

Morfologia e crescimento do músculo estriado esquelético no pirarucu *Arapaima gigas* Cuvier, 1817 (Teleostei, Arapaimidae)

Fernanda Regina Carani¹, Danilo Henrique Aguiar¹, Fernanda Losi Alves de Almeida¹, Henrique Santos Gonçalves¹, Carlos Roberto Padovani² e Maéli Dal Pai Silva^{1*}

¹Departamento de Morfologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, São Paulo, Brasil.

²Departamento de Bioestatística, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Distrito de Rubião Jr, s/n, 18618000, Botucatu, São Paulo, Brasil. *Autor para correspondência. E-mail: dpsilva@ibb.unesp.br

RESUMO. O objetivo deste trabalho foi avaliar as características morfológicas e de crescimento do músculo estriado esquelético no pirarucu (*Arapaima gigas*). Foram utilizados animais em duas fases de crescimento: alevinos, com 50 dias de idade, e juvenis, com um ano de idade. Após eutanásia dos animais, fragmentos musculares das regiões dorsal, lateral cranial e lateral caudal foram coletados e congelados em nitrogênio líquido. Cortes histológicos (10 µm) foram submetidos às colorações HE e Tricrômico de Gomori, para a análise morfológica, e NADH-TR, para a análise do metabolismo oxidativo das fibras musculares. Foi calculado o menor diâmetro das fibras musculares brancas nas regiões dorsal e lateral cranial. A musculatura dorsal branca mostrou-se mais desenvolvida e, na musculatura lateral, observaram-se compartimentos distintos: superficial vermelho e profundo branco. Nos alevinos, o crescimento muscular ocorreu predominantemente por hiperplasia das fibras e, nos juvenis, predominou o crescimento muscular por hipertrofia.

Palavras-chave: morfologia, músculo estriado esquelético, crescimento muscular, *Arapaima gigas*.

ABSTRACT. Morphology and skeletal muscle growth in pirarucu *Arapaima gigas* Cuvier, 1817 (Teleostei, Arapaimidae). The aim of this work was to evaluate the morphological and growth characteristics of skeletal muscle tissue in pirarucu (*Arapaima gigas*) using alevins (50 days old) and juveniles (1 year old). Muscle samples were collected from dorsal, lateral cranial and lateral caudal regions, and then frozen in liquid nitrogen. Histological frozen sections (10 µm) were stained with HE and Gomori Trichrome for morphological analysis, and NADH-TR to evaluate muscle fiber oxidative metabolism. Morphometric analysis samples were obtained from dorsal and lateral cranial regions, and the smallest-diameter white fibers were measured. White dorsal muscle was thicker, and two muscle fiber compartments were identified in the lateral cranial region: red (superficial) and white (deep) muscle. Hyperplasia muscle growth predominated in alevins and hypertrophy in juveniles.

Key words: morphology, skeletal muscle, muscle growth, *Arapaima gigas*.

Introdução

Nos peixes, a maior parte da massa corporal é constituída pelo músculo estriado esquelético (40 a 75% do peso total). Este tecido está organizado em unidades morfofuncionais, os miômeros, que se repetem ao longo do corpo do animal e são separados por bainhas de tecido conjuntivo, os miosseptos (Alexander, 1969). Na região do nervo da linha lateral, existe um septo de tecido conjuntivo que separa a massa muscular em regiões epiaxial e hipoaxial, o septo transversal (Alexander, 1969; Grizzle e Rogers, 1979).

Na maioria das espécies de peixes, as fibras musculares estão distribuídas em áreas ou compartimentos distintos, diferentemente do padrão

de distribuição em mosaico observado nos mamíferos (Bahler *et al.*, 1968; Close, 1972). Nos peixes, a maior parte da massa muscular é formada pelo compartimento branco (musculatura branca), com fibras musculares maiores (até 100 µm de diâmetro), de contração rápida e metabolismo glicolítico, que possuem baixa concentração de mioglobina, além de poucas mitocôndrias e lipídeos (Sänger, 1990; Sängler *et al.*, 1992). Essas fibras são utilizadas durante a realização de movimentos bruscos de natação, como na captura de alimento ou durante a fuga de predadores (Driedzic e Hochachka, 1976; Johnston, 1980). O compartimento vermelho (musculatura vermelha), localizado na região superficial adjacente ao

tegumento, é formado por fibras menores (até 45 μm de diâmetro), de contração lenta e metabolismo oxidativo, que apresentam alta concentração de mioglobina, muitas mitocôndrias, lipídeos e excelente suprimento sanguíneo, sendo utilizadas na realização de movimentos lentos e de sustentação, como durante a migração (Driedzic e Hochachka, 1976; Johnston, 1980). Entre essas duas áreas distintas, encontra-se o compartimento intermediário (musculatura intermediária), com características morfofisiológicas intermediárias entre as fibras vermelhas e brancas (Johnston, 1981; Weatherley e Gill, 1987; Zhang *et al.*, 1996; Sanger e Stoiber, 2001).

A musculatura branca dos peixes ocupa em torno de 60% do volume da massa muscular total. Por outro lado, a musculatura vermelha não ultrapassa 30% da musculatura miotomal e está restrita à região da linha lateral, aumentando em espessura na direção ântero-posterior do animal (Sanger *et al.*, 1988; Gill *et al.*, 1989).

O crescimento pós-natal do tecido muscular esquelético nos peixes envolve os mecanismos de hipertrofia e hiperplasia das fibras, a partir da proliferação dos mioblastos indiferenciados ou células mio-satélites (Alfei *et al.*, 1994; Johnston, 1999; Johnston *et al.*, 2000; Dal Pai-Silva *et al.*, 2003a e b). Na hipertrofia, as células mio-satélites se fundem a fibras musculares existentes, aumentando o número de núcleos para maior síntese de miofibrilas, enquanto que, na hiperplasia, ocorre a formação de novas fibras musculares (Koumans *et al.*, 1993; Johnston *et al.*, 2000). Quando a hiperplasia está ocorrendo, observa-se um mosaico de fibras com diferentes diâmetros (fibras grandes e pequenas associadas) e predominam fibras com diâmetro menor que 25 μm . Esse padrão de organização das fibras é melhor observado na musculatura branca (Veggetti *et al.*, 1993; Johnston, 1999).

A contribuição da hipertrofia e da hiperplasia, no crescimento do tecido muscular, pode variar de acordo com a espécie e a fase de crescimento estudadas (Brooks e Johnston, 1993; Johnston, 1993). Nos mamíferos, a hiperplasia cessa em um curto período de tempo após o nascimento (Goldspink *et al.*, 1972; Johnston *et al.*, 2000). Nos peixes que atingem um tamanho pequeno, o crescimento muscular pós-natal ocorre, principalmente, por hipertrofia das fibras e a hiperplasia ocorre somente nas fases iniciais do desenvolvimento. Por outro lado, nas espécies de peixe de crescimento indeterminado e que atingem um tamanho maior, a hiperplasia das fibras estende-se por um período de tempo mais prolongado (Weatherley *et al.*, 1988; Alami-Durante *et al.*, 1997; Rowleron e Veggetti, 2001).

O pirarucu (*Arapaima gigas*), peixe nativo do Brasil e exclusivo da Bacia Amazônica, pertence à família Arapaimidae (Li e Wilson, 1996) e é uma espécie que possui rápido crescimento, podendo alcançar até 3 m de comprimento e pesar 250 kg, quando atinge a fase adulta (Souza e Val, 1991). Esta espécie possui elevado interesse econômico para a aquicultura e sua criação em regime intensivo vem se apresentando como uma alternativa economicamente viável para a piscicultura, otimizando o aproveitamento da musculatura na alimentação.

O objetivo deste trabalho foi analisar as características morfológicas e o crescimento do músculo estriado esquelético em alevinos e juvenis de pirarucu (*Arapaima gigas*).

Material e métodos

Este trabalho foi desenvolvido no Laboratório de Biologia do Músculo Estriado no Departamento de Morfologia – IB, Unesp, Botucatu, Estado de São Paulo. Foram utilizados exemplares de pirarucu (*Arapaima gigas*) em duas fases de crescimento: *alevinos*, com 50 dias de idade ($n = 5$; $47,94 \pm 3,64$ g), e *juvenis*, com um ano de idade ($n = 4$; $5705,00$ g \pm 1979,30 g). Os alevinos foram trazidos da Piscicultura Águas Claras, Mococa, Estado de São Paulo, para o laboratório, anestesiados com MS-222 (Tricaine Methanensulfonate – SIGMA®) e eutanasiados para a coleta das amostras musculares. A coleta das amostras dos exemplares juvenis foi realizada na Piscicultura, após a eutanásia deles em um tanque coberto com gelo. Os fragmentos musculares foram retirados das regiões dorsal (epiaxial), lateral cranial (na região da linha lateral), próximo à nadadeira anal, e lateral caudal, próximo à nadadeira caudal, conforme o esquema na Figura 1.

As amostras musculares foram congeladas em nitrogênio líquido e armazenadas em freezer a -80°C . Cortes histológicos (10 μm), obtidos em criostato, foram submetidos às colorações HE (Hematoxilina-Eosina) e Tricrômico de Gomori, para avaliação do padrão morfológico das fibras musculares, e NADH-TR (Nicotinamida Adenina Dinucleotídeo – Tetrazólio Redutase), para avaliação do metabolismo oxidativo das fibras.

Foi calculado o menor diâmetro das fibras musculares brancas das regiões dorsal e lateral cranial. Utilizando um sistema de análise de imagens (Leica QWin), foi mensurado o menor diâmetro de uma população de 200 fibras musculares por animal, em cada região analisada. Para avaliar o padrão de crescimento hiperplásico e hipertrófico da musculatura branca do pirarucu, as fibras musculares foram distribuídas em classes, na dependência do seu diâmetro (< 10 μm , 10-20 μm , 20-30 μm , 30-50 μm ,

50-80 μm e $> 80 \mu\text{m}$), conforme metodologia adaptada de Veggetti *et al.* (1990) e Valente *et al.* (1999).

Para a análise estatística da frequência das fibras, em classes de diâmetros, foi utilizado o Teste de Goodman para contrastes entre e dentro de proporções multinomiais (Goodman, 1964; Goodman, 1965).

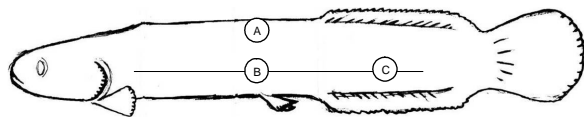


Figura 1. Esquema representativo das regiões de coleta das amostras musculares no pirarucu (*Arapaima gigas*). (A) região dorsal; (B) região lateral cranial; (C) região lateral caudal.

Resultados e discussão

Análise anatômica

A musculatura estriada esquelética do pirarucu, tanto nos alevinos como nos juvenis, está dividida em regiões epiaxial e lateral, separadas por um septo de tecido conjuntivo, o septo transverso. As fibras musculares estão organizadas em miômeros, unidades morfofuncionais, que se repetem ao longo do corpo e são separadas por bainhas de tecido conjuntivo, os miosseptos, onde as fibras estão inseridas. Esse padrão de organização é semelhante ao observado em outras espécies de peixes (Alexander, 1969; Grizzle e Rogers, 1979; Dal Pai-Silva *et al.*, 1995).

Nas duas fases de crescimento, a musculatura epiaxial do pirarucu aparece mais desenvolvida do que a musculatura lateral na região cranial do animal. No sentido crânio-caudal, a musculatura da região epiaxial torna-se gradativamente mais delgada, chegando a mesclar-se com a musculatura lateral, próximo à região onde tem início a nadadeira caudal. No entanto, nessa região, a musculatura lateral torna-se mais espessa e desenvolvida (Figura 2).

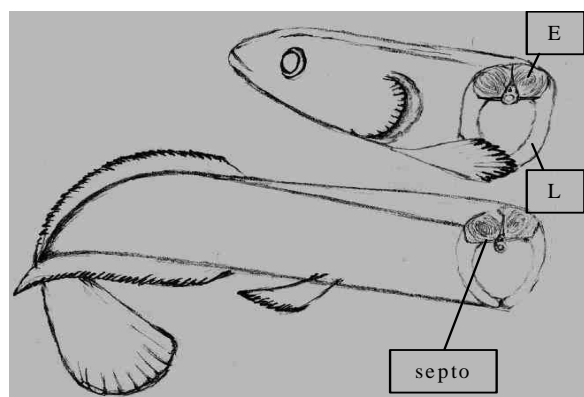


Figura 2: Esquema representativo de corte transversal do corpo do pirarucu (*Arapaima gigas*). Observar a musculatura epiaxial (E), mais desenvolvida do que a musculatura lateral (L). Observar o septo de tecido conjuntivo que separa essas duas regiões.

Análise morfológica

Considerando-se as duas fases de crescimento e as regiões analisadas, as fibras da musculatura estriada do pirarucu exibiram padrão morfológico típico, sendo poligonais ou arredondadas, multinucleadas e com núcleos periféricos. As fibras apresentaram diferentes tamanhos, separadas por tecido conjuntivo frouxo, o endomísio, e organizadas em fascículos por um septo mais espesso de tecido conjuntivo, constituindo uma estrutura semelhante ao perimísio (Figura 3). Esse padrão de organização das fibras, observado tanto na musculatura da região dorsal como na musculatura da região lateral dos animais, é similar ao padrão observado na maioria das espécies de peixes estudadas (Alexander, 1969; Hoyle *et al.*, 1986; Dal Pai-Silva *et al.*, 1995; Dal Pai *et al.*, 2000; Fernandez *et al.*, 2000; Aguiar *et al.*, 2005).

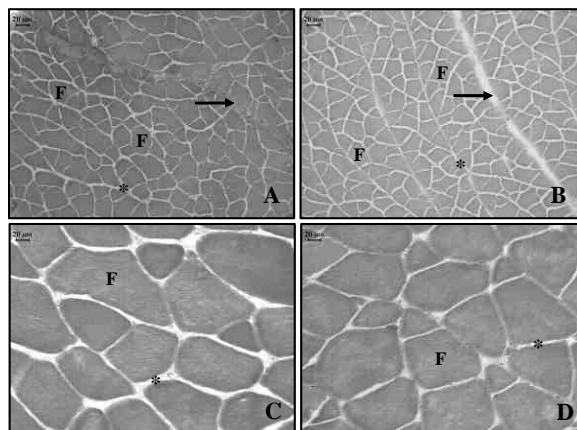


Figura 3. Cortes transversais do músculo branco de alevinos (A e B) e juvenis (C e D) de pirarucu (*Arapaima gigas*). A e C: região dorsal; B e D: região lateral cranial. Observar as fibras musculares poligonais (F), separadas pelo endomísio (*). Notar uma camada espessa de tecido conjuntivo, o perimísio (seta). HE (40X).

Nas duas fases de crescimento estudadas, o perimísio mostrou uma organização diferenciada, formando camadas circulares concêntricas de tecido conjuntivo mais espesso, envolvendo os grupos de fibras musculares. Esse arranjo circular foi observado na musculatura dorsal e na musculatura lateral caudal (Figura 4).

A associação entre as fibras musculares e o tecido conjuntivo é importante para a manutenção da integridade e função do músculo (Cohn e Campbell, 2000; Takala e Virtanen, 2000). Nos peixes, a distribuição do tecido conjuntivo no músculo esquelético é específica para cada espécie e a concentração de colágeno também varia em dependência do comportamento e da atividade realizada durante os movimentos natatórios (Sato

et al., 1986; Ando et al., 1992; Ofstad et al., 1996). No pirarucu, o tecido conjuntivo espesso fornece uma estrutura de suporte e sustentação do corpo, no momento em que a força de contração das fibras musculares é transmitida, pelo perimísio, ao esqueleto axial e nadadeira caudal, gerando a ondulação do corpo e o movimento de propulsão, importante nas espécies de grande tamanho (Chiquet et al., 1996; Sängner e Stoiber, 2001).

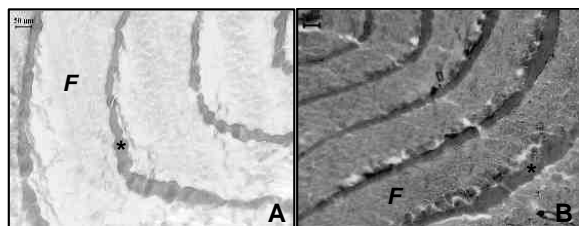


Figura 4. Corte transversal da musculatura dorsal (A) e lateral caudal (B) de alevinos de pirarucu (*Arapaima gigas*). Perimísio organizado em camadas concêntricas espessas (*), envolvendo os grupos de fibras (F). *Tricrômico de Gomori* (20X).

Após a realização da reação histoquímica para NADH-TR, a musculatura dorsal do pirarucu mostrou-se constituída, predominantemente, por fibras musculares com fraca intensidade de reação para a enzima. Por outro lado, a musculatura lateral mostrou-se constituída por dois compartimentos distintos de fibras: o compartimento superficial, presente na região da linha lateral, formado por fibras musculares pequenas, com forte reação para a enzima NADH-TR, e o compartimento profundo, mais espesso, formado por fibras musculares maiores, de fraca intensidade de reação para a enzima NADH-TR. Na região lateral cranial, o compartimento profundo aparece muito desenvolvido; porém, na direção crânio-caudal, esse compartimento torna-se mais delgado e o compartimento superficial aparece mais espesso e desenvolvido (Figura 5).

O padrão de organização das fibras musculares em compartimentos encontrado no pirarucu foi descrito em outras espécies de peixes (Johnston, 1981; Weatherley e Gill, 1987) e está relacionado com o tipo de atividade desenvolvida durante os movimentos de locomoção (Veggetti et al., 1990; Johnston, 1999). Na região dorsal e no compartimento lateral profundo, as fibras musculares com fraca reação para NADH-TR constituem a musculatura branca. Estas fibras possuem metabolismo glicolítico e velocidade de contração rápida, sendo utilizadas durante a realização de movimentos bruscos (Driedzic e

Hochachka, 1976; Johnston, 1980). A presença de um compartimento branco profundo e da musculatura dorsal bem desenvolvidos, no pirarucu, pode estar relacionada com o movimento natatório brusco desta espécie durante a captura de alimento.

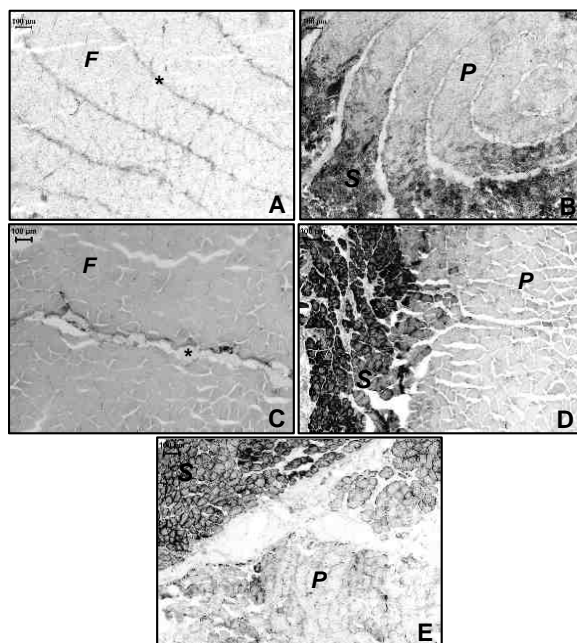


Figura 5. Cortes transversais da musculatura dorsal (A e C), lateral cranial (B e D) e lateral caudal (E) de alevinos (A e B) e juvenis (C, D e E) de pirarucu (*Arapaima gigas*). Observar na região dorsal a predominância de fibras musculares com fraca reação enzimática (F), agrupadas pelo perimísio (*). Observar nas regiões lateral cranial e caudal as fibras musculares do compartimento superficial (S), com forte reação enzimática, e as fibras do compartimento profundo (P), com fraca intensidade de reação. *NADH-TR* (10X).

Por outro lado, no compartimento superficial, as fibras musculares com forte intensidade de reação para NADH-TR constituem a musculatura vermelha. Estas fibras possuem metabolismo oxidativo e velocidade de contração lenta, sendo frequentemente utilizadas durante a realização de movimentos de sustentação e velocidade lenta de natação (Driedzic e Hochachka, 1976; Johnston, 1980). O aumento gradual do compartimento vermelho, observado no sentido crânio-caudal do pirarucu, pode estar relacionado com a atividade sustentada da nadadeira caudal durante os movimentos normais de natação e também durante o processo de respiração aérea típico desta espécie. Neste processo, o animal sobe com frequência até a superfície da água para captar o oxigênio do ar e, ao longo desse tempo, ele mantém seu corpo em sustentação pelos movimentos lentos e contínuos da nadadeira caudal.

Análise morfométrica

Analisando as fibras musculares brancas das regiões dorsal e lateral cranial do pirarucu, as fibras musculares dos alevinos exibiram tamanho menor em comparação com as fibras dos peixes juvenis. No entanto, nas duas fases de crescimento, foram observadas muitas fibras pequenas entre fibras maiores, caracterizando um mosaico de fibras quanto ao tamanho. Este padrão de distribuição das fibras é característico da maioria das espécies de peixes, sendo indicativo da ocorrência do crescimento muscular por hipertrofia e hiperplasia (Veggetti *et al.*, 1993; Johnston, 1999; Rowleron e Veggetti, 2001).

Considerando-se as duas regiões analisadas, tanto nos peixes alevinos como nos juvenis, foi observado o mesmo padrão de distribuição das fibras em classes de diâmetros. Os alevinos apresentaram a maioria das fibras com diâmetro inferior a 30 μm . Nos juvenis, a maior parte das fibras exibiu diâmetros acima de 30 μm (Figura 6).

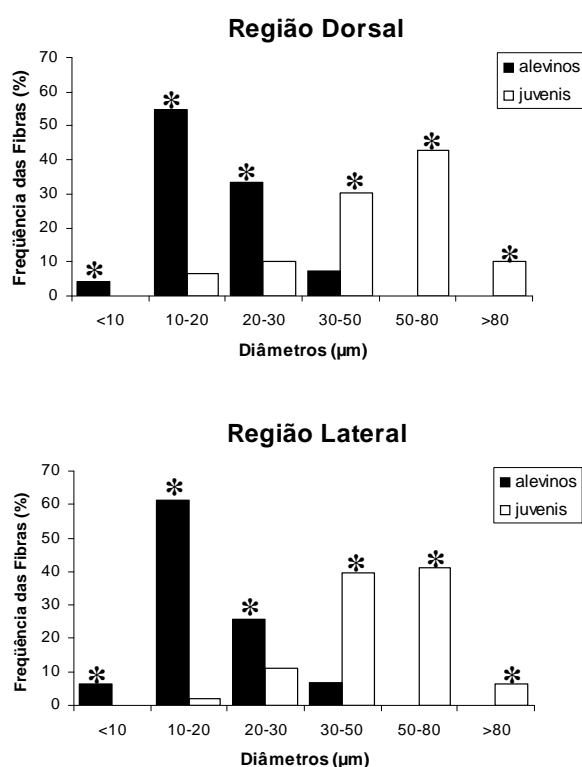


Figura 6. Distribuição das frequências das fibras musculares brancas do pirarucu (*Arapaima gigas*) em classes de diâmetros, nas regiões dorsal e lateral cranial. (*) Valores estatisticamente significativos ($p < 0,01$), comparando-se os grupos dentro da mesma classe de diâmetro.

O crescimento do tecido muscular nos peixes, no período pós-natal, ocorre pela associação dos processos de hipertrofia e hiperplasia das fibras musculares, a partir dos mioblastos indiferenciados

ou células mio-satélites (Alfei *et al.*, 1994; Johnston *et al.*, 2000; Dal Pai-Silva *et al.*, 2003a e b). A contribuição desses processos no crescimento muscular tem sido estudada em muitas espécies de peixes, principalmente aquelas com potencial para a aquicultura intensiva e que atingem um tamanho grande. Nesses animais, o crescimento hiperplásico predomina nas fases iniciais de desenvolvimento, porém, persiste por um período mais prolongado (Weatherley *et al.*, 1988; Kiessling *et al.*, 1991; Valente *et al.*, 1999; Dal Pai *et al.*, 2000; Rowleron e Veggetti, 2001).

No pirarucu alevino, a grande proporção de fibras musculares de pequenos diâmetros ($< 30 \mu\text{m}$) indica a ocorrência de crescimento muscular hiperplásico predominante, processo que pode contribuir para o significativo aumento da massa muscular nesta espécie. Por outro lado, nos juvenis, o aumento no diâmetro das fibras musculares ($> 30 \mu\text{m}$) está relacionado à fusão dos mioblastos a fibras pré-existentes e à intensa atividade de síntese protéica, processo conhecido como hipertrofia (Valente *et al.*, 1999; Rowleron e Veggetti, 2001). Nos mamíferos, esse mecanismo predomina no estágio pós-natal (Goldspink *et al.*, 1972) e, nos peixes, a hipertrofia é o principal mecanismo de crescimento muscular das fases juvenil e adulta (Rowleron *et al.*, 1995; Zimmerman e Lowery, 1999). No pirarucu juvenil, a abundância de fibras musculares com diâmetros maiores que 30 μm caracteriza o crescimento muscular hipertrófico predominante nesta fase; entretanto, a presença de fibras musculares pequenas entre fibras maiores é indicativa de que a hiperplasia das fibras ainda está ocorrendo.

Considerando-se as fases de crescimento analisadas no pirarucu, a hiperplasia e a hipertrofia ocorreram de forma similar na musculatura branca das duas regiões analisadas. Em média, o diâmetro das fibras dorsais variou de 19,3 μm nos alevinos para 51,7 μm nos juvenis, um aumento de 2,7 vezes. Na musculatura lateral cranial, o diâmetro variou de 18,2 μm nos alevinos para 50,1 μm nos juvenis, em média, um aumento de 2,8 vezes. No pirarucu, assim como em outras espécies de peixes estudadas (Kiessling *et al.*, 1991; Valente *et al.*, 1999; Rowleron e Veggetti, 2001), o expressivo ganho de peso (119 vezes), observado durante as fases de crescimento analisadas, é resultado do balanço entre os mecanismos hipertrófico e hiperplásico de crescimento muscular.

Dessa forma, os resultados obtidos, neste trabalho, podem contribuir para melhor entendimento dos mecanismos celulares envolvidos

no crescimento do músculo esquelético do pirarucu, espécie promissora na área de aquicultura intensiva.

Conclusão

O padrão de organização e distribuição da musculatura estriada no pirarucu é reflexo das características fisiológicas e de comportamento desta espécie. Nos alevinos, o crescimento muscular ocorre predominantemente por hiperplasia das fibras e, nos juvenis, predomina o crescimento muscular por hipertrofia.

Agradecimentos

Agradecemos à Piscicultura Águas Claras, Mococa, Estado do São Paulo, pelo fornecimento dos exemplares de pirarucu, e à Fapesp (Proc. 05/57368-3), pela bolsa de Mestrado concedida.

Referências

- AGUIAR, D.H. *et al.* Growth characteristics of skeletal muscle tissue in *Oreochromis niloticus* larvae fed on a lysine supplemented diet. *J. Fish Biol.*, London, v. 67, p. 1-12, 2005.
- ALAMI-DURANTE, H. *et al.* Growth and multiplication of white skeletal muscle fibres in carp larvae in relation to growth rate. *J. Fish. Biol.*, London, v. 50, p. 1285-1302, 1997.
- ALEXANDER, R. The orientation of muscle in the myomeres of fishes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, Cambridge, v. 49, p. 263-290, 1969.
- ALFEI, L. *et al.* PCNA/cyclin expression and BrdU uptake define proliferating myosatellite cells during hyperplastic muscle growth of fish (*Cyprinus carpio* L.). *Eur. J. Histochem.*, Pavia, v. 38, p. 151-162, 1994.
- ANDO, M. *et al.* Post-mortem tenderization of rainbow trout muscle caused by desintegration of collagen fibers in the pericellular connective tissue. *Bulletin of The Japanese Society of Scientific Fisheries*, Tokyo, v. 58, p. 567-70, 1992.
- BAHLER, A.S. *et al.* The dynamic properties of mammalian skeletal muscle. *J. Gen. Physiol.*, New York, v. 51, p. 369-384, 1968.
- BROOKS, S.; JOHNSTON, I.A. Influence of development and rearing temperature on the distribution, ultrastructure and myosin sub-unit composition of myotomal muscle fiber types in the *Pleuronectes planessa*. *Mar. Biol.*, Berlin, v. 117, p. 501-513, 1993.
- CHIQUET, M. *et al.* Regulation of extracellular matrix synthesis by mechanical stress. *Biochem. Cell Biol.*, Ottawa, v. 74, p. 737-744, 1996.
- CLOSE, R.I. Dynamic properties of mammalian skeletal muscle. *Physiol. Rev.*, Baltimore, v. 52, p. 129-197, 1972.
- COHN, R.D.; CAMPBELL, K.P. Molecular basis of muscular dystrophies. *Muscle Nerve*, New York, v. 23, n. 10, p. 1456-1471, 2000.
- DAL PAI, V. *et al.* Morphological, histochemical and morphometric study of the myotomal muscle tissue of the pacu (*Piaractus mesopotamicus* Holmberg 1887: Serrasalminae, Characidae, Teleostei). *Anat. Histol. Embryol.*, Berlin, v. 29, n. 5, p. 283-289, 2000.
- DAL PAI-SILVA, M. *et al.* Histochemical study of muscle fiber types in *Synbranchus marmoratus* Boch, 1795. *Ann. Anat.*, Jena, v. 177, p. 65-70, 1995.
- DAL PAI-SILVA, M. *et al.* Muscle fiber types in tilapia do Nilo (*Oreochromis niloticus*) from larval to adult: histochemical, ultrastructural and morphometric study. *Tissue Cell*, Essex, v. 35, n. 3, p. 179-187, 2003a.
- DAL PAI-SILVA, M. *et al.* Morphological and histochemical study of myotomal muscle in pacu (*Piaractus mesopotamicus*) during the initial growth phases. *Arch. Fish. Mar. Res.*, Stuttgart, v. 50, n. 2, p. 149-160, 2003b.
- DRIEDZIC, W.R.; HOCHACHKA, P.W. Control of energy metabolism in fish white muscle. *Am. J. Physiol.*, [S.l.], v. 230, p. 579-582, 1976.
- FERNANDEZ, D.A. *et al.* Muscle fibre types and size distribution in sub-antarctic notothenoid fishes. *J. Fish Biol.*, London, v. 56, p. 1295-1311, 2000.
- GILL, H.S. *et al.* Histochemical characterization of myotomal muscle of five teleost species. *J. Fish Biol.*, London, v. 34, p. 375-386, 1989.
- GOLDSPINK, G. *et al.* Myosin expression during ontogeny, post-hatching growth and adaptation. In: JOHNSTON, I.A. (Ed.). *Muscle development and growth*. London: Academic Press, 1972.
- GOODMAN, L.A. Simultaneous confidence intervals for contrasts among multinomial populations. *Ann. Math. Stat.*, Ann Arbor, v.35, n. 2, p. 716-725, 1964.
- GOODMAN, L.A. On simultaneous confidence intervals for multinomial proportions. *Technometrics*, Washington, D.C., v. 7, n. 2, p. 247-254, 1965.
- GRIZZLE, J.M.; ROGERS, W.A. *Anatomy and histology of the channel cat fish*. Opelika: Auburn University Agricultural Experiment Station, 1979.
- HOYLE, J. *et al.* Histochemical characterization of myotomal muscle in the grass pickerel, *Esox americanus vermiculatus* (LeSueur) and the muscle kullunge, *E. masquinongy* (Mitchill). *J. Fish Biol.*, London, v. 28, p. 393-401, 1986.
- JOHNSTON, I.A. Specialization of fish muscle. In: GOLDSPINK, D.F. (Ed.). *Development and specializations of muscle*. Cambridge: Cambridge University Press, 1980. p. 123-148.
- JOHNSTON, I.A. Quantitative analysis of muscle breakdown during starvation in the marine flat fish *Pleuronectes platessa*. *Cell Tissue Res.*, New York, v. 214, p. 369-379, 1981.
- JOHNSTON, I.A. Temperature influences muscle differentiation and the relative timing of organogenesis in herring (*Clupea harengus*) larvae. *Mar. Biol.*, Berlin, v. 116, p. 369-379, 1993.
- JOHNSTON, I.A. Muscle development and growth: potential implication for flesh quality in fish. *Aquaculture*,

Amsterdam, v. 177, p. 99-115, 1999.

JOHNSTON, I.A. *et al.* Muscle fibre density in relation to colour and texture of smoked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*, Amsterdam, v. 189, p. 335-349, 2000.

KIESSLING, A. *et al.* Changes in the structure and function of the epaxial muscle of rainbow trout (*O. Mykiss*) in relation to ration and age. I. Growth dynamics. *Aquaculture*, Amsterdam, v. 93, p. 335-356, 1991.

KOUMANS, J.T.M. *et al.* Influence of fish size on proliferation and differentiation of cultured myosatellite cells of White axial muscle of carp (*Cyprinus carpio* L.). *Differentiation*, Berlin, v. 53, p. 1-6, 1993.

LI, G.Q.; WILSON, M.V.H. Phylogeny of Osteoglossomorpha. In: STIASSNY, M.L. *et al.* (Ed.). *Interrelations of fishes*. San Diego: Academic Press, 1996. p. 163-174.

OFSTAD, R. *et al.* Liquid loss as effected by post mortem ultrastructural changes in fish muscle: cod (*Gadus morhua* L) and salmon (*Salmo salar*). *J. Sci. Food Agric.*, London, v. 71, n. 3, p. 301-312, 1996.

ROWLERSON, A. *et al.* Differentiation and growth of muscle in the fish *Sparus aurata* (L): II. Hyperplastic and hypertrophic growth of lateral muscle from hatching to adult. *J. Muscle Res. Cell. Motil.*, Dordrecht, v. 16, p. 223-236, 1995.

ROWLERSON, A.; VEGGETTI, A. Cellular mechanisms of post-embryonic muscle growth in aquaculture species. In: JOHNSTON, I.A. (Ed.). *Muscle development and growth*. San Diego: Academic Press, 2001. p. 103-140. (Fish physiology, 18).

SÄNGER, A.M. The fine structure of muscle fibres of roach, *Rutilus rutilus* (L.), and chub, *Leuciscus cephalus* (L.), Cyprinidae, teleostei: interspecific differences and effects of habitat and season. *J. Fish Biol.*, London, v. 36, p. 205-213, 1990.

SÄNGER, A.M. *et al.* The arrangement of muscle fiber types in the axial muscle of various cyprinids (Teleostei). *Zoo. Anz.*, Jena, v. 221, p. 44-49, 1988.

SÄNGER, A.M. *et al.* Quantitative fine structural diversification of red and white muscle fibres in cyprinids. *Environ. Biol. Fishes*, Dordrecht, v. 33, p. 97-104, 1992.

SÄNGER, A.M.; STOIBER, W. Muscle fiber diversity and plasticity. In: JOHNSTON, I.A. (Ed.). *Muscle*

development and growth. San Diego: Academic Press, 2001. p. 187-250.

SATO, K. *et al.* Collagen content in the muscle of fishes in association with their swimming movement and meat texture. *Bulletin of The Japanese Society of Scientific Fisheries*, Tokyo, v. 52, n. 9, p. 1595-1600, 1986.

SOUZA, R.H.S.; VAL, A.L. O gigante das águas doces. *Ciência Hoje*, São Paulo, v. 11, n. 64, p. 129-133, 1991.

TAKALA, T.E.; VIRTANEN, P. Biochemical composition of muscle extracellular matrix: the effect of loading. *Scand. J. Med. Sci. Sports*, Copenhagen, v. 10, n. 6, p. 321-325, 2000.

VALENTE, L.M.P. *et al.* Growth dynamics of white and red muscle fibres in fast- and slow-growing strains of rainbow trout. *J. Fish Biol.*, London, v. 55, p. 675-691, 1999.

VEGGETTI, A. *et al.* Hyperplastic and hypertrophic growth of lateral muscle in *Dicentrarchus labrax*: an ultrastructural and morphometric study. *Anat. Embryol.*, Berlin, v. 182, p. 1-10, 1990.

VEGGETTI, A. *et al.* Muscle growth and myosin isoform transitions during development of a small teleost fish, *Poecilia reticulata* (Peters) (Atheriniformes, Poeciliidae): a histochemical, immunohistochemical, ultrastructural and morphometric study. *Anat. Embryol.*, Berlin, v. 187, p. 353-361, 1993.

WEATHERLEY, A.H.; GILL, H.S. *The biology of fish growth*. London: Academic Press, 1987.

WEATHERLEY, A. H. *et al.* Recruitment and maximal diameter of axial muscle fibers in the teleosts and their relationship to somatic growth and ultimate size. *J. Fish Biol.*, London, v. 33, p. 851-859, 1988.

ZHANG, G. *et al.* Quantitative distribution of muscle fiber types in the scup *Stenoteomus chrysops*. *J. Morph.*, New York, v. 229, p. 71-81, 1996.

ZIMMERMAN, A.M.; LOWERY, M.S. Hyperplastic development and hypertrophic growth of muscle fibers in the white seabass (*Atractoscion nobilis*). *J. Exp. Zoo.*, New York, v. 284, p. 299-308, 1999.

Received on July 20, 2007.

Accepted on March 19, 2008.