

Artículo de revisión

Abiotic influence in myogenesis of teleost fishes*Influência de fatores abióticos sob miogênese de peixes teleósteos**Influencia abiótica en la miogénesis de peces teleósteos*Charles Oswaldo Sánchez Roncancio ^{1*}, Zoot, MSc [ORCID](#); José Gilmar da Silva Souza ², Tcng, PhD, [ORCID](#); Ángel Andrés Arias Vigoya ³, Zoot, PhD, [ORCID](#)**Fecha correspondencia:**

Recibido: 28 de agosto de 2020.

Aceptado: 27 de noviembre de 2020.

Forma de citar:

Sánchez Roncancio CO, da Silva Souza JG, Arias Vigoya AA. Influência de fatores abióticos sob miogênese de peixes teleósteos. Rev. CES Med. Zootec, 2020; Vol 15 (3): 41-50.

[Open access](#)[© Copyright](#)[Creative commons](#)[Ethics of publications](#)[Peer review](#)[Open Journal System](#)DOI: [http://dx.doi.org/10.21615/](http://dx.doi.org/10.21615/cesmvz.15.3.3)[cesmvz.15.3.3](#)

ISSN 1900-9607

Filiación:

* Autor para correspondencia:

Charles Oswaldo Sánchez Roncancio. Correo electrónico: csanchezr@ucundinamarca.edu.co

Comparte

**Abstract**

Teleost fish are organisms that generally show an indeterminate growth limit and are present in different biomes with different environmental conditions. Approximately up to 80% of the body composition of fish is formed by muscle tissue. Muscle tissue is composed of muscle fibers and undifferentiated satellite cells, forming a complex tissue that shows a widely varied shape depending on the species which form this group of animals. An important point to be considered is that the muscle growth of the fish is influenced by the environmental conditions in which they are inserted. This influence occurs at the molecular level, affecting the transcription and functionality of different transcripts related to myogenesis at different stages of fish development. This review aims to discuss some of the key aspects about the influence of environmental factors on the development and muscle growth of teleost fish.

Keywords: *growth, myogenesis, teleost fish.***Resumo**

Os peixes teleósteos são organismos que, geralmente, apresentam limite de crescimento indeterminado e estão presentes em diferentes biomas com diversas características ambientais. Os teleósteos possuem até 80% de sua composição corporal formado por tecido muscular, composto por fibras musculares e células satélites indiferenciadas, formando um tecido muscular complexo cuja forma é muito variada em função das espécies que compõem este grupo de animais. Um ponto importante a ser considerado é que o crescimento muscular dos peixes é influenciado pelas condições ambientais em que estão inseridos. Esta influência ocorre à nível molecular afetando a transcrição e funcionalidade de diferentes transcritos relacionados à miogênese em diferentes fases do desenvolvimento dos peixes. Esta revisão tem o objetivo de discutir alguns dos pontos chave sobre a influência dos fatores ambientais sobre o desenvolvimento e crescimento muscular dos peixes.

Palabras-clave: *crecimiento, miogênese, peixes teleósteos.*

1. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Programa de Zootecnia, Universidad de Cundinamarca, Calle 6 No 9-80, Ubaté, Cundinamarca, Colombia.

2. Doutor em Zootecnia da Universidade Federal de Lavras (UFLA), MG-Brasil.

3. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Fundación Universitaria San Martín (FUSM), Bogotá, Colombia.

Resumen

Los peces teleósteos son organismos que generalmente tienen un límite de crecimiento indeterminado y están presentes en diferentes biomas con diferentes características ambientales. Los teleósteos poseen hasta el 80% de su composición corporal compuesta de tejido muscular, compuesto por fibras musculares y células satélite indiferenciadas, formando un tejido muscular complejo cuya forma es muy variada dependiendo de las especies que componen este grupo de animales. Un punto importante por considerar es que el crecimiento muscular de los peces está influenciado por las condiciones ambientales en que están inseridos. Esta influencia ocurre a nivel molecular, afectando la transcripción y la funcionalidad de diferentes transcripciones relacionadas con la miogénesis en diferentes etapas del desarrollo de los peces. Esta revisión tiene como objetivo discutir algunos de los puntos clave sobre la influencia de los factores ambientales en el desarrollo y el crecimiento muscular de los peces.

Palabras clave: *crecimiento, miogénesis, peces teleósteos.*

Introdução

Os peixes teleósteos são encontrados em água doce, salobra e marinha e muitas vezes apresentam diferenças interespecíficas quanto à temperatura, salinidade, teor de oxigênio, pH, luminosidade ideais para seu desenvolvimento. Neste contexto, a ação individual ou a interação destes fatores ambientais afeta todos os sistemas fisiológicos dos peixes, inclusive a musculatura esquelética¹.

Os teleósteos muitas vezes apresentam um padrão de crescimento indeterminado, com tamanho corporal e massa muscular aumentando de forma contínua até que ocorra a morte. O incremento na massa muscular durante o crescimento demanda a produção contínua de fibras musculares. Assim, até 40-50 % do comprimento máximo do corpo é atingido, e as fibras musculares mostram uma significativa plasticidade em relação ao efeito das condições ambientais².

A presente revisão tem como objetivo discorrer sobre influência dos fatores abióticos sobre a miogênese e crescimento muscular de peixes teleósteos e os possíveis impactos sobre a piscicultura.

Musculatura de peixes

O tecido muscular é o maior dos tecidos dos vertebrados e representa a maior parte do peso corporal. Nos peixes teleósteos, o tecido muscular pode representar até 80% do peso e gera um movimento de tipo ondulatório ou contrações em forma de onda ao longo do comprimento do corpo que impulsiona o animal ^{3,4}. A musculatura dos peixes é formada por fibras organizadas em miótomos que podem ter forma variada e são separados por uma camada de tecido conjuntivo chamada mioseptos. ⁵ classificou a conformação dos miótomos em: miótomos em forma de "V", presentes nos anfióxos; miótomos em forma de "W", as lampreias são exemplos de peixes que possuem esta conformação; e os miótomos de forma complexa, estes últimos presentes em elasmobrânquios e teleósteos. Em todas as formas de organização das fibras musculares, os miótomos se encaixam de forma a permitir o movimento ondulatório, característico da natação dos peixes.

Além das fibras musculares, as células satélites são um importante tipo celular do tecido muscular. As células satélites são células indiferenciadas e são assim denominadas devido à sua localização, ao redor das fibras musculares⁶. O crescimento do tecido muscular nos peixes envolve os mecanismos de hiperplasia, que é aumento do número de fibras musculares, e hipertrofia, o aumento do volume das fibras musculares por meio da incorporação de células satélites. A fusão com as células satélites faz com que as fibras musculares maduras sejam células multinucleadas.

A principal diferença entre a musculatura de mamíferos e peixes é a organização das fibras musculares. Em mamíferos, as fibras musculares se organizam em mosaicos em que as fibras do tipo branca, de contração rápida e metabolismo glicolítico, estão juntas as fibras do tipo vermelha, de contração lenta e metabolismo oxidativo. Já em peixes, as fibras musculares se organizam em camadas. As fibras do tipo branca se posicionam abaixo da camada de fibras do tipo vermelha, e há uma camada de fibras do tipo intermediário entre elas⁷.

Regulação gênica do crescimento muscular

Muitos genes regulam o crescimento muscular e são encontrados em cópias sendo o resultado da retenção de parálogos (um par de genes que surgiram a partir de um gene ancestral comum através de uma mutação herdada que envolve a duplicação de uma região do genoma), na medida em que o crescimento indeterminado, ectotermia e preservação de parálogos resultaram em modificações das vias genéticas que regulam o crescimento muscular em teleósteos em comparação com os mamíferos permanece largamente desconhecido².

Os processos de hiperplasia e hipertrofia são regulados por fatores transcricionais denominados fatores de regulação miogênica, os MIFs. Os MIFs são a MyoD, miogenina, Myf5 e MRF4. A MyoD e a Myf5 na fase de crescimento controlam a determinação das células da linhagem miogênica e regulam a proliferação e ativação dos mioblasto⁸. Enquanto a miogenina e o MRF4 atuam na diferenciação de mioblastos para a formação de fibras musculares maduras⁹. Entender o controle molecular do crescimento muscular pós-embriônico em peixes e como se determina o crescimento e tamanho do peixe é muito importante na aquicultura pela demanda é de particular importância no estudo.

Os fatores de regulação citados atuam promovendo o crescimento muscular, em papel antagônico, a miostatina pertence à família TGF- β e inibe o crescimento muscular por meio da inibição de proliferação de células satélites^{10, 11} citam que em mamíferos a miostatina atua principalmente sobre a musculatura esquelética, tecido adiposo, glândulas mamárias e musculatura cardíaca, porém em peixes a miostatina atua em muitos outros tecidos.

A transcrição diferencial dos MRFs ou da miostatina durante a fase embrionária, o que resulta em um maior ou menor número de fibras musculares, podem influenciar diretamente no desenvolvimento muscular pós-natal¹². Existem diferenças no padrão de expressão dos reguladores de crescimento muscular entre mamíferos e peixes.

Em mamíferos, a hiperplasia ocorre no período fetal e após o nascimento ocorre apenas a hipertrofia. Já em peixes, cuja maioria das espécies são de crescimento indeterminado, a hiperplasia e hipertrofia do músculo esquelético ocorre por toda a vida do animal, havendo mudança da contribuição da hipertrofia e hiperplasia no decorrer da vida do peixe.

Miogênese na fase embrionária

A miogênese é iniciada mais precocemente em embriões de peixes do que em aves e mamíferos. Isso reflete, provavelmente, a exigência precoce para gerar propulsão na natação, assim células dos somitos diferenciadas em miótomos que se diferenciam em quatro tipos principais de fibras musculares reconhecíveis: pioneiros do músculo, músculo lento, músculo rápido e músculo medial rápido². Durante a embriogênese do zebrafish (*Danio rerio*), na fase de gastrulação formam-se os compartimentos do mesoderma axial e paraxial. O desenvolvimento da musculatura axial ou miogênese primária inicia a partir do mesoderma paraxial ao longo do eixo anteroposterior para formar blocos de células denominadas somitos⁴. Adicionalmente, o mesoderma paraxial apresenta profundas mudanças morfogênicas e forma várias populações celulares distintas, as quais incluem as células adaxiais^{13,14}, miótomo primário¹⁵, camada celular externa semelhante a dermomiótomo^{16,17}, endótomo¹⁸ e esclerótomo¹⁹. Posteriormente, o miótomo exibe um grande crescimento ou miogênese secundária, para, finalmente atingir o tamanho adulto⁴.

Crescimento muscular pós-eclosão

Em peixes de grande porte com crescimento rápido, a hiperplasia é particularmente ativa durante os estágios larval e juvenil. Em espécies pequenas, de crescimento lento, a sua contribuição durante a vida adulta é baixa e crescimento muscular envolve principalmente a hipertrofia de fibras formadas no embrião e durante a fase larval⁷.

López-Albors *et al.*, observaram em Robalo (*Dicentrarchus labrax*) que a temperatura na fase vitelínica influenciou a coloração mATPase das fibras musculares brancas na fase de pós-larval e larval. Assim, verificou-se que o efeito positivo do início de alta temperatura no recrutamento de novas fibras musculares brancas no final do período larval, enquanto que o diâmetro médio das fibras musculares brancas foi maior em preaquecimento da temperatura da água na fase post-larval (120 dias); os autores indicaram que a temperatura antes da incubação pode influenciar o número de células satélite e que o perfil da atividade mATPase das fibras musculares brancas varia em peixes cultivados a temperaturas diferentes além disso que a hipertrofia das fibras musculares brancas é o parâmetro principal músculo influenciado pela alta temperatura precoce, enquanto que a hiperplasia é influenciada, em menor grau²⁰.

Almeida *et al.*, observaram em pacu (*Piaractus mesopotamicus*) que indivíduos com 40 dias de vida ocorre grande presença de fibras musculares menores que 20 µm e em adultos ocorre predomínio de fibras maiores de 50 µm, observaram elevada expressão de MyoD e miogenina aos 180 dias após eclosão²¹. Zhu *et al.*, observaram que para o *Megalobrama amblycephala* a idade não influenciou o percentual de contribuição da hipertrofia e hiperplasia na formação da musculatura vermelha, em contrapartida, para a musculatura branca a contribuição hipertrófica reduziu e a contribuição hiperplásica aumentou ao longo do tempo²².

Influência da qualidade de água sobre o crescimento muscular

O crescimento muscular apresenta efeitos tanto poligênicos como multifatoriais, sendo influenciado pelos fatores ambientais entre os quais merecem destaque a nutrição^{23,24}, a temperatura ambiental^{25,26} e a disponibilidade de oxigênio²⁷.

Múltiplos fatores que podem influenciar na miogênese em peixes como a idade dos peixes e a qualidade da água em que é feita a incubação dos ovos e a criação dos peixes. A temperatura é um fator abiótico que tem importante efeito na miogênese

em várias espécies de peixes de importância comercial. Baixas temperaturas da água podem comprometer drasticamente o e até reduzir significativamente a miogênese secundária nos peixes ²⁸.

Em trutas a miogênese segue padrões essencialmente similares que outros peixes teleósteos, os mioblastos dentro dos somitos formam os miotubos, que então produzem miofibrilas e diferenciam-se em fibras musculares, mas a maioria miotubos surgem por fusão de um número de mioblastos, e assim, a maioria das fibras musculares são multinucleadas, mudanças extremas induzidas pela temperatura no desenvolvimento pode resultar em anormalidades no desenvolvimento muscular nesta fase ²⁹.

Alves-Costa *et al.*, observaram que a coloração da água influenciou no padrão de expressão de Myf5 e Myogenina na musculatura branca e vermelha de tambaqui (*Colossoma macropomum*) ³⁰. Johnston *et al.*, observaram que o fotoperíodo influenciou diretamente no número de fibras musculares e na taxa de hipertrofia muscular em salmão do Atlântico (*Salmo salar*) entre 150 e 500 dias de vida. Por serem animais ectotérmicos, a temperatura da água é um fator de grande importância para a miogênese de peixes, interferindo de diversas formas neste processo ³¹. Du *et al.*, citam que, apesar da necessidade de estudos mais específicos, a temperatura da água é um importante agente de programação fetal para peixes ³².

Através de diferentes taxas de desenvolvimento, a temperatura pode influenciar o tamanho do organismo em que ocorrem transformações ontogênicas, nos peixes marinhos pode ter influência na natação, sendo os problemas mais difíceis nestes peixes que os de água doce, no estudo feito por Green *et al.* ³³, observaram em *Amphiprion melanopus*, uma pequena variação na temperatura resultou numa grande variação no crescimento, desenvolvimento e desempenho natação, uma redução de 3 °C na temperatura diminuiu o crescimento, a taxa de desenvolvimento e natação velocidade em larvas.

Macqueen *et al.*, observaram que houve maior velocidade na somitogênese de larvas de salmão do Atlântico em embriões incubados na temperatura de 8 °C quando comparados com embriões incubados a 5 °C e 2 °C ³⁴. 35. Albokhadaim *et al.*, os efeitos da temperatura de incubação de ovos de salmão do Atlântico sobre o crescimento muscular e atividade locomotora 21 dias após a eclosão e constataram que larvas incubadas à 5 °C tiveram número de fibras musculares brancas, atividade locomotora e crescimento maiores do que larvas incubadas a 10 °C ³⁵. Macqueen *et al.*, observaram que, para salmão do Atlântico, a temperatura de incubação dos ovos tem influência direta sobre o tamanho das fibras musculares dos peixes adultos ³⁶.

A temperatura ambiente também pode desempenhar um papel através da interação com o genótipo para afetar os padrões de desenvolvimento embrionário ²⁹. No entanto, os efeitos da temperatura dependem em grande medida das espécies e as temperaturas aos quais estão expostos no ambiente natural, induzir uma programação térmica precoce pode ter um profundo impacto no crescimento posterior de um peixe e, portanto, ser uma ferramenta importante para modular o fenótipo peixes, esta programação de temperatura foi feito por Campos *et al.* ³⁷, em linguado (*Solea senegalensis*), em três rangos de temperatura (15, 18 e 21 °C) observaram um aumento no crescimento do músculo para as temperaturas mais altas, com um aumento na expressão do gene, dos fatores reguladores miogênicos, miosinas, IGF-I

e fgf6; Após transferência para uma temperatura comum (20 °C), o grupo de 15 °C iniciou um processo de crescimento compensatório acompanhada por uma regulação positiva da expressão do gene no músculo rápido.

Garcia de la Serrana *et al.*, pesquisaram em juvenis de Dourada (*Sparus aurata L.*) um protocolo experimental com peixes criados em 17.5- 18.5 °C (baixa temperatura) e 21-22 °C (alta temperatura) para metamorfose, logo foram transferidos para 21-22 °C. Houve efeitos persistentes de temperatura desenvolvendo um padrão de crescimento muscular com 20% mais fibras de diâmetro médio inferior no grupo baixa temperatura do que alta temperatura, concluído que o crescimento do músculo não se segue um padrão fixo, mas sim pode ser modificada pelo experimentado com a temperatura durante as fases iniciais do ciclo de vida ³⁸.

De acordo com Gutierrez de Paula *et al.*, ³⁹, o estudo em juvenis de pacu onde aos 30 e 60 dias, o peso corporal e comprimento total foram maiores nos 32 °C do que nos 24 °C, os cultivados a baixa temperatura (24 °C) cresceram significativamente inferiores aos dos outros grupos. Pode-se inferir que uma temperatura baixa criação de juvenis de pacu foi suficiente para induzir um atraso no processo de crescimento muscular, celularidade muscular, número de células, desenvolvimento e tamanho corporal final, a hipertrofia da fibra muscular foi observado em 28 °C e 32 °C, a expressão do gene da miogenina em baixa temperatura sugere que este FRM (fatores de regulação miogênica) pode influenciar a diferenciação muscular e o tamanho das fibras musculares durante a fase juvenil e que estas alterações têm o potencial para alterar os números totais de fibras musculares durante o crescimento.

Campos *et al.* ⁴⁰, observaram o efeito de três temperaturas de incubação (15, 18 e 21 °C) no recrutamento de fibras musculares em linguado (*Solea senegalensis*), demonstra-se que as diferenças de temperatura embrionário foram suficientes para produzir diferenças de crescimento, fenótipo do músculo e a expressão do gene em larvas até 30 dias após a eclosão, mesmo se o larvas foram criadas na mesma temperatura após a eclosão, geralmente, a incubação de embriões a 15 °C produziu larvas menores com menos e mais pequenas fibras ao longo do crescimento em comparação com aqueles incubadas a 18 e 21 °C, aquela capacidade de uma espécie para recrutar fibras musculares podem comprometer o seu tamanho final.

Conclusões

A influência de condições ambientais para o crescimento muscular é de particular importância quando se trata de espécies destinadas à produção aquícola, onde o tamanho e a qualidade da carne são importantes. Os estudos sobre as possíveis influências sobre o padrão de crescimento dos peixes são, em sua maioria, realizados com peixes utilizados como modelos biológicos para a experimentação, com poucos estudos para espécies de criação. Para espécies nativas na Colômbia os números de estudos com esta temática ainda são insipientes diante da gama de espécies com potencial para a aquicultura.

Referências

1. Johnston, I. A. Environment, and plasticity of myogenesis in teleost fish. 2006; J. Exp. Biol. (209); 2249–2264.
2. Johnston, I. a, N. I. Bower, and D. J. Macqueen. Growth and the regulation of myotomal muscle mass in teleost fish. 2011; J. Exp. Biol. 214;1617–1628.
3. Zimmerman, A. M., and M. S. Lowery. Hyperplastic development and hypertrophic growth of muscle fibers in the white seabass (*Atractoscion nobilis*). J. Exp. Zool. 1999; (284); 299–308.
4. Keenan Samuel R. and Currie Peter D. The Developmental Phases of Zebrafish Myogenesis Australian Regenerative Medicine Institute, Monash University. 2019. J. Dev. Biol., 7(2), 12.
5. Pough, f.h.; Janis, c.m.; Heiser, j.b. A vida dos vertebrados. São Paulo: editora Atheneu. 699p, 2003.
6. Foschini, r. m. s. a.; *et al.* Células satélites musculares. arquivo brasileiro de oftalmologia, 2004; (67), n.4, p.681–687.
7. Almeida, F. L. A., R. F. Carvalho, D. Pinhal, C. R. Padovani, C. Martins, and M. Dal Pai-Silva. Differential expression of myogenic regulatory factor MyoD in pacu skeletal muscle (*Piaractus mesopotamicus*) Holmberg 1887: Serrasalminae, Characidae, Teleostei) during juvenile and adult growth phases. 2008. Micron 39:1306–1311.
8. Goulding, M., A. Lumsden, and a J. Paquette. Regulation of Pax-3 expression in the dermomyotome and its role in muscle development. Development 1994; 120: 957–971.
9. Watanabe, W. O., T. M. Losordo, K. Fitzsimmons, and F. Hanley. Tilapia Production Systems in the Americas: Technological Advances, Trends, and Challenges. 2002. Rev. Fish. Sci. 10:465–498.
10. Langley, B., M. Thomas, A. Bishop, M. Sharma, S. Gilmour, and R. Kambadur. Myostatin Inhibits Myoblast Differentiation by Down-regulating MyoD Expression. 2002. J. Biol. Chem. 277:49831–49840.
11. Carani, F. R., B. O. da S. Duran, T. G. De Paula, W. P. Piedade, and M. Dal-Pai. Morphology and expression of genes related to skeletal muscle growth in juveniles of pirarucu (*Arapaima gigas*, Arapaimatidae, Teleostei). 2013. Acta Sci. Anim. Sci. 35:219–226.
12. Santello, G. A., F. De Assis, F. De Macedo, R. M. G. De, E. N. Martins, F. J. Lourenço, and F. J. Dias.. Características das fibras musculares de cordeiros nascidos de ovelhas recebendo suplementação proteica no terço inicial da gestação. 2010 Rev. Bras. Zootec. 39:2288–2296.
13. Blagden, C.S.; Currie, P.D.; Ingham, P.W.; Hughes, S.M. Notochord induction of zebrafish slow muscle mediated by Sonic hedgehog. Genes Dev. 1997, 11, 2163–2175.

14. Du, S.J.; Devoto, S.H.; Westerfield, M.; Moon, R.T. Positive and negative regulation of muscle cell identity by members of the hedgehog and TGF-gene families. *J. Cell Biol.* 1997, 139, 145–156.
15. Gurevich, D.; Siegel, A.; Currie, P.D. Skeletal Myogenesis in the Zebrafish and Its Implications for Muscle Disease Modelling; Brand-Saber, B., Ed.; Results and Problems in Cell Differentiation; Springer: Berlin, Germany 2015; 56.
16. Devoto, S.H.; Stoiber, W.; Hammond, C.L.; Steinbacher, P.; Haslett, J.R.; Barresi, M.J.F.; Patterson, S.E.; Adiarte, E.G.; Hughes, S.M. Generality of vertebrate developmental patterns: Evidence for a dermomyotome in fish. *Evol. Dev.* 2006, 8, 101–110.
17. Stellabotte, F.; Dobbs-McAulie, B.; Fernandez, D.A.; Feng, X.; Devoto, S.H. Dynamic somite cell rearrangements lead to distinct waves of myotome growth. *Development* 2007, 134, 1253–1257.
18. Nguyen, P.D.; Hollway, G.E.; Sonntag, C.; Miles, L.B.; Hall, T.E.; Berger, S.; Fernandez, K.J.; Gurevich, D.B.; Cole, N.J.; Alaei, S.; *et al.* Haematopoietic stem cell induction by somite-derived endothelial cells controlled by meox1. *Nature* 2014, 512, 314–318.
19. Ma, R.C.; Jacobs, C.T.; Sharma, P.; Kocha, K.M.; Huang, P. Stereotypic generation of axial tenocytes from bipartite sclerotome domains in zebrafish. *PLoS Genet.* 2018, 14.
20. López-Albors, O., M. D. Ayala, F. Gil, A. García-Alcázar, E. Abellán, R. Latorre, G. Ramírez-Zarzosa, and J. M. Vázquez. Early temperature effects on muscle growth dynamics and histochemical profile of muscle fibres of sea bass *Dicentrarchus labrax* L., during larval and juvenile stages. 2003. *Aquaculture* 220:385–406.
21. Almeida, F. L. A., N. S. Pessotti, D. Pinhal, C. R. Padovani, N. de J. Leitão, R. F. Carvalho, C. Martins, M. C. Portella, and M. Dal Pai-Silva. Quantitative expression of myogenic regulatory factors MyoD and myogenin in pacu (*Piaractus mesopotamicus*) skeletal muscle during growth. 2010 *Micron* 41:997–1004.
22. Zhu, L., L. Nie, G. Zhu, L. Xiang, and J. Shao. Advances in research of fish immune-relevant genes: A comparative overview of innate and adaptive immunity in teleosts. 2013 (39):39–62.
23. Lovell, T. The nutrients. In *Nutrition and Feeding of Fish*; Van Nostrand Reinhold: New York, NY, USA, 1989; pp. 11–71.
24. Houlihan, D.F.; Mathers, E.M.; Foster, A. Biochemical correlates of growth rate in fish. In *Fish Ecophysiology*; Chapman & Hall: London, UK, 1993; pp. 45–71.
25. Stickland, N.C.; White, R.N.; Mescall, P.E.; Crook, A.R.; Thorpe, J.E. The effect of temperature on myogenesis in embryonic development of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Anat. Embryol.* 1988, 178, 253–257.
26. Leitão, n. j.; Dal pai-silva, m.; Almeida, f. l. a.; Portella, m. c. Crescimento muscular em peixes. *Panorama da Aquicultura.* 2012, v. 22, N° 129 p. 32-37.

27. Matschak, T.W.; Hopcroft, T.; Mason, P.S.; Crook, A.R.; Stickland, N.C. Temperature and oxygen tension influence the development of muscle cellularity in embryonic rainbow trout. *J. Fish Biol.* 1998, 53, 581–590.
28. Rowleron, A.; Veggetti, A. Cellular mechanisms of post-embryonic muscle growth in aquaculture species. In *Fish Physiology*; Academic Press: Cambridge, MA, USA, 2001; pp. 103–140.
29. Killeen, J. R., H. A. McLay, and I. A. Johnston. 1999. Temperature and neuromuscular development in the tambaqui. 1999 *J. Fish Biol.* 55:66–83.
30. Alves-Costa, F. A., C. M. Barbosa, R. C. M. Aguiar, E. A. Mareco, and M. Dal-Pai-Silva. Differential Expression of Myogenic Regulatory Factor Genes in the Skeletal Muscles of Tambaqui *Colossoma macropomum* (Cuvier 1818) from Amazonian Black and Clear Water. 2013 *Int. J. Genomics*:9.
31. Johnston, i. a.; Manthri, s.; Smart, a.; Campbell, p.; Nickell, d.; Alderson, R. Plasticity of muscle fibre number in seawater stages of Atlantic salmon in response to photoperiod manipulation. *The Journal of Experimental Biology*, Cambridge, 2003. v. 206, p. 3425–3435.
32. Du, M., B. Wang, X. Fu, Q. Yang, and M. Zhu. 2015. Fetal programming in meat production. 2015, *Meat Sci.* 109:40–47
33. Green, B. S., and R. Fisher. Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae. 2004 *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 299:115–132.
34. Macqueen, D. J., D. Robb, and I. A. Johnston. Temperature influences the coordinated expression of myogenic regulatory factors during embryonic myogenesis in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). 2007. *J. Exp. Biol.* 210:2781–2794.
35. Albokhadaim, I., C. L. Hammond, C. Ashton, B. H. Simbi, S. Bayol, S. Farrington, and N. Stickland. Larval programming of post-hatch muscle growth and activity in Atlantic salmon (*Salmo salar*). 2007 *J. Exp. Biol.* 210:1735–1741.
36. Macqueen, D. J., D. H. F. Robb, T. Olsen, L. Melstveit, C. G. M. Paxton, and I.A. Johnston. Temperature until the “eyed stage” of embryogenesis programmes the growth trajectory and muscle phenotype of adult Atlantic salmon. 2008. *Biol. Lett.* 4:294–298.
37. Campos, C., J. M. O. Fernandes, L. E. C. Conceição, S. Engrola, V. Sousa, and L. M. P. Valente. Thermal conditions during larval pelagic phase influence subsequent somatic growth of Senegalese sole by modulating gene expression and muscle growth dynamics. 2013. *Aquaculture* 414-415:46–55.
38. Garcia de la Serrana D.; Viera V.; Andree K.; Darias M.; Estévez A.; Gisbert E. and Johnston I. A. Development temperature has persistent effects on muscle growth responses in gilthead sea bream, 2012 *Plos one.* 7(12): e51884.

39. Gutierrez de Paula, T., F. L. A. de Almeida, F. R. Carani, I. J. Vechetti-Júnior, C. R. Padovani, R. A. S. Salomão, E. A. Mareco, V. B. dos Santos, and M. Dal-Pai-Silva. Rearing temperature induces changes in muscle growth and gene expression in juvenile pacu (*Piaractus mesopotamicus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 2014. Part B *Biochem. Mol. Biol.* 169:31–37.
40. Campos, C., L. M. P. Valente, L. E. C. Conceição, S. Engrola, V. Sousa, E. Rocha, and J. M. O. Fernandes. Incubation temperature induces changes in muscle cellularity and gene expression in Senegalese sole (*Solea senegalensis*). 2013. *Gene* 516:209–217.