

ASPECTOS MORFOLÓGICOS DA MUSCULATURA LATERAL DOS PEIXES

Vander Bruno dos SANTOS^{1, 2}

RESUMO

Em peixes, a musculatura locomotora lateral constitui a principal parte comestível e representa a maior proporção da massa do corpo, quando comparada à de outros vertebrados. O meio ambiente aquático e a necessidade de locomoção fazem com que os peixes necessitem de uma musculatura com arranjo característico, e isso pode ser comparado, na escala evolutiva, entre anfioxos, lampréias, elasmobrânquios e teleósteos. Muitos aspectos da ultra-estrutura muscular são semelhantes em todos os vertebrados, mas os peixes teleósteos possuem algumas peculiaridades, como o entrelaçamento característico dos filamentos de miosina presentes na banda-A do sarcômero. O sistema locomotor dos peixes é altamente especializado e pode ser dividido em partes contendo diferentes tipos de fibras: brancas, vermelhas e rosa, essenciais para diferentes velocidades e tempos de locomoção, sendo extremamente plásticas e adaptáveis às mais diversas condições do meio aquático. Isso pode ser utilizado como ferramenta em alterações das condições de cultivo, para aumentar a eficiência tanto do repovoamento de reservatórios, como dos sistemas de produção.

Palavras-chave: ultra-estrutura muscular; fibras musculares; miótomo; miossepto; sarcômero

MORPHOLOGIC ASPECTS OF FISH LATERAL MUSCLES

ABSTRACT

In fish, the lateral locomotor muscles constitute the main edible part and represent the biggest part of the body mass, when compared with those of other vertebrates. The aquatic environment and the necessity of locomotion require a characteristic arrangement of the musculature and can be compared, in the evolutionary scale, among amphioxus, lampreys, elasmobranchiomorph and teleost. Many aspects of the muscle ultrastructure are similar in every vertebrate, but the teleost fish has some peculiarity, like a characteristic interlacing of the filaments of myosin in the band-A of the sarcomere. The fish locomotor system is very specialized and can be divided in parts with different kinds of fibers: white, red and pink, essential for different velocities and times of locomotion, been extremely plastic and adaptive in many conditions of the aquatic environment. This can be utilized like a toll in cases of alterations of rearing conditions, in order to increase the efficiency of the reservoir re-stocking programs and that of production systems.

Key words: muscle ultrastructure; muscle fibers; myotome; myosepta; sarcomere

Artigo de Revisão: Recebido em 19/01/2006 – Aprovado em 03/11/2006

¹ Pesquisador Científico – Pólo Regional de Desenvolvimento Tecnológico dos Agronegócios da Alta Sorocabana
APTA Regional – e-mail: vander@aptaregional.sp.gov.br

² Endereço/Address: Rodovia Raposo Tavares, km 561 - Parque Ecológico Cidade da Criança
CEP: 19015-970 – Cx. Postal: 298 – Presidente Prudente, SP, Brasil

INTRODUÇÃO

Em peixes, grande parte da massa do corpo é formada por tecido muscular, sendo a proporção deste tecido bem maior que em outros vertebrados. Isso ocorre devido, em parte, à economia de peso, não necessária em formas terrestres e aéreas, e, em parte, à severa demanda da atividade do sistema locomotor, pela densidade do meio. Assim, grande massa muscular é necessária para gerar força suficiente para a natação rápida (BONE, 1978).

Segundo GEMBALLA e VOGEL (2002), a locomoção axial ondulatória é o primeiro e mais comum modo de locomoção em vertebrados aquáticos, e o desempenho ondulatório tem de ser mantido por forças musculares, as quais são transmitidas para estruturas axiais, como a coluna vertebral. Um ponto crucial é a falta de conhecimento da arquitetura de miômeros, particularmente os detalhes da estrutura anatômica do sistema muscular e dos tecidos conjuntivos e suas relações. Além disso, embora se possa entender poucos princípios gerais, quando se estuda uma simples espécie, o entendimento da diversidade de estruturas de miômeros e dos comportamentos natatórios pode requerer estudos comparativos.

Adicionalmente, a carne do peixe, com importância culinária e econômica, possui algumas características de sistema muscular, não comumente encontradas na carne de outros vertebrados. Por exemplo, em muitos peixes, fibras contráteis são multiplamente inervadas, e nenhuma musculatura de peixe contém músculos alongados. Tais características dão ao músculo de peixes um especial interesse em termos de estudos comparativos (BONE, 1978). Além disso, segundo BRACHO e HAARD (1990), o músculo de peixe contém menor quantidade de colágeno, pois possui significativamente menos ligações cruzadas que a carne de aves e mamíferos.

Embora existam na literatura interessantes trabalhos de pesquisa sobre musculatura dos olhos, da bexiga natatória (fibras sônicas), das brânquias e dos barbilhões, objetivou-se, com esta revisão, apresentar alguns aspectos da musculatura locomotora lateral dos peixes, a qual constitui a principal parte comestível deste animal, enfatizando sua organização, ultra-estrutura, tipos de fibras e principais diferenças em relação a outros vertebrados.

ORGANIZAÇÃO E EVOLUÇÃO DA MUSCULATURA DOS PEIXES

O músculo natatório dos peixes teleósteos, que corresponde a 60% da massa total do corpo, é constituído de unidades arranjadas em série, os miôtomos. Estes são separados uns dos outros por uma camada de tecido conjuntivo, os miosseptos, pelos quais a força de contração da fibra muscular miotomal é transmitida, via tendões, para o esqueleto axial e nadadeira caudal, resultando em ondulação do corpo e propulsão para frente (Videler, 1993, *apud* SÄNGER e STOIBER, 2001). Segundo GEMBALLA e VOGEL (2002), ainda não existem técnicas que possam medir a força entre os miosseptos, entretanto, o conhecimento do arranjo dos tendões miosseptais é uma boa evidência da força ao longo desses tendões.

Cada miôtomo contém uma região superficial em forma de cunha, disposta logo abaixo da linha lateral, nas quais as fibras musculares correm paralelamente ao eixo do corpo, e uma região profunda, em que as fibras musculares estão arranjadas em forma helicoidal, formando ângulos de aproximadamente 40° (Figura 1) (BONE, 1978; SÄNGER e STOIBER, 2001).

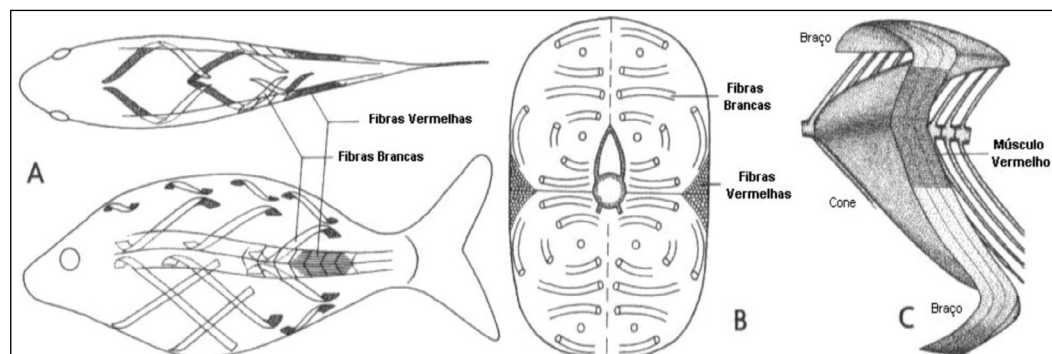


Figura 1. Diagrama esquemático do arranjo das fibras musculares dentro do miôtomo de teleósteos: (A) vistas dorsal e lateral, (B) seção transversal, (C) vista lateral de três miôtomos do meio do corpo de salmão-rei, *Oncorhynchus tshawytscha*. A forma W dos segmentos musculares de teleósteos consiste de um cone central e dois braços. (Adaptado: SÄNGER e STOIBER, 2001)

O sistema muscular dos ciclostomados (particularmente das lampréias) é o mais simples e o mais primitivo dentre todos os vertebrados. A segmentação do corpo é muito evidente: cada miótomo (resultante da diferenciação inicial do mesoderma) forma um segmento muscular, ou miômero. As fibras curtas dos

miômeros fixam-se em segmentos de tecido conjuntivo, os miosseptos, localizados entre os sucessivos miômeros. Os miômeros e septos estão dispostos em pregas suaves, um pouco mais complicadas que as do anfióxico, como pode ser visualizado na figura 2 (POUGH *et al.*, 2003).

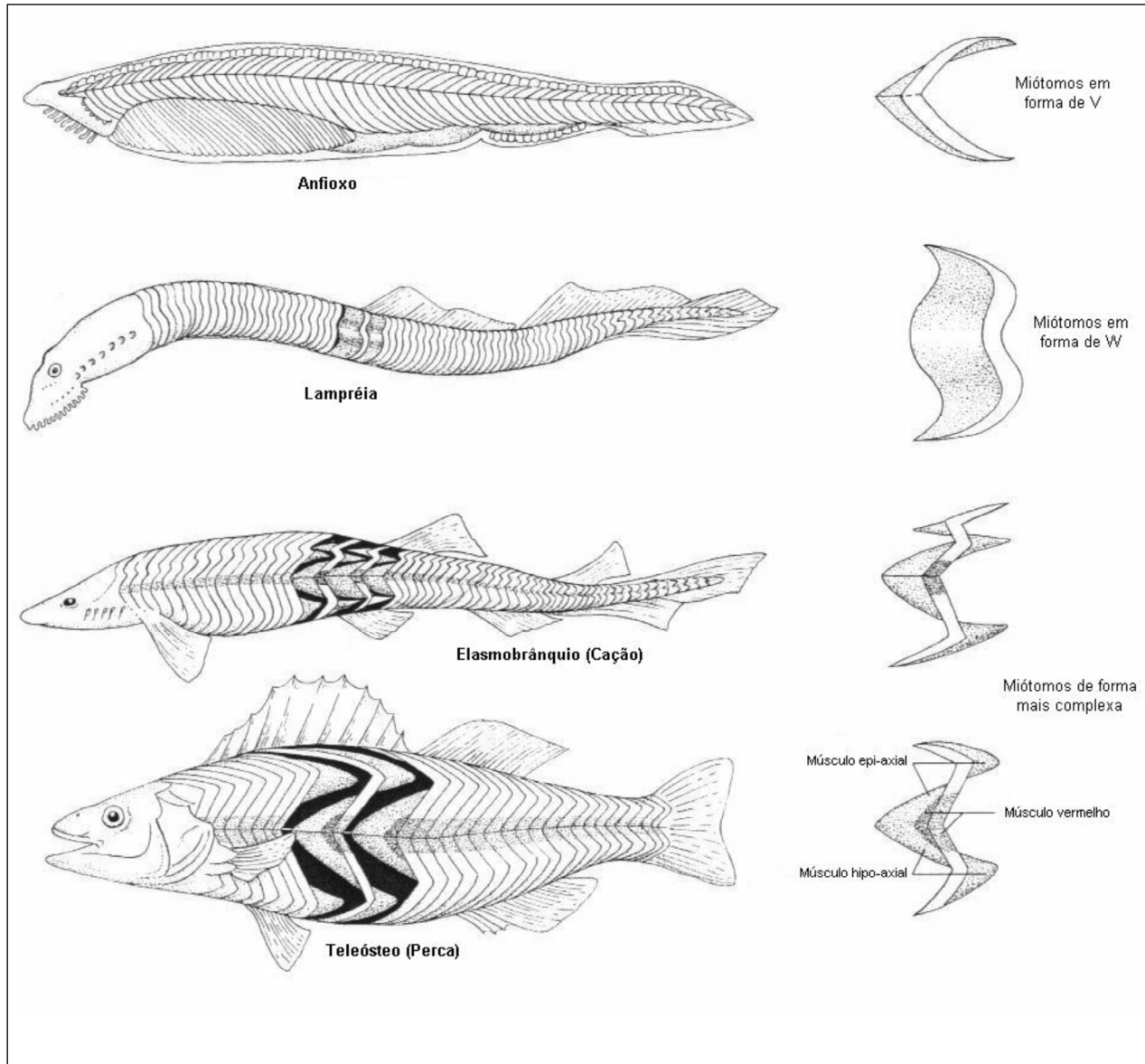


Figura 2. Diagrama simplificado do formato dos miôtomos em diferentes grupos de peixe (Adaptado: POUGH *et al.*, 2003)

ULTRA-ESTRUTURA

Os músculos esqueléticos nos vertebrados são feixes de células multinucleadas, longas e cilíndricas, chamadas fibras musculares. Cada fibra é composta de um feixe de estruturas cilíndricas e estriadas, as miofibrilas, que possuem de 1 a 10 μm de diâme-

tro/largura e que contêm o material contrátil. As repetidas unidades de miofibrilas, que dão origem à aparência estriada, constituem o sarcômero muscular (Figura 3: a). As principais diferenças entre teleósteos e outros vertebrados estão ilustradas na figura 3: b, c, d, e, f, g, h).

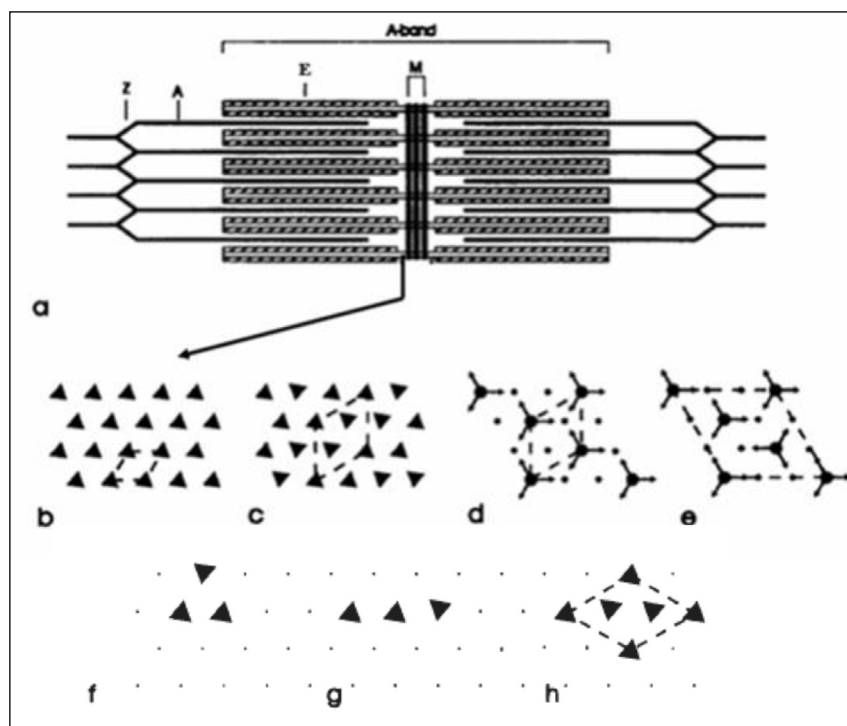


Figura 3. (a) Desenho esquemático de um sarcômero muscular de vertebrado, mostrando os principais componentes: banda-A; filamentos espessos (E); banda-M (M); filamento de actina (A); banda-Z (Z). (b) Seção transversal dos filamentos de miosina no músculo de peixes teleostes. Dentro de uma seção transversal dos filamentos de miosina, os perfis triangulares possuem a mesma orientação, e a estrutura pode ser definida como unidade celular hexagonal "simples". (c) Seção transversal dos filamentos de miosina no músculo de muitos vertebrados não-teleostes. Neste caso, os perfis triangulares dos filamentos estão em duas orientações: 0° e 180° , e os filamentos estão organizados dentro de uma grande unidade celular "superentrelaçada" (três filamentos, tanto adjacentes quanto sucessivos, não podem ter a mesma orientação). (d) e (e) Ilustram as regiões de sobreposição actina-miosina, representando uma fatia de 14,3 nm, em teleostes e não-teleostes respectivamente. Tal fatia inclui três pares de pontes cruzadas (uma seta indica um par), com espaçamento de 120° , formando uma "coroa". Os pequenos pontos indicam os filamentos de actina. Três filamentos, tanto adjacentes (f) quanto sucessivos (g), não podem ter a mesma orientação. (h) Ilustração da unidade celular "superentrelaçada", presente em não-teleostes (Adaptado: LUTHER *et al.*, 1995)

O sarcômero é composto de dois principais tipos de filamentos: a actina e a miosina (Figura 4). Os filamentos bipolares de miosina estão alinhados lado a lado para formar a banda-A. "Interdigitando" com as duas extremidades da banda-A estão os finos filamentos contendo actina, que se estendem até o final do sarcômero, onde se ligam ao próximo sarcômero pela banda-Z, ou linha-Z. A região fora da margem da banda-A é conhecida como banda-I (Figura 5). Os filamentos de miosina estão conectados a seus vizinhos no meio da banda-A por uma estrutura de ligação cruzada, conhecida como banda-M (Figura 4). Além da miosina, nessa banda estão presentes três outras proteínas: MM creatinaquinase, proteína-M e miomesina. Destas proteínas, a primeira está relacionada com a manutenção das linhas transversas, e as demais, associadas com a cabeça do fio de titina. Titina, também conhecida como conectina, é uma proteína muscular esquelética específica, que

atravessa a distância entre as bandas -Z e -M de um sarcômero (LUTHER *et al.*, 1995).

A membrana periférica da fibra (sarcolema) fica despolarizada, e sua despolarização (potencial de ação) é propagada ao longo de toda a fibra ou pelo menos até a próxima junção neuromuscular. A função da despolarização é desencadear a liberação de íons Ca^{2+} dentro da fibra. Entretanto, como a difusão de íons Ca^{2+} para o interior da fibra seria muito lenta, existem invaginações tubulares do sarcolema, conhecidas como túbulos-T, que conduzem o potencial de ação para cada miofibrila. Os túbulos-T estão usualmente situados no nível da banda-Z ou na junção A-I e são adjacentes à chamada cisterna terminal do retículo sarcoplasmático. Esta cisterna é um complexo membranoso que rodeia cada miofibrila e está envolvida na liberação e captação de íons Ca^{2+} durante ativação

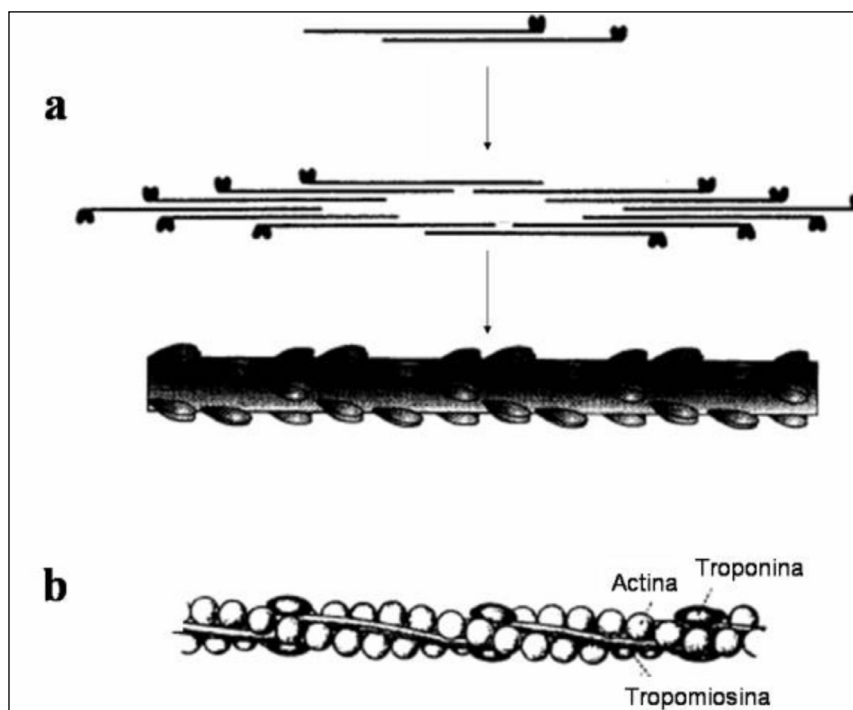


Figura 4. (a) Ilustração de um estrato paralelo de interações de moléculas de miosina formando um filamento bipolar. A miosina é composta de uma haste e de uma região globular, conhecida como cabeça da miosina, a qual interage com filamentos de actina para produzir a força muscular. (b) Ilustração dos principais componentes do filamento de actina (fino): dupla hélice de actina globular conectada à molécula de tropomiosina e complexos de troponina. Tropomiosina e troponina estão envolvidas na regulação da atividade contrátil. (Adaptado: LUTHER *et al.*, 1995)

e relaxamento. Um túbulo-T junto com duas cisternas terminais em cada lado é conhecido como uma tríade. Se o túbulo-T está no nível da banda-Z, as cisternas terminais estão adjacentes à banda-I, e, ao redor da banda-A, a estrutura é conhecida como colar fenestrado (LUTHER *et al.*, 1995). A figura 5 ilustra a ultraestrutura de uma fibra muscular, mostrando seus principais componentes descritos anteriormente.

A liberação dos íons Ca^{2+} , desencadeada pelo potencial de ação propagado pelo sistema sarcolema/túbulo-T, dá início à contração de muitos músculos, pela ligação cooperativa do cálcio à troponina. É o componente-C do complexo de troponina que se liga ao íon Ca^{2+} , e sua liberação promove normalmente a inibição do efeito da troponina-I. As alterações estruturais envolvidas nesse processo são passadas para o terceiro componente da troponina, a troponina-T. Esta se liga fortemente à tropomiosina e provavelmente auxilia esta longa molécula a se mover pela face do filamento de actina. Assim, ao ser ativado todo o fino filamento que se liga à cabeça de miosina, pode ocorrer a liberação dos produtos ADP e Pi da hidrólise de ATP (ASHLEY *et al.*, 1991; LEHRER, 1994). Adicionalmente,

para essa regulação do filamento fino, alguns músculos (musculatura lisa de vertebrado e alguns músculos de invertebrados) são regulados pela ligação de cálcio ou pela fosforilação de uma cadeia leve associada com a miosina (Ruegg, 1986, *apud* LUTHER *et al.*, 1995; Sellers e Adelstein, 1987, *apud* LUTHER *et al.*, 1995). Os músculos podem ter um ou outro desses sistemas de regulação, e alguns músculos possuem ambos os sistemas (LUTHER *et al.*, 1995).

FIBRAS MUSCULARES

Os músculos locomotores de todos os grupos de peixes são altamente especializados para garantir a produção de ampla gama de diferentes tipos de forças, as quais são requeridas do sistema muscular durante a locomoção em velocidade, podendo ser mantidas por tempo indefinido ou também em velocidade alta de curta duração. A solução adotada universalmente pelos animais para superar essas exigências conflitantes tem sido dividir o sistema locomotor em algumas partes contendo diferentes tipos de fibras musculares (Figura 1), destinados a operar em diferentes seqüências ondulatórias (ROME *et al.*, 1988).

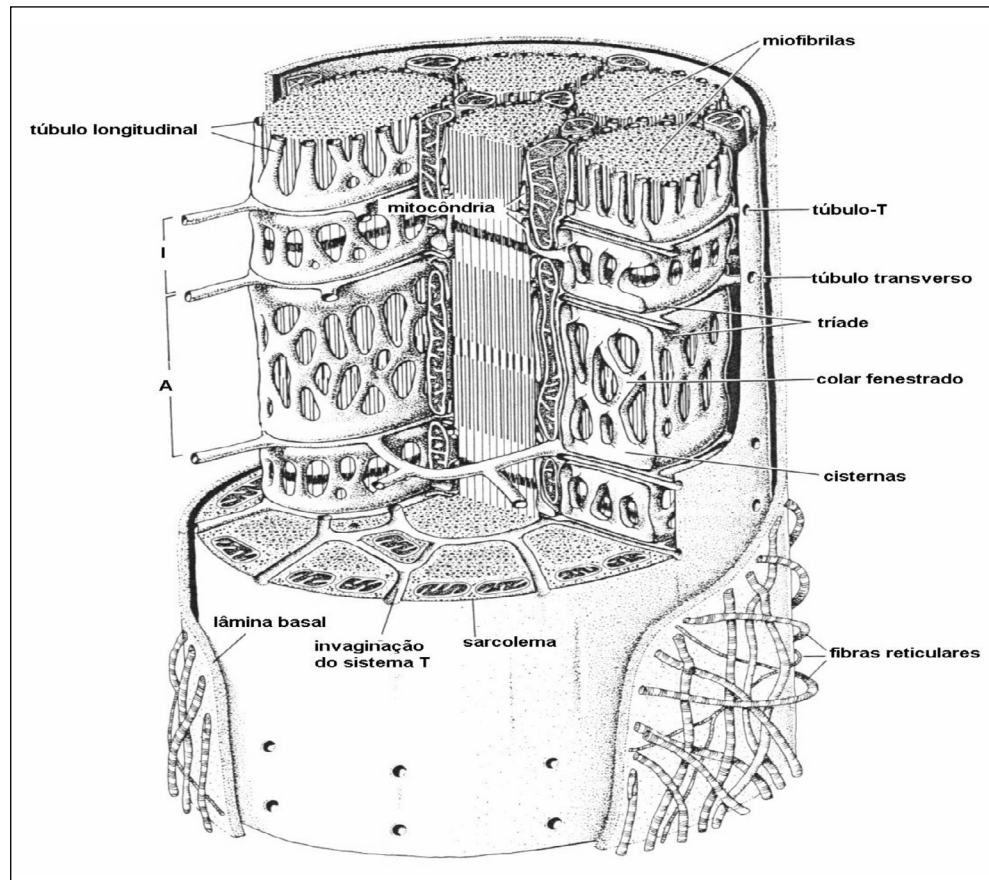


Figura 5. Diagrama da ultra-estrutura de uma fibra muscular mostrando seus principais componentes (Adaptado: JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2004)

A organização encontrada em peixes elasmobrânquios e teleosteos é a seguinte: o músculo axial consiste principalmente de fibras brancas-rápidas, cobertas por uma fina camada de fibras musculares vermelhas-lentas, e de uma camada de fibras-rosa, ou intermediárias, entre elas (Figura 6). Os fortes músculos axiais, que flexionam a coluna vertebral e a cauda de um lado para o outro durante a natação, estão divididos em porção epiaxial e porção hipoaxial por meio de um septo lateral (horizontal). A cor do músculo é indicativo do grau de vascularização de cada tipo de fibra. O músculo vermelho aparece escuro devido ao alto teor de mioglobina, elevada densidade mitocondrial e alto grau de capilarização, em contraste com os baixos valores desses parâmetros no músculo branco. O músculo rosa possui características intermediárias. A nomenclatura correspondente de oxidação lenta (aeróbica lenta), oxidativa glicolítica rápida (aeróbica rápida) e glicolítica rápida combina informação de propriedades contráteis e metabólicas. O uso de outros métodos quantitativos e analíticos (histoquímico, imunocitoquímico, microscopia eletrônica, morfometria, hibridização *in situ*) pode

auxiliar na caracterização e identificação dos tipos de fibras mencionados e distingui-las em tipos adicionais (SÄNGER e STOIBER, 2001).

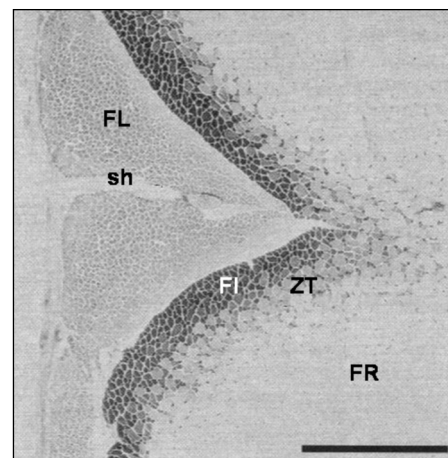


Figura 6. Seção transversal no septo horizontal (*sh*) marcado por atividade de mATPases (pré-incubação ácida: pH 4,4). *FL*, fibras lentas (vermelhas); *FI*, fibras intermediárias; *ZT*, zona de transição de fibras; *FR*, fibras rápidas (brancas). Barra de escala=1 mm (Adaptado: SÄNGER e STOIBER, 2001)

Os tipos de fibras também diferem em suas propriedades ultra-estruturais, como espessura da linha-Z; banda-M; volume, densidade e tipo de mitocôndria; volume, densidade e distribuição do retículo sarcoplasmático (SR); e sistema de túbulos -T (BONE *et al.*, 1986; SÄNGER, 1992; LUTHER *et al.*, 1995).

As fibras musculares dos peixes experimentam diferentes esforços dependendo de sua localização no peixe: maior esforço nas fibras posteriores que nas anteriores do mesmo tipo e, geralmente, maior esforço

nas fibras vermelhas que nas fibras brancas. Esses tipos de esforços específicos de cada local parecem influenciar os tipos e as quantidades de proteínas sintetizadas localmente, e sabe-se que estresse hiper-metabólico no músculo pode resultar em proliferação mitocondrial (MOYES *et al.*, 1998). Tais diferenças em proteínas são encontradas nas isoformas de titina, densidade mitocondrial e atividade enzimática, que inclui a quantidade de ATPase miofibrilar (Tabela 1) (MOMMSEN, 2001).

Tabela 1. Atividades enzimáticas ($\mu\text{mol}/\text{min}$) a $25^\circ\text{C}/\text{g}$ de tecido sob condição de saturação das fibras musculares brancas e vermelhas em diferentes partes do corpo do peixe-voador (*Hirundichthys affinis*)

| | <i>Músculo branco</i> | | <i>Músculo vermelho</i> | |
|---------------------------------------|-----------------------|-----------|-------------------------|-----------|
| | Seção Mediana | Pedúnculo | Seção Mediana | Pedúnculo |
| Glicogênio Fosforilase | 22,3 | 12,8 | 6,68 | 2,84 |
| α Glicerofosfato Desidrogenase | 42,3 | 66,1 | 8,26 | 26,2 |
| Creatina Fosfoquinase | 3637 | 3669 | 419 | 1713 |
| ATPase Miofibrilar | 2,00 | 9,2 | 1,3 | 2,8 |

Adaptado: MOMMSEN(2001)

Peixes são compostos predominantemente de músculo branco. As fibras brancas representam mais de 70% da massa do músculo miotomal e são as fibras de maiores diâmetros, atingindo entre 50 e 100 μm ou mais. A proporção da área da seção transversal do músculo miotomal correspondente ao músculo branco varia ao longo do comprimento do peixe: é maior na parte anterior do animal, diminuindo em direção à cauda (SÄNGER e STOIBER, 2001).

As fibras musculares lentas, ou vermelhas, estão comumente restritas a uma faixa estreita superficial ao longo da linha lateral, com uma inserção na região do septo horizontal (Figura 7), e geralmente apresentam um alinhamento paralelo ao eixo do corpo, apropriado para lenta velocidade de movimento do corpo (BONE, 1978).

As fibras musculares vermelhas, de pequeno diâmetro (25–45 μm), usualmente constituem menos de 10% e nunca mais de 30% da musculatura miotomal, estando presentes em maior proporção na região caudal (ZHANG *et al.*, 1996). A proporção de músculo vermelho na região posterior reflete um determinado estilo de vida. Predadores possuem menos de 5% de músculo vermelho na região caudal (LUTHER *et al.*, 1995). Segundo KATZ (2002), uma razão potencial para se ter maior quantidade de músculos vermelhos é simplesmente a

necessidade de manter velocidade aeróbica superior àquela de presas potenciais ou predadores competitivos, definindo, assim, uma estratégia efetiva.

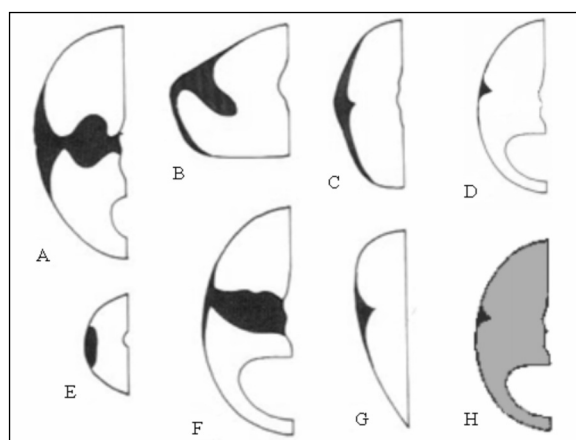


Figura 7. Diagrama de seção transversal do corpo de alguns teleosteos e elasmobrânquios mostrando a disposição de fibras musculares nos miótomos: fibras vermelhas, ou lentas (em preto), fibras brancas, ou rápidas (em branco), e fibras brancas intercaladas com vermelhas (em cinza). A, *Thunus* (atum); B, *Rhina* (arraia); C, *Squalus* (galhudo); D, *Pollachius* (juliana); E, *Atherina* (peixe-rei); F, *Euthynnus* (merma); G, *Alosa* (alosa); H, *Oncorhynchus* (truta) (Adaptado: BONE, 1978; ALTRINGHAM e ELLERBY, 1999)

A quantidade relativa de músculo intermediário (rosa) difere entre espécies e estágios de desenvolvimento dos peixes. Na carpa comum, fibras rosa normalmente correspondem a cerca de 10% da massa miotomal, de forma que são ligeiramente mais numerosas que as fibras vermelhas (GILL *et al.*, 1989). Nos ciprinídeos (SÄNGER *et al.*, 1988), a quantidade de fibra vermelha é sempre maior que a de fibra intermediária. Ao contrário do registrado para o músculo vermelho e o branco, tem-se observado em sargo-da-América-do-Norte (*Stenotomus chrysops*) que a proporção da área da seção transversal do corpo ocupada por fibras rosa é constante ao longo do comprimento do peixe (ZHANG *et al.*, 1996). O diâmetro médio destas fibras situa-se entre aquele das fibras de músculo branco e aquele das fibras de músculo vermelho.

MARTINEZ *et al.* (2000), realizando pesquisa com várias espécies de peixe da ordem Percomorphi, não encontraram musculatura rosa em algumas espécies, atribuindo o fato à alta taxa de crescimento (crescimento rápido), que altera o músculo rosa para branco. Ainda, segundo MARTINEZ *et al.* (2000), o músculo rosa se difunde “para o vermelho”, tal como mencionaram na descrição do músculo vermelho (fibras rosa infiltradas). Entretanto, em uma das espécies, o músculo rosa se infiltra no músculo branco, dando a idéia que ele cresce para o branco. Diante disso, MARTINEZ *et al.* (2000) sugeriram que em algumas espécies o músculo rosa contribui ativamente para o crescimento hiperplásico de músculos vermelhos e brancos ou de ambos. O resultado de estudos morfométricos mostra que as fibras rosa são maiores que as vermelhas em todas as espécies analisadas e que, em geral, são menores que as brancas, sugerindo que a camada rosa é uma área ativa para suprimento de novas fibras, geralmente de músculo branco e, raramente, de músculo vermelho.

Células do tecido muscular são extremamente plásticas e adaptáveis (SÄNGER, 1993). Diferentemente daquelas de outros tecidos que respondem a um estímulo mecânico, as fibras musculares criam e respondem ao estresse mecânico, sendo muitas vezes difícil discernir entre causa e efeito, quando se estuda adaptação muscular (GOLDSPINK, 1985). Então, a elevada natureza plástica do tecido muscular esquelético, com base em sua heterogeneidade, é particularmente demonstrada por sua adaptabilidade. Até mesmo nos animais adultos, as fibras musculares esqueléticas não são estruturas

estáticas, pois são capazes de alterar suas propriedades contráteis e metabólicas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Quando se considera a musculatura de peixes, verifica-se que a dos teleósteos é fundamentalmente diferente, em nível ultra-estrutural, daquela de qualquer outro tipo de vertebrado. Por outro lado, os músculos dos peixes são também extremamente plásticos e adaptáveis, e, diferentemente do que se verifica em aves e mamíferos, a hiperplasia muscular ocorre mesmo após o nascimento e contribui em grande parte para o processo de crescimento. Além disso, efeitos estacionais na morfologia e fisiologia dos tecidos musculares estão principalmente relacionados a alterações da temperatura ambiental. Existe uma grande gama de alterações adaptativas do sistema muscular para a manutenção do padrão de atividade necessária, e essas alterações são espécie-específicas. Pode ocorrer alteração da distribuição das fibras, podendo ser recrutadas mais fibras vermelhas com o declínio da temperatura de até mesmo cinco graus, conforme demonstrado por CALVO e JOHNSTON (1992). Além disso, segundo PAGANO *et al.* (2005), o estado metabólico e o ciclo reprodutivo também promovem alteração nas composições de proteínas miofibrilares, alterando, conseqüentemente, as propriedades funcionais, bioquímicas e físico-químicas das miofibrilas. Sendo assim, a grande variedade de espécies brasileiras, bem como as espécies introduzidas cultivadas em ambientes brasileiros, demandam estudos sobre fisiologia e aspectos relacionados aos mecanismos de crescimento muscular (hiperplasia e hipertrofia), para aumentar a eficiência dos repovoamentos de reservatórios, como também promover a maximização dos resultados dos processos produtivos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALTRINGHAM, J.D. e ELLERBY, D.J. 1999 Fish swimming: patterns in muscle function. *The Journal of Experimental Biology*, 202: 3397-3403.
- ASHLEY, C.C.; MULLIGAN, I.P.; LEA, T.J. 1991 Ca²⁺ and activation mechanisms in skeletal muscle. *Quarterly Reviews of Biophysics*, 24: 1-73.
- BONE, Q.; JOHNSTON, I.A.; PULSFORD, A.; RYAN, K.P. 1986 Contractile properties and ultrastructure of three types of muscle fibres in the dogfish

- myotome. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 7: 47-56.
- BONE, Q. 1978 Locomotor muscle. In: RANDALL, D.J. e CONTE, F.P. (Ed.). *Fish physiology*. v. VII. New York: Academic Press. p.361-424.
- BRACHO, G. e HAARD, N.F. 1990 Determination of collagen crosslinks in rockfish skeletal muscle. *Journal of Food Biochemistry*, 14: 435-451.
- CALVO, J e JOHNSTON, I.A. 1992 Influence of rearing temperature on the distribution of muscle fibre types in the turbot *Scophthalmus maximus* at metamorphosis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 161: 45-55.
- GEMBALLA, S. e VOGEL, F. 2002 Spatial arrangement of white muscle fibers and myoseptal tendons in fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 133(A): 1013-1037.
- GILL, H.S.; WEATHERLEY, A.H.; LEE, R.; LEGERE, D. 1989 Histochemical characterization of myotomal muscle of five teleost species. *J. Fish Biol.*, 34: 375-386.
- GOLDSPINK, G. 1985 Malleability of the motor system: a comparative approach. *The Journal of Experimental Biology*, 115: 375-391.
- JUNQUEIRA, L.C. e CARNEIRO, J. 2004 *Histologia básica*. 10.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 488p.
- LEHRER, S.S. 1994 The regulatory switch of the muscle thin filament: Ca²⁺ or myosin heads? *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 15: 232-236.
- LUTHER, P.K.; MUNRO, P.M.G.; SQUIRE, J.M. 1995 Muscle ultrastructure in the teleost fish. *Micron*, 26(5): 431-459.
- KATZ, S.L. 2002 Design of heterothermic muscle in fish. *The Journal of Experimental Biology*, 205: 2251-2266.
- MARTINEZ, I.I.; CANO, F.G.; ZARZOSA, G.R.; VAZQUEZ, J.M.; LATORRE, R.; ALBORS, O.L.; ARENCIBIA, A.; ORENES, Y.M. 2000 Histochemical and morphometric aspects of the lateral musculature of different species of teleost marine fish of the Percomorphi order. *Anatomia, Histologia, Embryologia: J. Vet. Med. - Series C*, Berlin, 29: 211-219.
- MOMMSEN, T.P. 2001 Paradigms of growth in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 129(B): 207-219.
- MOYES, C.D.; BATTERSBY, B.J.; LEARY, S.C. 1998 Regulation of muscle mitochondrial design. *The Journal of Experimental Biology*, 201: 299-307.
- PAGANO, M.R.; PAREDI, M.E.; CRUPKIN, M. 2005 Cytoskeletal ultrastructure and lipid composition of I-Z-I fraction in muscle from pre- and post-spawned female hake (*Merluccius hubbsi*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 141(1B): 13-21.
- POUGH, F.H.; JANIS, C.M.; HEISER, J.B. 2003 *A vida dos vertebrados*. São Paulo: Atheneu Editora. 699p.
- ROME, L.C.; FUNKE, R.P.; ALEXANDER, R. McN; LUTZ, G.; ALDRIDGE, H.; SCOTT, F.; FREADMAN, M. 1988 Why animals have different muscle fibre types. *Nature*, 335: 824-827.
- SÄNGER, A.M. 1992 Quantitative fine structural diversification of red and white muscle fibres in cyprinids. *Environ. Biol. Fishes*, 33: 97-104.
- SÄNGER, A.M. 1993 Limits to the acclimation of fish muscle. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 3: 1-15.
- SÄNGER, A.M., CLAASSEN, H.; ADAM, H. 1988 The arrangement of muscle fiber types in the axial muscle of various cyprinids (Teleostei). *Zoologischer Anzeiger*, 221: 44-49.
- SÄNGER, A.M. e STOIBER, W. 2001 Muscle fiber diversity and plasticity. In: JOHNSTON, I.A. (Ed.). *Muscle development and growth*. v. 18. London: Academic Press. p.187-250.
- ZHANG, G.; SWANK, D.M.; ROME, L.C. 1996 Quantitative distribution of muscle fiber types in the scup *Stenotomus chrysops*. *Journal of Morphology*, 229: 71-81.