>          |          |               |                            |   |               |
| (Mg <sup>2+</sup> -ATPase) myofibrillaire |          |               |                            |   |               |
| pH=4,4                                    | -/+      | -/+           |                            |   | Cyprinidés    |
| pH=4,6                                    |          | -/+           | +++                        | -/+   | Poisson zèbre |
| pH=10,2                                   |          | +++           | -                          | +++   | Poisson zèbre |
| pH=10,35                                  | -/+      | -/+           |                            |   | Cyprinidés    |
| Succinate déshydrogénase                  | -        | -/+           |                            |   | Cyprinidés    |
| <b>Propriétés immunohistochimiques</b>    |          |               |                            |   |               |
| Réaction avec des anticorps anti-myosine  |          |               |                            |   |               |
| - de muscle rouge de carpe                |          | -             | -                          | -   | Poisson zèbre |
| - de muscle blanc de carpe                |          | +++           | -                          | +++   | Poisson zèbre |
| - de muscle pectoralis de poulet          |          | -/+           | -                          | -/+   | Poisson zèbre |
| - de cœur de poulet                       |          | +             | +++                        | +   | Poisson zèbre |

hyperplasie (addition de nouvelles fibres). Contrairement aux mammifères, chez les poissons, la capacité d'augmenter le nombre de fibres musculaires perdure chez les larves après l'éclosion et, pour certaines espèces, chez les juvéniles et les adultes.

## 2.1 / Myogenèse embryonnaire

Le muscle squelettique du tronc et de la queue dérivent chez les poissons des somites embryonnaires qui se forment par segmentation récurrente du mésoderme présomitique ou plaque segmentaire. Les somites se forment selon un axe rostro-caudal - de l'avant vers l'arrière de l'embryon - de part et d'autre de la notochorde. Les somites les plus rostraux sont donc les plus anciennement formés alors que les somites les plus caudaux sont les derniers apparus. L'arrangement réitéré de blocs musculaires, cartilagineux et osseux chez le poisson adulte témoigne de cette segmentation d'origine embryonnaire.

Les somites embryonnaires sont d'abord constitués de cellules multipotentes qui, sous l'influence d'inductions embryonnaires multiples émanant de tissus voisins (notochorde, tube neural, ectoderme), vont se différencier en lignages cellulaires distincts. La très grande majorité des cellules somitiques de l'embryon de poisson vont former des précurseurs myogéniques à l'origine du muscle myotomal. Cette prédominance explique l'importance de la musculature axiale des poissons. En contrepartie, les précurseurs cellulaires du sclérotome à l'origine du squelette axial y sont minoritaires, ce qui n'est pas le cas chez les vertébrés supérieurs.

### a / Expression des gènes de détermination et de différenciation musculaire dans les somites de l'embryon de poisson

Des gènes orthologues (*i.e.* homologues à ceux identifiés chez d'autres espèces) à MyoD, myogénine, myf5 et mrf4 ont été isolés chez diverses espèces de poissons comme la truite, le poisson zèbre, la carpe ou encore le fugu (Rescan 2001). Comme conséquence d'événements de duplications géniques additionnels sans équivalent chez les vertébrés supérieurs, deux orthologues peuvent coexister dans le génome des poissons. Ainsi, deux gènes MyoD non alléliques ont été isolés chez la truite et chez la daurade (Delalande et Rescan 1999, Tan et Du 2002).

L'hétérogénéité fonctionnelle des différents régulateurs myogéniques identifiés chez les poissons est suggérée par la séquentialité de leur expression au cours de la différenciation musculaire embryonnaire. Ainsi il a été montré que MyoD (ou au moins un des deux orthologues de MyoD lorsque qu'ils sont deux) est exprimé très précocement dans la plaque segmentaire bien avant la formation des somites. L'expression initiale de MyoD dans la plaque segmentaire affecte toujours une population de cellules myogéniques située en position médiane dans le somite (Weinberg *et al* 1996,

Delalande et Rescan 1999, Tan et Du 2002). Cette population médiane est constituée des cellules myogéniques à l'origine du muscle lent. L'expression de MyoD s'étend ensuite aux cellules myogéniques de la portion latérale du somite à l'origine du muscle rapide. Tout comme MyoD, Myf5 est exprimé précocement dans le mésoderme présomitique. Le gène myogénine n'est pas, lui, activé dans le mésoderme présomitique, mais le devient seulement dans les somites en formation ou néoformés (Weinberg *et al* 1996, Delalande et Rescan 1999). Il semble donc, à l'instar de ce qui a été rapporté chez les vertébrés supérieurs, que MyoD et Myf5 aient un rôle initiateur de la myogénèse alors que la myogénine interviendrait plus tardivement dans l'expression de la différenciation musculaire. Le patron d'expression de gènes homologues à mrf4 n'a pas été publié à ce jour chez les poissons. Signalons que l'expression des gènes de différenciation musculaire (chaînes lourdes et légères de myosines) est nettement postérieure à celle de leurs régulateurs amonts à motif bHLH (Rescan *et al* 2001, Thiebaud *et al* 2001).

### b / Mise en place et différenciation des fibres musculaires lentes et rapides dans le somite/myotome du poisson

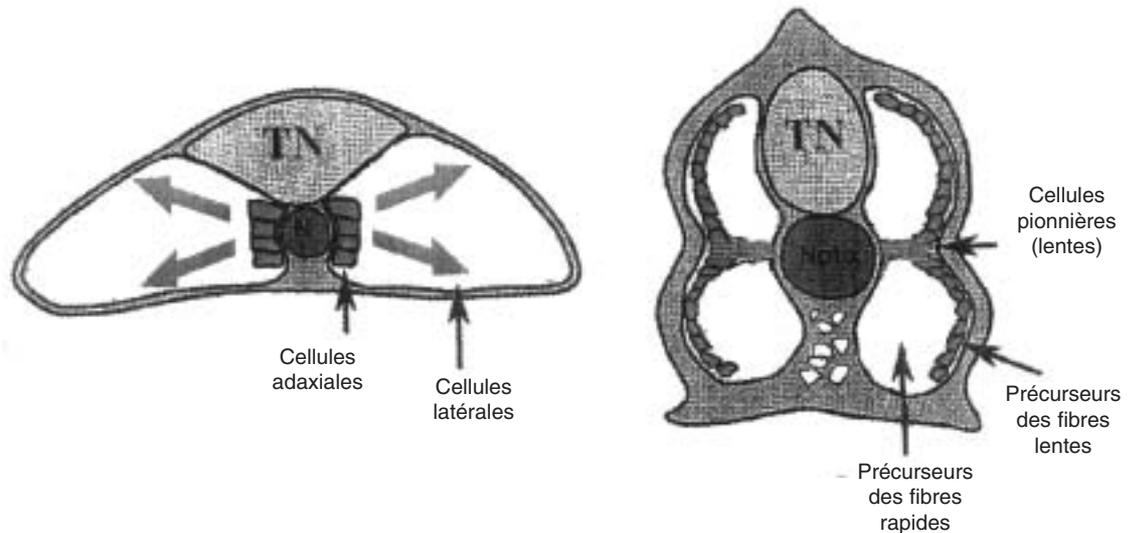
Nous avons montré que la musculature myotomale des poissons adultes était constituée principalement de deux types de fibres (des fibres lentes périphériques, peu nombreuses, de couleur rouge sombre et des fibres profondes, majoritaires, plus pâles) qui présentent un métabolisme différent (oxydatif pour les fibres lentes et glycolytique pour les rapides) et ont des implications fonctionnelles distinctes. Une conception simple serait que les fibres lentes dérivent des précurseurs myogéniques périphériques du somite et les fibres rapides, des précurseurs profonds. En fait il n'en est rien. L'examen histologique et l'étude des patrons d'expression de gènes variés (dont MyoD) font apparaître dans la plaque segmentaire une population cellulaire distincte (les cellules adaxiales) qui a l'étonnante propriété, au cours de la maturation du somite, de migrer radialement vers les régions périphériques du myotome pour y former le muscle lent (Devoto *et al* 1996). Parmi ces cellules adaxiales, notons qu'une sous-population de cellules dites pionnières exprimant spécifiquement l'antigène *engrailed* colonisera le myoseptum transverse qui est en continuité avec le muscle lent (Figure 4). Différemment, la musculature rapide trouve son origine dans les précurseurs myogéniques latéraux qui restent en place (Devoto *et al* 1996). Il a été montré récemment par hybridation *in situ* d'ARNm de myosines spécifiques des muscles lent et rapide que la différenciation des précurseurs myogéniques rapides précède la migration radiale des cellules lentes (Rescan *et al* 2001).

### c / Morphogènes et induction du phénotype lent

Les morphogènes de la famille des protéines hedgehog, sécrétés principalement par

**Les fibres lentes et rapides se mettent en place chez l'embryon de poisson, puis de nouvelles fibres se forment au stade larvaire.**

**Figure 4.** Mise en place des fibres lentes dans le somite embryonnaire du poisson zèbre. En réponse à une exposition aux morphogènes de type hedgehog provenant de la notochorde, les cellules adaxiales expriment *MyoD*, adoptent un phénotype lent puis migrent radialement pour occuper la périphérie du myotome où elles forment la musculature lente. Une sous-classe de cellules adaxiales, dites pionnières, reste au voisinage du myoseptum transverse. Les autres cellules (latérales) qui restent en place forment le muscle blanc. N : notochorde, TN : tube neural. D'après Du et al (1997).



la notochorde, sont les inducteurs de la différenciation 'lente' des précurseurs myogéniques adaxiaux. En effet, l'expression ectopique de protéines hedgehog par injection massive d'ARN messagers dans la cellule œuf conduit à un élargissement du territoire initial d'expression de *MyoD* (qui marque les précurseurs lents) (Weinberg *et al* 1996) et à l'expression d'un phénotype 'lent' par toutes les cellules myogéniques du somite y compris par celles qui auraient normalement adopté un phénotype 'rapide' (Bladgen *et al* 1997, Du *et al* 1997). De plus, et de manière tout aussi démonstrative, il a été possible de relier l'absence d'expression adaxiale de *MyoD* et l'absence de muscle lent chez le mutant poisson zèbre appelé *you-too* à une altération structurale d'un gène codant un régulateur transcriptionnel (*Gli2*) qui intervient dans la voie de signalisation des protéines hedgehogs (Karlstrom *et al* 1999, Lewis *et al* 1999). Par ailleurs, il a été proposé que des morphogènes de type BMP d'origine latérale pourraient contrecarrer l'activité inductrice 'lente' des protéines hedgehogs (Du *et al* 1997). Ainsi des gradients opposés de morphogènes antagonistes sont à l'origine dans le myotome embryonnaire du poisson de la spécification et de la différenciation des fibres lentes *versus* rapides.

## 2.2 / Adjonction *de novo* de fibres musculaires au cours de la période péri-éclosion (hyperplasie stratifiée)

Chez de nombreuses espèces de poisson, les larves éclosent très immatures (persistance de réserves vitellines, bouche non ouverte, tube digestif non fonctionnel, nageoires non formées, musculature axiale réduite à des fibres profondes recouvertes par une monocouche de cellules superficielles...), et la période de vie larvaire est une période de

multiplication, différenciation et croissance cellulaires intenses.

Après la mise en place des fibres lentes et rapides chez l'embryon, l'expansion du myotome chez la larve de poisson se produit par génération périphérique de nouvelles fibres musculaires se formant à partir de zones germinales situées entre le muscle blanc et le muscle rouge, et entre le muscle rouge et la peau (Koumans et Akster 1995).

La croissance du myotome est essentiellement due à la croissance du muscle blanc. Cette dernière se réalise par adjonction de fibres dans une importante zone de prolifération située en dessous de la couche superficielle de muscle rouge (Koumans et Akster 1995). La croissance du myotome se fait plus selon un axe dorso-ventral que latéral (Van Raamsdonk *et al* 1974, Bobe *et al* 2000). Cette croissance asymétrique du muscle blanc des poissons s'explique par le fait que, chez les larves, le recrutement périphérique de nouvelles fibres blanches s'effectue essentiellement aux extrémités dorsales et ventrales des myotomes et, dans une moindre mesure, dans les régions latérales des myotomes (Veggetti *et al* 1990, Rowleron *et al* 1995). La néoformation stratifiée de nouvelles fibres blanches est à l'origine de la graduation centripète de la taille des fibres musculaires observée dans le myotome des larves de nombreuses espèces de poisson comme par exemple le bar, la plie, le turbot, la daurade et la morue (Veggetti *et al* 1990, Brooks et Johnston 1993, Gibson et Johnston 1995, Rowleron *et al* 1995, Johnston *et al* 1998, Galloway *et al* 1999).

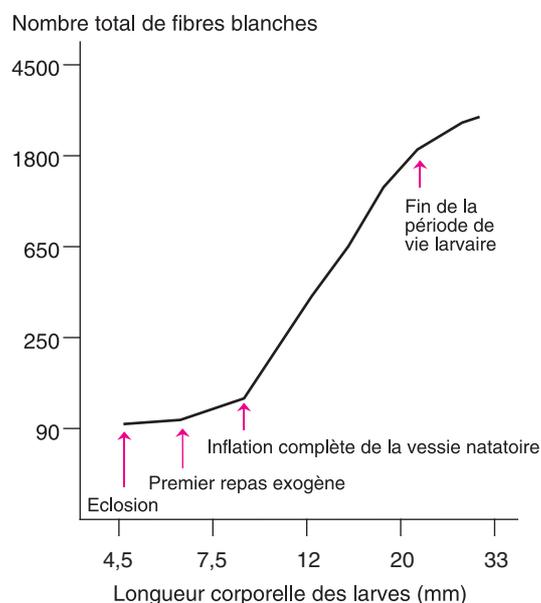
La phase d'hyperplasie stratifiée du muscle blanc ne débute pas au même moment pour toutes les espèces de poisson. Chez les alevins de poisson issus de gros œufs comme le saumon, le recrutement de nouvelles fibres

blanches commence aux extrémités des myotomes avant l'éclosion (Stickland *et al* 1988). Chez les larves issues de petits œufs comme celles de daurade et de carpe, le recrutement de nouvelles fibres blanches est consécutif à l'ouverture de la bouche des larves qui se produit 7 jours après l'éclosion chez des daurades élevées à 15°C (Rowlerson *et al* 1995) et 2 jours après l'éclosion chez des carpes élevées à 18°C (Alami-Durante *et al* 2000). Chez le turbot, le recrutement apical de nouvelles fibres blanches commence plus tard, plus d'une semaine après l'ouverture de la bouche des larves (Gibson et Johnston 1995). Durant la phase de vie larvaire, le nombre total de fibres musculaires blanches augmente plus ou moins selon l'espèce. Pour une espèce donnée, la cinétique d'augmentation du nombre de fibres blanches est liée à la croissance en longueur des larves (Fukuda 1990, Alami-Durante *et al* 1997 et 2000). A la fin de la période larvaire, un ralentissement de l'augmentation du nombre total de fibres musculaires blanches est observé chez certains poissons comme la daurade et la carpe (Rowlerson *et al* 1995, Alami-Durante *et al* 2000). La figure 5 illustre l'augmentation du nombre total de fibres blanches durant la période de vie larvaire de la carpe.

La néomyogenèse larvaire concerne aussi les fibres lentes qui prolifèrent plus tard que les fibres rapides, soit à partir de cellules situées au dessus des fibres superficielles dans la région de la ligne latérale (Koumans et Akster 1995) soit à partir de cellules situées entre les fibres rapides et les fibres superficielles (Rowlerson *et al* 1995).

On notera cependant que la néodifférenciation des fibres lentes est ici indépendante de

**Figure 5.** *Processus d'augmentation du nombre total de fibres musculaires blanches en fonction de la longueur corporelle chez la larve de carpe. Le nombre de fibres indiqué est compté dans un quadrant épaxial de muscle blanc, sur une section transversale de la région caudale des larves. D'après Alami-Durante et al (2000).*



l'activité de protéines de type hedgehog. En effet, chez le poisson zèbre *you-too*, la mise en place des fibres lentes apicales a bien lieu alors même que la voie de transduction du signal hedgehog est bloquée par une mutation de l'effecteur aval Gli2. Les mécanismes spécifiant l'identité des fibres lentes se formant au cours de la croissance hyperplasique stratifiée ne sont donc pas ceux qui assurent la spécification des précurseurs adaxiaux dans le somite embryonnaire (Baresi *et al* 2001).

### 2.3 / Adjonction *de novo* de fibres musculaires à des stades post-larvaires (hyperplasie mosaïque)

Pour les poissons à croissance continue qui atteignent une grande taille finale, comme la majorité des poissons d'aquaculture (truite, carpe...), la capacité à augmenter le nombre de fibres musculaires est maintenue bien au-delà de la phase larvaire et la croissance musculaire des juvéniles et des adultes se réalise à la fois par hyperplasie et par hypertrophie. Les précurseurs cellulaires qui participent à la néoformation des fibres musculaires sont les cellules satellites situées entre le sarcolemme et la membrane basale des fibres précédemment formées, mais aussi d'autres cellules myogéniques situées en dehors de la lame basale (Koumans et Akster 1995, Stoiber et Sanger 1996). Comme ces cellules sont disséminées, les myofibres se forment dans tout le myotome lui conférant un aspect mosaïque caractéristique où de petites fibres récemment formées joutent de plus grosses dont l'origine peut remonter à la myogénèse embryonnaire. Cette croissance hyperplasique affecte à la fois le muscle blanc rapide et le muscle rouge lent. Les mécanismes moléculaires qui sous-tendent le recrutement permanent de nouvelles fibres musculaires ne sont pas élucidés. Toutefois une expression continue du mitogène musculaire FGF6 dans le myotome de truite a été rapportée (Rescan 1998). En outre, l'hyperplasie musculaire du poisson ne saurait être imputée à une altération structurale ou à une absence de transcription de gène orthologue à la myostatine qui est connue chez les mammifères pour freiner la croissance musculaire (Rescan *et al* 2001, Rodgers et Weber 2001).

L'apparition de la phase d'hyperplasie mosaïque du muscle blanc varie en fonction des espèces. Chez certains poissons comme le pagre, la plie, la daurade ou la sole, elle n'est pas détectée avant le stade juvénile (Matsuoka et Iwai 1984, Brooks et Johnston 1993, Rowlerson *et al* 1995, Veggetti *et al* 1999), alors que chez d'autres espèces, comme la truite ou le saumon, ce processus débute chez les alevins (Nag et Nursall 1972, Johnston et McLay 1997).

Pour une espèce donnée, l'intensité du processus d'hyperplasie mosaïque varie avec la taille du poisson (Weatherley *et al* 1980a). Ainsi, chez la truite, le nombre de fibres musculaires blanches augmente de manière polynomiale en fonction de la longueur corporelle, ce qui indique que le nombre de

**Pour la plupart des espèces d'aquaculture, le nombre total de fibres peut augmenter chez les juvéniles et même chez les adultes.**

fibres blanches augmente d'abord rapidement chez les juvéniles, puis plus lentement, pour atteindre un plateau, à environ 65 cm, de 150000 fibres (Stickland 1983). La capacité à augmenter le nombre de fibres musculaires selon un processus mosaïque est également fonction de l'espèce de poisson (Weatherley et Gill 1984).

### 3 / Différenciation contractile des fibres musculaires des poissons

Au cours du développement des poissons, il existe une expression séquentielle d'isoformes de myosine. La différenciation contractile de toutes les fibres musculaires n'est pas concomitante et se produit de manière différente selon les espèces de poisson. Nous l'illustrerons en présentant un premier exemple de transition développementale en isoformes de myosine chez un poisson de taille adulte importante (le bar) et un deuxième exemple chez un poisson de taille adulte réduite (le guppy).

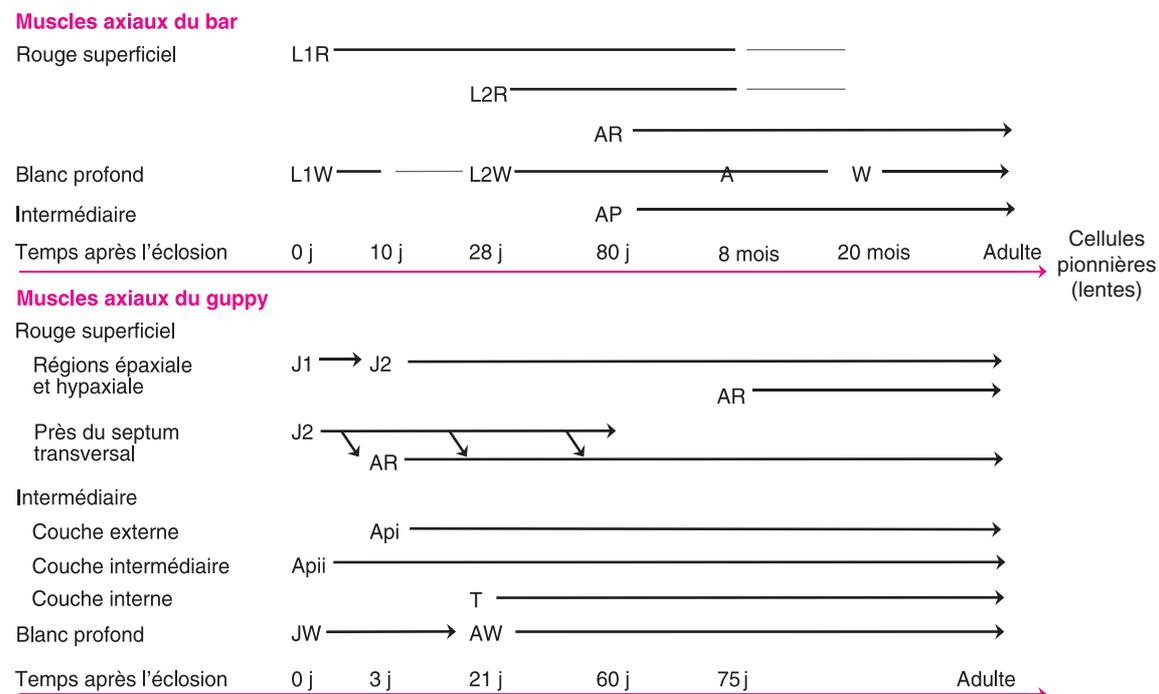
**Au cours du développement, la différenciation contractile et métabolique des fibres s'échelonne selon leur type, avec une grande variabilité entre les espèces.**

Chez le bar, la différenciation des fibres de la musculature axiale se produit à des stades différents et selon des étapes différentes dans les régions superficielles (rouge), intermédiaire (rose) et profondes (blanches) des myotomes (Scapolo *et al* 1988). Dans les fibres musculaires rouges et blanches de cette espèce, la composition de la myosine évolue d'une forme larvaire précoce (L1R et L2R respectivement) vers une forme larvaire tardive (L2R et L2W) puis vers les isoformes typiques des muscles rouge et blanc adultes (figure 6). La transition entre les isoformes L1W et L2W dans le muscle blanc profond se fait très rapidement et tôt dans la vie larvaire du poisson, alors que la transition entre les

isoformes L1R et L2R est un processus plus graduel. Les formes adultes définitives apparaissent très tard dans le muscle blanc profond (chez les poissons âgés de 20 mois), et beaucoup plus tôt (poissons âgés de 80 jours) dans le muscle rouge superficiel. Les fibres musculaires intermédiaires apparaissent plus tard que les fibres musculaires rouges et blanches (80 jours), mais elles acquièrent plus rapidement le profil histo- et immunohisto-chimique caractéristique de leur forme adulte (Scapolo *et al* 1988).

Chez le guppy, la musculature axiale est composée à l'éclosion de types cellulaires renfermant des isoformes différentes de myosine développementale (figure 6). Dans les fibres profondes, la myosine développementale est remplacée par l'isoforme adulte de muscle blanc rapide (AW) dès 21 jours après l'éclosion. Dans les régions épaxiales et hypaxiales des myotomes, la composition de myosine présente à l'éclosion (J1) est remplacée en trois jours par une autre (J2). Dans certaines fibres, cette composition J2 perdure, alors que dans d'autres fibres elle est progressivement remplacée par l'isoforme adulte de muscle rouge lent (AR). Près du septum transversal, les fibres superficielles sont déjà en transition entre la myosine J2 et la forme adulte de myosine rouge lente (AR) au moment de l'éclosion. Le muscle intermédiaire se développe durant le mois suivant l'éclosion et présente entre 30 et 60 jours sa forme définitive ; il est alors constitué de trois couches de cellules ayant chacune un profil histo- et immunohisto-chimique distinct (Veggetti *et al* 1993). Il y a donc des différences marquées entre le guppy, poisson de petite taille, dont les isoformes développementales de myosine encore présentes à l'éclosion sont rapidement remplacées par des isoformes adultes et le bar, poisson de

**Figure 6.** Transitions entre isoformes de myosine au cours du développement musculaire du bar (Rowlerson *et al* 1988) et du guppy (Veggetti *et al* 1993).



grande taille, dont les isoformes de myosine développementale persistent beaucoup plus longtemps.

Chez la carpe, des transcrits de chaînes lourdes de myosines développementales exprimés spécifiquement chez les embryons et les larves ont été identifiés et localisés au sein des fibres musculaires par hybridation *in situ* (Ennion *et al* 1999).

#### 4 / Différenciation métabolique des fibres musculaires chez les poissons

La différenciation métabolique des fibres musculaires axiales des poissons s'effectue également de manière différente suivant les espèces et les muscles. Ainsi, chez le poisson zèbre (Van Raamsdonk *et al* 1978), les premières différences d'activité métabolique entre les différentes cellules musculaires sont notées 7 jours après l'éclosion, avec l'apparition d'une activité de la SDH uniquement dans les cellules superficielles. Chez la truite (Proctor *et al* 1980), la différenciation métabolique des fibres musculaires commence avant l'éclosion (activité NADH diaphorase uniquement dans les cellules musculaires superficielles) et se poursuit par l'apparition d'une activité SDH dans ces mêmes fibres 22 jours après l'éclosion ; la présence de lactate déshydrogénase (LDH) est notée dans toutes les fibres musculaires 63 jours après l'éclosion, mais son activité est plus importante dans les fibres profondes que dans les fibres superficielles. Chez des cyprinidés comme le gardon, le hotu, l'ablette et le chevaine, la musculature axiale a un métabolisme essentiellement oxydatif durant les premières semaines suivant l'éclosion, et le métabolisme glycolytique des fibres musculaires profondes se développe graduellement (El-Fiky *et al* 1987). Deux jours après l'éclosion, les fibres musculaires superficielles présentent une plus forte activité de la cytochrome oxydase (COX) que les fibres profondes ; l'activité de la COX décroît ensuite dans les fibres profondes jusqu'à avoir pratiquement disparu dans ces fibres 90 jours après l'éclosion. Dans des homogénats de larves entières, l'isozyme de la LDH dominant à l'éclosion est l'isozyme

indicateur de la capacité oxydative des muscles adultes (H4) alors que l'isozyme indicateur de la capacité glycolytique du muscle blanc adulte (M4) est absent ou présent en très faible quantité à ce moment là. La proportion de l'isozyme M4 augmente ensuite plus vite chez les trois espèces qui commencent à nager 2-3 jours après l'éclosion que chez l'espèce qui ne commence à nager que 8-10 jours après l'éclosion ; pour les quatre espèces considérées, l'isozyme M4 ne devient dominant que deux semaines après l'éclosion (El-Fiky *et al* 1987).

#### Conclusion

La musculature axiale des poissons adultes présente des singularités anatomiques (myotomes) et cellulaires (localisation, diversité morphologique, histochimique et immunologique des fibres musculaires). Ces singularités résultent des particularités développementales de la myogénèse des poissons (myogénèse embryonnaire, stratifiée, mosaïque) ainsi que des modalités de différenciation contractile et métabolique des fibres ainsi formées. Ces différents processus présentent une variabilité inter-spécifique marquée. Il est donc important de les caractériser pour chaque espèce d'intérêt.

Chez les espèces d'élevage qui atteignent une taille adulte importante, le recrutement de nouvelles fibres musculaires se poursuit jusque chez l'adulte. Des travaux de recherches ont été effectués dans le but d'optimiser la croissance musculaire de ces poissons en stimulant différentes étapes de la myogénèse par des manipulations de facteurs externes tels que la température ou l'alimentation. L'impact de telles manipulations sur la structure du muscle (distribution de taille des fibres blanches) a été mis en évidence au cours du développement de différentes espèces de poissons : embryons de saumon (Stickland *et al* 1988), larves de carpe (Alami-Durante *et al* 1997), juvéniles de truite (Weatherley *et al* 1980b)... Les conséquences de la stimulation de la myogénèse à différents stades de développement sur la qualité de la chair des poissons aux stades commercialisables restent à déterminer.

#### Références

- Akster H.A., 1981. Ultrastructure of muscle fibres in head and axial muscles of the perch (*Perca fluviatilis* L.). Cell Tissue Res., 219, 111-131.
- Akster H.A., 1983. A comparative study of fibre type characteristics and terminal innervation in head and axial muscle of the carp (*Cyprinus carpio*). A histochemical and electron-microscopical study. Neth. J. Zool., 33, 164-188.
- Akster H.A., 1985. Morphometry of muscle fibre types in the carp (*Cyprinus carpio* L.). Relationships between structural and contractile characteristics. Cell Tissue Res., 241, 193-201.
- Alami-Durante H., Fauconneau B., Rouel M., Escaffre A.M., Bergot P., 1997. Growth and multiplication of white skeletal muscle fibres in carp larvae in relation to somatic growth rate. J. Fish Biol., 50, 1285-1302.
- Alami-Durante H., Bergot P., Rouel M., Goldspink G., 2000. Effects of environmental temperature on the development of the myotomal white muscle in larval carp (*Cyprinus carpio* L.). J. Exp. Biol., 203, 3675-3688.
- Alexander R.McN., 1969. The orientation of muscle fibres in the myomeres of fishes. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 49, 263-290.
- Barany M., 1967. ATPase activity of myosin correlated with speed of muscle shortening. J. Gen. Physiol., 50, 197-219.
- Baresi MJF, D'Angelo JA., Hernandez P., Devoto SH., 2001. Distinct mechanisms regulate slow-muscle development. Current Biol. 11, 1432-1438.
- Bladgen C.S., Currie P.D., Ingham P.W., Hughes S.M., 1997. Notochord induction of zebrafish slow muscle mediated by sonic hedgehog. Genes Dev., 11, 2163-75.

- Bobe J., André S., Fauconneau B., 2000. Embryonic muscle development in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): a scanning electron microscopy and immunohistological study. *J. exp. Zool.*, 286, 379-389.
- Bone Q., 1978. Locomotor muscle. In: W.S. Hoar and D.J. Randall (eds), *Fish Physiology*, vol. VII, 361-424. Academic Press, New York, London.
- Brooks S., Johnston I.A., 1993. Influence of development and rearing temperature on the distribution, ultrastructure and myosin sub-unit composition of myotomal muscle-fibre types in the plaice *Pleuronectes platessa*. *Mar. Biol.*, 117, 501-513.
- Crockford T., Johnston I.A., 1993. Developmental changes in the composition of myofibrillar proteins in the swimming muscles of atlantic herring, *Clupea harengus*. *Mar. Biol.*, 115, 15-22.
- Delalande J.M., Rescan P.Y., 1999. Differential expression of two non-allelic MyoD genes in developing and adult myotomal musculature of the trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Dev. Gene Evol.*, 209, 432-437.
- Devoto S.H., Melancon E., Eisen J.S., Westerfield M., 1996. Identification of separate slow and fast muscle precursor cells in vivo, prior to somite formation. *Development*, 122, 3371-3380.
- Du S.J., Devoto S.H., Westerfield M., Moon R.T., 1997. Positive and negative regulation of muscle cell identity by members of the hedgehog and TGF-beta gene families. *J. Cell Biol.*, 139, 145-56.
- El-Fiky N., Hinterleitner S., Wieser W., 1987. Differentiation of swimming muscles and gills, and development of anaerobic power in the larvae of cyprinid fish (Pisces, Teleostei). *Zoomorphology*, 107, 126-132.
- Ennion S., Gauvry L., Butterworth P., Goldspink G., 1995. Small-diameter white myotomal muscle fibres associated with growth hyperplasia in the carp (*Cyprinus carpio*) express a distinct myosin heavy chain gene. *J. Exp. Biol.*, 198, 1603-1611.
- Ennion S., Wilkes D., Gauvry L., Alami-Durante H., Goldspink G., 1999. Identification and expression analysis of two developmentally regulated myosin heavy chain transcripts in carp (*Cyprinus carpio*). *J. Exp. Biol.*, 202, 1081-1090.
- Fauconneau B., Paboeuf G., 1998. Etude histoinmunologique de l'expression des chaînes lourdes de myosine dans le muscle squelettique chez la truite arc-en-ciel. *INRA Prod. Anim.*, 11, 154-156.
- Feller G., D'Haese J., Gerday C., 1990. Tropomyosin from the striated muscles of carp (*Cyprinus carpio*) and of icefish (*Channichthys rhinoceratus*). *Arch. Int. Physiol. Biochem.*, 98, 297-305.
- Fukuda M., 1990. Development of the myotomal musculature and changes in swimming speed during early growth in Pacific herring *Clupea pallasii*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56, 11-17.
- Galloway T.F., Kjorsvik E., Kryvi H., 1999. Muscle growth and development in Atlantic cod larvae (*Gadus morhua* L.) related to different somatic growth rates. *J. Exp. Biol.*, 202, 2111-2120.
- Gibson S., Johnston I.A., 1995. Temperature and development in larvae of the turbot *Scophthalmus maximus*. *Mar. Biol.*, 124, 17-25.
- Johnston I.A., McLay H.A., 1997. Temperature and family effects on muscle cellularity at hatch and first feeding in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Can. J. Zool.*, 75, 64-74.
- Johnston I.A., Cole N.J., Abercrombie M., Vieira V.L.A., 1998. Embryonic temperature modulates muscle growth characteristics in larval and juvenile herring. *J. Exp. Biol.*, 201, 623-646.
- Karasinski J., Zawadowska B., Supikova I., 1994. Myosin isoforms in selected muscles fibre types of the pond loach *Misgurnus fossilis* L. *Comp. Biochem. Physiol.*, 107B, 249-253.
- Karlstrom R.O., Talbot W.S., Schier A.F., 1999. Comparative syntenic cloning of zebrafish you-too: mutation in the hedgehog target *gli2* affect ventral forebrain patterning. *Gene Dev.* 13, 388-393.
- Kilarski W., Kozłowska M., 1985. Histochemical and electromicroscopical analysis of muscle fiber in myotomes of Teleost fish. *Gegenbaurs Morphol. Jahrb.*, 131, 55-72.
- Korneliusson H., Dahl H.A., Paulsen J.E., 1978. Histochemical definition of muscle fibre types in the trunk musculature of a teleost fish (cod, *Gadus morhua*, L.). *Histochemistry*, 55, 1-16.
- Koumans J.T.M., Akster H.A., 1995. Myogenic cells in development and growth of fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 110A, 3-20.
- Koumans J.T.M., Akster H.A., Booms G.H.R., Osse J.W.M., 1993. Growth of carp (*Cyprinus carpio*) white axial muscle; hyperplasia and hypertrophy in relation to the myonucleus/sarcoplasm ratio and the occurrence of different subclasses of myogenic cells. *J. Fish Biol.*, 43, 69-80.
- Lewis K.E., Currie P.D., Roy S., Schauerte H., Haffter P., Ingham P.W., 1999. Control of muscle cell-type specification in the zebrafish embryo by hedgehog signalling. *Dev. Biol.*, 216, 469-80.
- Martinez I., Christiansen J.S., 1994. Myofibrillar proteins in developing white muscle of the arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *Comp. Biochem. Physiol.*, 107B, 11-20.
- Mascarello F., Romanello M.G., Scapolo P.A., 1986. Histochemical and immunohistochemical profile of pink muscle fibres in some teleost. *Histochem.*, 84, 251-255.
- Matsuoka M., Iwai T., 1984. Development of the myotomal musculature in the red sea bream. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 51, 29-35.
- Nag A.C., Nursall J.R., 1972. Histogenesis of white and red muscle fibres of trunk muscle of a fish *Salmo gairdneri*. *Cytobios*, 6, 226-247.
- Proctor C., Mosse P.R.L., Hudson R.C.L., 1980. A histochemical and ultrastructural study of the development of the propulsive musculature of the brown trout, *Salmo trutta* L., in relation to its swimming behaviour. *J. Fish Biol.*, 16, 309-329.
- Rescan P.Y., 1998. Identification of a fibroblast growth factor 6 (FGF6) gene in a non-mammalian vertebrate: continuous expression of FGF6 accompanies muscle fiber hyperplasia. *Biochim. Biophys. Acta*, 1443, 305-314.
- Rescan P.Y., 2001. Regulation and functions of myogenic regulatory factors in lower vertebrates. *Comp. Biochem. Physiol. Part B*, 130, 1-12.
- Rescan P.Y., Collet B., Ralliere C., Cauty, C., Delalande J.M., Goldspink G., Fauconneau B., 2001. Red and white muscle development in the trout (*Oncorhynchus Mykiss*) as shown by in situ hybridisation of fast and slow myosin heavy chain transcripts. *J. Exp. Biol.*, 204, 2097-2101.
- Rescan P.Y., Jutel I., Ralliere C., 2001. Two myostatin genes are differentially expressed in myotomal muscles of the trout (*Oncorhynchus Mykiss*). *J. Exp. Biol.*, 204, 3523-3529.
- Rodgers B.D., Weber G.M., 2001. Sequence conservation among fish myostatin orthologues and characterization of two additional cDNA clones from *Morone saxatilis* and *Morone americana*. *Comp. Biochem. Physiol. B*, 129, 597-603.
- Rome L.C., Funke R.P., Alexander R. McN, Lutz G., Aldridge H., Scott F., Freedman M., 1988. Why animals have different muscle fibre types. *Nature*, 335, 824-827.
- Rowlerson A., Scapolo P.A., Mascarello F., Carpena E., Veggetti A., 1985. Comparative study of myosins present in the lateral muscle of some fish: species variations in myosin isoforms and their distribution in red, pink and white muscle. *J. Musc. Res. Cell Motil.*, 6, 601-640.
- Rowlerson A., Mascarello F., Radaelli G., Veggetti A., 1995. Differentiation and growth of muscle in the fish *Sparus aurata* (L): Hyperplastic and hypertrophic growth of lateral muscle from hatching to adult. *J. Muscle Res. Cell Motil.*, 16, 223-236.
- Sanger A., 1997. The so-called tonic muscle fibre type in cyprinid axial muscle: their morphology and response to endurance exercise training. *J. Fish Biol.*, 50, 487-497.
- Sanger A., Claassen H., Adam H., 1988. The arrangement of muscle fiber types in the axial muscle of various cyprinids (Teleostei). *Zool. Anz.*, 221, 44-49.
- Sanger A., Goldschmid G., Adam H., 1989. Muscle fiber type distribution in various cyprinids. *Progr. Zool.*, 35, 561-563.
- Scapolo P.A., Rowlerson A., 1987. Pink lateral muscle in the carp (*Cyprinus carpio* L.): histochemical properties and myosin composition. *Experientia*, 43, 384-386.
- Scapolo P.A., Veggetti A., Mascarello F., Romanello M.G., 1988. Developmental transitions of myosin isoforms and organisation of the lateral muscle in the teleost *Dicentrarchus labrax* (L.). *Anat. Embryol.*, 178, 287-295.
- Stickland N.C., 1983. Growth and development of muscle fibres in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Anat.*, 137, 323-333.

Stickland N.C., White R.N., Mescall P.E., Crook A.R., Thorpe J.E., 1988. The effect of temperature on myogenesis in embryonic development of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Anat. Embryol.*, 178, 253-257.

Stoiber W., Sanger A.M., 1996. An electron microscopic investigation into the possible source of new muscle fibres in teleost fish. *Anat. Embryol.*, 194, 569-579.

Stoiber W., Haslett J.R., Steinbacher P., Freimuller M., Sanger A.M., 2002. Tonic fibres in axial muscle of cyprinid fish larvae: their definition, possible origins and functional importance. *Anat. Embryol.*, 205, 113-124.

Tan X., Du J., 2002. Differential expression of two MyoD genes in fast and slow muscles of gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Dev. Gene Evol.*, 212, 207-217.

Tatarczuch L., Kilarski W., 1982. Histochemical analysis of muscle fibers in myotome of teleost Fish (*Carassius auratus gibelio*). *Fol. Histochem. Cytochem.*, 20, 163-170.

Thiebaud P., Rescan P.Y., Barillot W., Ralliere C., Thézé N., 2001. Developmental program expression of myosin alkali light chain and skeletal actin genes in the teleost *Oncorhynchus Mykiss*. *Biochim. Biophys. Acta*, 1519, 139-142.

Van Leeuwen J.L., 1999. A mechanical analysis of myomere shape in fish. *J. Exp. Biol.*, 202, 3405-3414.

Van Raamsdonk W., Van der Stelt A., Diegenbach P.C., Van de Berg W., De Bruyn H., Van Dijk J., Mijzen P., 1974. Differentiation of the musculature of the teleost *Brachidanio rerio*. I. Myotome shape and movements in the embryo. *Z. Anat. Entwickl.-Gesch.*, 145, 321-342.

Van Raamsdonk W., Pool C.W., Tekronnie G., 1978. Differentiation of muscle fiber types in the Teleost *Brachidanio rerio*. *Anat. Embryol.*, 153, 137-155.

Van Raamsdonk W., Tekronnie G., Pool C.W., Van de Laarse W., 1980. An immune histochemical and enzymic characterization of the muscle fibres in myotomal muscle of the teleost *Brachidanio rerio*, Hamilton-Buchanan. *Acta Histochem.*, 67, 200-216.

Van Raamsdonk W., Van't Veer L., Veeken K., Heyting C., Pool C.W., 1982. Differentiation of muscle fiber types in the Teleost *Brachidanio rerio*, the zebrafish. *Anat. Embryol.*, 164, 51-62.

Veggetti A., Mascarello F., Scapolo P.A., Rowlerson A., 1990. Hyperplastic and hypertrophic growth of lateral muscle in *Dicentrarchus labrax* (L): an ultrastructural and morphometric study. *Anat. Embryol.*, 182, 1-10.

Veggetti A., Mascarello F., Scapolo P.A., Rowlerson A., Candia Carnevali M.D., 1993. Muscle growth and myosin isoform transition during development of a small teleost fish, *Poecilia reticulata* (Peters) (Atheriniforme, Poeciliidae): a histochemical, immunohistochemical, ultrastructural and morphometric study. *Anat. Embryol.*, 187, 353-361.

Veggetti A., Rowlerson A., Radaelli G., Arrighi S., Domeneghini C., 1999. Post-hatching development of the gut and lateral muscle in the sole. *J. Fish Biol.*, 55, 44-65.

Weatherley A.H., Gill H.S., 1984. Growth dynamics in white myotomal muscle fibres in bluntnose minnow, *Pimephales notatus* Rafinesque, and comparison with rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.*, 25, 13-44.

Weatherley A.H., Gill H.S., Rogers S.C., 1980a. The relationship between the mosaic muscle fibres and size in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish Biol.*, 17, 603-610.

Weatherley A.H., Gill H.S., Rogers S.C., 1980b. Growth dynamics of mosaic muscle fibres in fingerling rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in relation to somatic growth rate. *Can. J. Zool.*, 58, 1535-1541.

Weinberg E.S., Allende M.L., Kelly C.S., Abdelhamid A., Murakami T., Andermann P., Doerre O.G., Grunwald D.J., Riegelman B., 1996. developmental regulation of zebrafish MyoD in wild-type, notail and spadetail embryos. *Development*, 122, 271-280.