

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT CHEZ LA TRUITE. ÉVOLUTION DE LA TENEUR EN ACIDES NUCLÉIQUES DANS DIVERSES FRACTIONS CORPORELLES

P. LUQUET

avec la collaboration technique de Geneviève HANNEQUART

*Station de Recherches de Nutrition,
Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A.,
78 - Jouy-en-Josas*

RÉSUMÉ

La croissance de la musculature complète, du foie, des viscères et des parties ossifiées de la truite arc-en-ciel, dont le poids augmente de 20 g à 200 g a été étudiée en suivant :

- l'évolution de la concentration et de la teneur totale en acides nucléiques,
- l'évolution de la taille des cellules et de la quantité de protéines qu'elles contiennent.

Lorsque le poids vif de la truite est multiplié par 10, le poids du muscle l'est par 12 et le nombre des cellules musculaires par 7,7. Dans le même intervalle, la taille des cellules n'a été multipliée que par 1,56. La croissance du muscle est donc due essentiellement à l'hyperplasie bien que dans l'intervalle de poids 58-96 g, l'hypertrophie puisse expliquer momentanément 70 p. 100 du gain de poids.

La croissance du foie est aussi due principalement à l'hyperplasie qui explique toujours 85 p. 100 du gain de poids. Lorsque le poids du foie est multiplié par 7 la taille des hépatocytes n'augmente que de 28 p. 100.

Dans ce tissu et cet organe, comme dans les autres fractions étudiées, la quantité totale d'ADN augmente proportionnellement au poids frais. Aucun ralentissement de la multiplication cellulaire n'est constaté lorsque les truites atteignent le poids de 200 g.

INTRODUCTION

Les principes de constance de la quantité moyenne d'acide désoxyribonucléique dans une cellule diploïde établis par BOIVIN et VENDRELY (1948), ont permis à de nombreux auteurs, à la suite d'ENESCO (1959), de mesurer l'évolution du nombre de cellules dans un tissu ou un organe par l'évolution de la quantité totale d'ADN qu'il renferme. Cette mesure a également permis de connaître la part de l'accroisse-

ment pondéral d'un tissu ou d'un organe qui revient respectivement à la multiplication et au grandissement cellulaires (DURAND *et al.*, 1965). La plupart des travaux ont été appliqués à des tissus et organes de divers mammifères. Pour les poissons, les connaissances dans ce domaine sont très restreintes. En effet, si la concentration en acides nucléiques de différents tissus et organes des poissons a été étudiée (BLUHM, TARR, 1957 ; IMURA, SAITO, 1968) ainsi que l'évolution de leur teneur au cours du cycle sexuel (CREELMAN, TOMLINSON, 1959 ; BERDYSHEV *et al.*, 1969 ; IMURA et SAITO, 1969) ou au cours du jeûne (BOUCHE *et al.*, 1970), peu d'auteurs ont suivi l'évolution de la teneur en acides nucléiques au cours de la croissance postembryonnaire. LOVE (1958), après avoir noté que la concentration en ADN dans les *myotomes* du muscle de morue est moins élevée que dans le tissu conjonctif qui les sépare (*myocommes*), constate que, lorsque le poisson augmente de longueur, la concentration en ADN ne varie pas en proportion inverse de celle de la taille des fibres musculaires dont le nombre demeure constant ; il en conclut que, au cours de la croissance de la morue, il s'effectue une certaine synthèse d'ADN. L'existence et la permanence de cette dernière ont été récemment démontrées (LUQUET, DURAND, 1970) dans le muscle de la truite arc-en-ciel dont le poids varie de 20 g à 3 400 g. Il a ainsi été montré que l'hyperplasie explique la majeure partie de l'accroissement pondéral du muscle de la truite. Toutefois, ces travaux n'ont porté que sur une partie de la musculature des poissons, il est donc intéressant de connaître ce qui se passe au niveau de la musculature complète et d'autres tissus ou organes.

C'est dans le but d'élargir ainsi nos connaissances que nous avons étudié les variations quantitatives en acides nucléiques chez la truite arc-en-ciel *Salmo gairdnerii* RICHARDSON au cours de sa croissance dans les fractions suivantes : la musculature complète, le foie, l'ensemble viscères + sang et enfin le reste comprenant la tête, le squelette axial, les arêtes, les nageoires et la peau que nous appellerons pour simplifier, parties ossifiées.

I. — MATÉRIEL, ET MÉTHODES

1. — Méthodes d'études

La consommation des truites, leur croissance pondérale, et leur composition corporelle ont été suivies. Pour chacune des fractions précitées, les évolutions du poids frais, de la teneur en acides nucléiques et en protéines ont été déterminées. Ces données nous permettent de mesurer pour chacune des formations :

- l'évolution du nombre de cellules par celle de la quantité d'ADN (ADN total),
- l'évolution de la taille des cellules par celle du rapport poids frais/ADN total,
- l'évolution de la quantité d'ARN par cellule par le rapport ARN/ADN,
- l'évolution des quantités de protéines par cellule par celle du rapport protéines/ADN.

2. — Matériel animal

Les truites utilisées sont issues d'œufs d'une seule femelle fécondés par la laitance d'un seul mâle. Elles ont reçu un régime à 50 p. 100 de protéines jusqu'au poids de 10 g. A ce stade, 100 d'entre elles sont placées dans un bac en matière plastique d'une contenance utile de 150 l, alimenté en eau de la ville à un débit de 5 l/minute. Elles reçoivent *ad libitum* un régime semi-synthétique (LUQUET, 1971) renfermant 40 p. 100 de protéines. Les poissons sont sacrifiés au poids de 20 g, 58 g, 96 g et 205 g (tabl. 1) par rupture des vertèbres cervicales. Ils sont ensuite

séchés, pesés, puis saignés par incision de l'aorte ventrale ; seules sont retenues les truites dont le poids s'écarte le moins du poids moyen du lot expérimental.

Le prélèvement des différents tissus ou organes se fait de façon quantitative. Les échantillons provenant des différents poissons sont congelés immédiatement dans l'azote liquide ; l'ensemble des opérations dure de 20 à 30 minutes par animal. Les fractions prélevées sont regroupées et conservées au froid jusqu'au broyage qui précède immédiatement les analyses.

3. — Méthodes analytiques

a) Acides nucléiques.

Les acides nucléiques séparés par la méthode de SCHMIDT et THANNHAUSER sont estimés par spectrophotométrie dans l'UV après séparation de leurs composés sur colonnes échangeuses d'ions suivant la méthode décrite par DURAND *et al.* (1969).

Les quantités d'ADN et d'ARN sont exprimées par la somme (en micromoles) de leurs bases constitutives.

b) Composition corporelle.

- l'eau est déterminée par séchage à l'étuve à 95°C jusqu'à poids constant,
- l'azote total est déterminé par la méthode de Kjeldahl sur les échantillons frais,
- l'azote protéique est déterminé par la méthode précédente sur le résidu sec obtenu après extraction des éléments acido-solubles par l'acide trichloracétique 10 p. 100,
- les lipides sont estimés par la différence : matière sèche — (protéines brutes + cendres).

II. — RÉSULTATS

Pour faciliter l'exposé des résultats, nous appelons :

- première période, la période allant de 30 à 37 semaines durant laquelle les truites croissent de 20,2 à 58,4 g,
- deuxième période, la période allant de 37 à 45 semaines durant laquelle les truites croissent de 58,4 à 96,1 g,
- troisième période, la période allant de 45 à 60 semaines durant laquelle les truites croissent de 96,1 à 205,5 g.

I. — Croissance globale des Truites (tabl. I)

a) Croissance et consommation.

Les truites ont multiplié leur poids par 10 en 30 semaines (20 g à 205 g). La courbe de croissance dont la concavité est tournée vers le haut indique que, durant toute la période expérimentale, les truites ont présenté une croissance auto-accélérée (BRODY, 1945). Le gain de poids journalier moyen est de 0,63 g pour la première période, de 0,72 g pour la deuxième période et de 0,99 g pour la troisième période. La consommation journalière augmente en absolu avec le gain de poids ; si au contraire elle est exprimée en pourcentage du poids vif, ce qui mesure l'appétit, elle est de 2,2 p. 100 au cours de la première période, de 1,5 p. 100 au cours de la deuxième période et de 1,1 p. 100 au cours de la dernière période. L'indice de consommation moyen est de 1,65.

b) Composition corporelle.

La proportion d'eau diminue légèrement au cours de la première période (73 p. 100 à 70,5 p. 100) ; elle ne varie pas par la suite. Au contraire, la teneur en protéine, stable au cours des deux premières périodes (14,8 p. 100 à 14,4 p. 100), augmente de 6 p. 100

par la suite. La part qui revient aux cendres, tout en demeurant faible, s'accroît légèrement jusqu'à ce que les truites atteignent le poids de 96 g (2,2 p. 100 à 2,7 p. 100), elle revient ensuite à la valeur initiale. La proportion de lipides croît légèrement jusqu'à ce que les truites atteignent le poids de 96 g (10 p. 100 à 13,2 p. 100) pour diminuer légèrement ensuite.

TABLEAU I

Caractéristique des Truites au moment du sacrifice

Lot n°	1	2	3	4
Age (semaines)	30	37	45	60
Poids vif	20,2	58,4	96,1	205,5
Nombre de truites	10	10	9	8
Eau % du poids frais	73	70,6	69,7	69,7
N × 6,25 % du poids frais	14,8	14,8	14,4	15,4
Cendres % du poids frais	2,2	2,4	2,7	2,3
Lipides % du poids frais	10,0	12,2	13,2	12,6
Eau + lipides % du poids frais	83	82,8	82,9	82,3

En résumé, la composition globale des truites demeure pratiquement constante au cours de la période étudiée. Deux faits sont cependant à souligner, d'une part, le faible engraissement des truites de 205 g, et, d'autre part, la remarquable constance de la proportion eau + lipides.

2. — Croissance des différents tissus et organes

a) Foie (tabl. 2).

— Le poids du foie, qui représente de 2,7 à 1,8 p. 100 de la masse corporelle, croît moins vite que celui de la truite entière. L'allométrie négative se manifeste principalement jusqu'à ce que les truites pèsent 96 g. Au cours de la dernière période, la vitesse de croissance de cet organe et de l'animal entier est identique. Au total, le poids du foie n'a été multiplié que par 7,4 alors que le poids de la truite l'a été par 10.

— La concentration en ADN (ADN $\mu\text{M/g}$ sec et dégraissé) varie peu au cours de la première période (52,9 μM à 54,7 μM). Elle diminue de 25 p. 100 au cours de la deuxième période pour demeurer stable ensuite (43,7 μM à 40,1 μM). La quantité totale d'ADN contenue dans cet organe est multipliée par 6,2 au cours de la période étudiée. La courbe représentative de cette évolution en fonction du poids de la truite (fig. 1) est pratiquement linéaire. Le foie représente de 4,5 à 6 p. 100 de l'ADN total du poisson (tabl. 3).

— La concentration en ARN dans le foie est beaucoup plus élevée que pour les autres tissus et organes. Elle est stable au cours de la première période (142,9 μM à 136,7 μM) ; au cours de la deuxième période elle augmente de 20 p. 100 et ne varie plus par la suite. La quantité totale d'ARN dans cet organe augmente plus vite que la quantité d'ADN ; elle est en effet multipliée par 9,5 soit pratiquement par le même coefficient que le poids vif du poisson.

TABLEAU 2

*Évolution de certaines caractéristiques dans différents tissus et organes
de la Truite arc-en-ciel en croissance*

	N° des lots	Foie	Muscles	Tête + nageoires + squelette axial + peau	Viscères + sang
Poids frais % du poids vif	1	2,7	52,9	36,4	9,1
	2	2,3	56,3	33,8	10,1
	3	1,8	55,7	32,3	10,3
	4	1,8	59,1	30,8	11,3
Poids SD (†) % du poids frais	1	13,8	17,4	13,6	7,5
	2	11,8	16,7	13,9	6,9
	3	14,4	15,8	12,8	9,2
	4	15,4	16,5	13,0	8,9
ADN/g SD (μ M-bases)	1	52,9	7,6	38,0	78,9
	2	54,7	7,6	24,5	83,7
	3	43,7	5,6	24,9	80,4
	4	40,1	5,1	21,6	79,9
ADN total (μ M-bases)	1	3,44	12,3	33,3	9,6
	2	7,65	37,7	60,9	30,9
	3	10,2	45,3	94,8	69,7
	4	21,5	94,4	164,5	151,8
ARN/g SD (μ M-nucléotides)	1	142,9	16,9	33,7	90,0
	2	136,7	19,5	29,1	97,4
	3	167,5	18,6	32,7	99,2
	4	164,7	25,0	37,5	111,3
ARN total (μ M-nucléotides)	1	9,3	27,5	29,5	10,9
	2	19,1	96,6	72,4	36,0
	3	39,2	150,1	124,2	86,0
	4	88,4	462,7	286,1	211,5
$\frac{\text{ARN}}{\text{ADN}}$	1	2,70	2,24	0,89	1,14
	2	2,50	2,56	1,19	1,16
	3	3,83	3,32	1,31	1,23
	4	4,10	4,90	1,74	1,39
Poids frais (mg) ADN total (μ M-bases)	1	136,6	761,2	193,1	168,6
	2	155,5	787,7	293,1	172,2
	3	159,3	1 132	313,5	135,4
	4	161,6	1 189	355,8	141,3
Protéines (mg) ADN total (μ M-bases)	1	16,3	113,6	23,5	11,1
	2	15,6	118,3	36,1	10,4
	3	20,0	156,6	36,4	11,1
	4	21,6	171,9	42,9	10,9

(†) Sec dégraissé.

— Le rapport ARN/ADN présente un léger minimum (2,5) lorsque les truites pèsent 58 g ; il augmente fortement par la suite pour atteindre 4,10 chez les poissons de 200 g.

— La valeur du rapport poids frais/ADN augmente peu (28 p. 100) au cours de toute la période de croissance considérée ; les 2/3 de cette augmentation sont d'ailleurs acquis dès que les truites atteignent le poids de 58 g (fig. 2). Au contraire, le rapport des protéines du foie à l'ADN demeure stable au cours de la première période. Il augmente de 25 p. 100 au cours de la deuxième période et ne varie plus ensuite.

TABLEAU 3

Répartition de l'ADN entre les différents compartiments corporels chez la Truite, selon le poids corporel

Poids des truites	20,2	58,4	96,1	205,5
Foie	6	5,5	4,5	5
Muscle	21	27,5	20,5	22
Peau + Tête + nageoires + Squelette axial	56,5	44,5	43	38
Viscères + Sang	16,5	22,5	32	35
Truite entière	100	100	100	100

b) *Muscle* (tabl. 2).

— Le poids frais du muscle augmente plus vite que le poids vif du poisson. En effet, lorsque celui-ci est multiplié par 10, le poids de la musculature l'est par 12. Parallèlement, la part qui revient à ce tissu dans la masse corporelle totale augmente de 53 p. 100 à 59 p. 100.

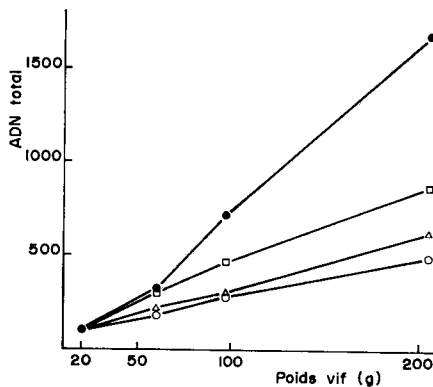


FIG. 1. — Évolution en fonction du poids vif, quantité totale d'ADN dans les différents compartiments corporels de la Truite

- Muscle
- △ Foie
- Viscères + sang
- Parties ossifiées.

— La concentration en ADN demeure toujours faible et égale à $7,6 \mu\text{M}$ jusqu'à ce que les truites atteignent le poids de 58 g. Elle diminue encore de 25 p. 100 par la suite pour atteindre $5,1 \mu\text{M}$ chez les truites les plus âgées. La quantité totale d'ADN contenue dans ce tissu (fig. 1) est multipliée par 7,7 pendant toute la période considérée. La moitié de cette augmentation est acquise dès que les truites pèsent 58 g ; la synthèse d'ADN est donc intense au cours de la première période. Elle se ralentit au contraire au cours de la deuxième période pour reprendre activement durant la dernière période. Bien que la musculature représente plus de 50 p. 100 du poids du corps, elle ne contient que 25 p. 100 de l'ADN total de la truite (tabl. 3). Ceci découle de la faible concentration en ADN du muscle.

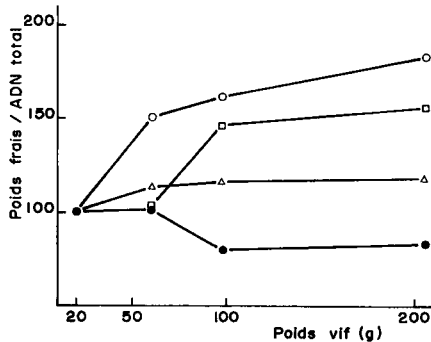


FIG. 2. — Évolution en fonction du poids vif, du rapport poids frais/ADN total, dans les différents compartiments corporels de la Truite

- Muscle
- △ Foie
- Viscères + sang
- Parties ossifiées.

— La concentration en ARN augmente de $16,9 \mu\text{M}$ à $25,0 \mu\text{M}$ lorsque le poids de la truite passe de 20 à 205 g. Soixante-quinze p. 100 de cette augmentation sont acquis au cours de la dernière période considérée. La quantité totale d'ARN dans le muscle augmente considérablement avec le poids de la truite. En effet, lorsque celui-ci est multiplié par 10, l'ARN total est multiplié par 16,8.

— La valeur du rapport ARN/ADN augmente progressivement de 2,24 à 3,32 jusqu'à ce que les truites atteignent le poids de 96 g. Au-delà, l'augmentation de ce rapport est considérable puisque la valeur obtenue pour les truites de 205 g est de 4,90.

— Le rapport poids frais/ADN évolue peu (3 p. 100) jusqu'à ce que les truites atteignent le poids de 58 g. A partir de ce stade, la valeur de ce rapport augmente rapidement pour être multipliée par 1,56 à 96 g ; elle varie peu par la suite (fig. 2). Le rapport protéines/ADN suit une évolution parallèle avec une faible augmentation de sa valeur jusqu'au poids de 58 g. Cependant, l'augmentation totale de la valeur de ce rapport n'a été que de 50 p. 100.

c) Viscères + sang (tabl. 2).

— Les viscères et le sang représentent de 9,1 à 11,3 p. 100 du poids de la truite. Cette fraction présente une croissance plus rapide que l'organisme entier car sa masse a été multipliée par 13,5 au cours de toute la période étudiée.

— La concentration en ADN est supérieure à $79 \mu\text{M/g}$ SD et pratiquement constante au cours de la croissance ; l'amplitude des variations ne dépasse pas 6 p. 100.

— La quantité totale d'ADN augmente plus vite que le poids frais de ces fractions (fig. 1), elle a été en effet multipliée par 16. Par ailleurs, la participation de l'ADN total des viscères et du sang à l'ADN total du poisson double au cours de la période considérée et passe ainsi de 16,5 p. 100 à 35 p. 100 (tabl. 3).

— La teneur en ARN augmente avec le poids des poissons. Cette augmentation est de 20 p. 100 sur l'ensemble de la période considérée. La quantité totale d'ARN, sous l'action conjuguée de l'augmentation de la concentration et de l'augmentation en pourcentage du poids frais par rapport au poids vif, augmente considérablement et est multipliée par 19,5.

— Le rapport ARN/ADN est faible mais augmente de façon continue passant ainsi de 1,14 à 1,39.

— Le rapport poids frais/ADN demeure assez stable jusqu'à ce que les truites atteignent le poids de 58 g mais diminue de 20 p. 100 par la suite. Le rapport protéines/ADN demeure au contraire très stable, les valeurs extrêmes étant de 10,4 et 11,1.

d) *Fractions ossifiées* (tabl. 2).

— La vitesse d'accroissement pondéral des fractions ossifiées est plus faible que celle de la truite entière ; leur poids a été multiplié par 9,1 et le pourcentage par rapport au poids vif diminue de 36,4 à 30,8 p. 100.

— La concentration en ADN de ces tissus est assez élevée pour les truites de 20 g ($38 \mu\text{M/g}$ SD) mais diminue pratiquement de moitié par la suite. La quantité totale d'ADN varie pratiquement linéairement en fonction du poids de la truite (fig. 1), son augmentation est cependant faible car son coefficient d'accroissement n'est que de 4,6. La participation de l'ADN total de ces fractions à l'ADN total de la truite diminue d'ailleurs au cours de la croissance et passe de 58,5 p. 100 à 38 p. 100 lorsque les truites croissent de 20 g à 205 g.

— La concentration en ARN qui a pour valeur initiale $33,3 \mu\text{M/g}$ SD diminue de 15 p. 100 jusqu'à ce que les truites pèsent 58 g puis augmente de 30 p. 100 chez les truites plus âgées. La quantité totale d'ARN augmente deux fois plus vite que la quantité d'ADN. Elle est en effet multipliée par 9,7 dans la même période.

— Le rapport ARN/ADN est faible mais augmente de façon continue avec le poids du poisson passant ainsi de 0,89 pour les truites de 20 g à 1,74 lorsque les poissons ont atteint le poids de 205 g.

— L'évolution du rapport poids frais/ADN montre un accroissement de 50 p. 100 lorsque les truites pèsent 58 g, ce rapport a atteint à ce stade les 66 p. 100 de sa valeur maximale ; sur l'ensemble de la période de croissance considérée il a été multiplié par 1,84 (fig. 2).

— Le rapport protéines/ADN augmente de 54 p. 100 durant la première période de croissance considérée (23,5 à 36,1), il semble demeurer stable jusqu'au poids de 96 g (36,4) pour augmenter légèrement ensuite.

III. — DISCUSSION

I. — *Acides nucléiques et multiplication cellulaire*

Nous avons appliqué à l'étude de la croissance du muscle latéro-dorsal de la truite une méthode, maintenant classique, basée sur le principe que le nombre de noyaux d'un tissu est proportionnel à la quantité d'ADN qu'il contient (LUQUET, DURAND, 1970). La taille des cellules est appréciée par le rapport du poids frais du tissu au nombre de noyaux. Cette méthode nous a permis de montrer que, dans le muscle latéro-dorsal de truite l'hyperplasie (multiplication cellulaire) se manifeste avec une intensité égale tout au long de la croissance du poisson et que l'hypertrophie (grandissement cellulaire) ne peut expliquer qu'une très faible partie de l'accroissement pondéral de ce muscle.

Cette méthode d'étude peut être étendue sans inconvénient à l'étude de la croissance de la musculature totale, les difficultés dans ce cas-là étant d'avoir un prélèvement du muscle quantitatif. Nous verrons également plus loin qu'aucun cas de polypléidie n'a été mis en évidence dans les cellules hépatiques des poissons, cet organe se prête donc également à l'application d'une telle méthode. Par contre, en ce qui concerne les deux autres fractions que nous avons retenues, les viscères et le sang d'une part, et ce que nous avons appelé les parties ossifiées d'autre part, l'hétérogénéité des tissus et des organes est telle qu'une telle méthode ne peut apporter que peu de renseignements. En conséquence, nous limiterons notre discussion aux modalités de la croissance du muscle et du foie en soulignant uniquement que dans le reste du corps la synthèse d'ADN se manifeste de façon continue pendant toute la période étudiée.

2. — *Croissance du muscle*a) *Croissance pondérale.*

Le muscle constitue en poids le tissu le plus important chez la truite arc-en-ciel, il représente en effet plus de 53 p. 100 de la masse corporelle. Cette proportion est nettement supérieure à celle présentée par la musculature des mammifères car celle-ci ne participe que pour 45 p. 100 du poids de l'animal (MUNRO, 1969). La croissance du muscle complet de la truite présente une allométrie positive par rapport à celle du poisson : en effet, le pourcentage du poids frais du muscle au poids vif de l'animal augmente de 53 p. 100 à 59 p. 100 lorsque le poids de la truite passe de 20 g à 200 g. Au contraire, LUSK (1969) observe que chez la truite commune vivant en rivière, la proportion du muscle diminue lorsque le poids du poisson augmente jusqu'à 200 g. Cet auteur n'a cependant pas rapporté l'âge des truites et n'a pu évaluer leur vitesse de croissance. Ces paramètres sont importants car MANN (1959) a montré que la proportion de muscle augmente avec la vitesse de croissance de la carpe et de la truite.

b) *Hyperplasie-hypertrophie.*

Les rôles respectifs de l'hyperplasie et de l'hypertrophie peuvent être appréciés par un calcul simple (DURAND *et al.*, 1965) dont les résultats figurent dans le tableau 4.

Au cours de la première période, correspondant au passage de 20 g à 58 g, l'hyperplasie assure l'essentiel de la croissance (97 p. 100) tandis que la taille des cellules n'a augmenté que de 3 p. 100, ce qui est négligeable.

TABLEAU 4
Intervention relative en p. 100 de la multiplication
et du grandissement cellulaires dans la croissance du foie
et du muscle de la Truite arc-en-ciel

Intervalle		20-58 g (%)	58-96 g (%)	96-205 g (%)
Foie	Hyperplasie ...	85	92	98
	Hypertrophie ..	15	8	2
Muscles	Hyperplasie ...	97	31	93
	Hypertrophie ..	3	69	7

Au cours de la deuxième période (58 g à 96 g) la synthèse d'ADN se ralentit et l'hypertrophie assure 69 p. 100 du gain de poids. Pendant ce temps, la taille des cellules a augmenté de 44 p. 100 alors que la quantité de protéines associée à chaque noyau n'a augmenté que de 32 p. 100. Au cours de cette période de grandissement cellulaire, le muscle fixe préférentiellement des lipides ainsi que le montrent les variations de composition corporelle et de composition du gain de poids.

Au cours de la troisième période on observe une reprise très forte de l'hyperplasie qui assure 93 p. 100 de la croissance. Les cellules augmentent peu de taille (5 p. 100) et fixent préférentiellement des protéines. Ceci se traduit par une forte proportion de protéines dans le gain de poids du poisson soit 16,3 p. 100 au lieu de 13,8 p. 100 au cours de la période précédente.

Ce phénomène de freinage momentané de l'hyperplasie et de prépondérance de l'hypertrophie entre le poids de 50 g et 100 g, ne doit être qu'accidentel ou tout au moins transitoire. En effet, nous n'avons rien observé de tel au cours de la croissance de la musculature épaxiale.

Comparée à celle des mammifères, la musculature de la truite se caractérise par une faible teneur en ADN dans le tissu sec et dégraissé (5 à 8 $\mu\text{M/g}$ SD) analogue à celle observée dans le muscle des membres postérieurs du rat déjà adulte (6,7 $\mu\text{M/g}$ SD) alors que chez le Rat de 70 g cette teneur est trois fois plus élevée (DURAND, 1967 a). Inversement, le rapport ARN/ADN, est plus élevé dans le muscle de truites que dans le muscle des mammifères. Ce rapport ARN/ADN varie en effet de 2,24 à 4,90 chez la Truite alors qu'il ne dépasse pas 2,26 chez le Rat et le Porc. Toutefois, dans la musculature épaxiale de la truite d'un poids supérieur à 800 g, le rapport ARN/ADN diminue pour se stabiliser autour de 1 (LUQUET, DURAND, 1970).

3. — Croissance du foie

Le cas de polypléidie des noyaux hépatiques chez les Poissons semble très rare à l'inverse de ce qui se passe chez les Mammifères. En effet, FAUTREZ et MOERMAN (1954) n'ont trouvé chez *Lebistes reticulatus* qu'une seule classe de noyaux diploïdes

De même, BACHMANN et COWDEN (1967) n'ont détecté que 16 cas de noyaux qui semblaient tétraploïdes sur 1 500 observations d'hépatocytes appartenant à 15 espèces de poissons. Le pourcentage de polyploïdes semble donc ne guère dépasser 1 p. 100 des cas ; ceci nous permet de mesurer avec une grande sécurité, l'évolution du nombre de cellules hépatiques chez la Truite par l'évolution correspondante de la quantité d'ADN.

Nos résultats indiquent que la croissance du foie est due essentiellement à l'hyperplasie qui explique plus de 85 p. 100 du gain de poids. Au-delà de 100 g on peut considérer le grandissement cellulaire comme négligeable. Les cellules hépatiques n'ont cependant pas encore atteint un équilibre définitif car à ce stade, d'une part, le rapport ARN/ADN augmente toujours, et, d'autre part, elles s'enrichissent encore en protéines. Lorsque les truites pèsent 200 g, la valeur du rapport ARN/ADN est de 4,1, valeur inférieure à celle observée (6,4) par IMURA et SAITO (1968) dans le foie de truites arc-en-ciel femelles en période d'activité sexuelle. Ces auteurs (IMURA et SAITO, 1969) ont, par ailleurs, observé que le rapport ARN/ADN est de 1 à 2 fois plus élevé chez les saumons femelles que chez les mâles. Les évolutions des caractéristiques du foie de la Truite au cours de sa croissance ne diffèrent guère de celles du foie du Rat et du Porc. Les concentrations en ADN, en ARN, le rapport ARN/ADN et la taille des cellules sont en effet du même ordre de grandeur. De même, lorsque le poids vif de chacun de ces animaux est multiplié par 10 : soit une croissance de 20 g à 200 g pour la Truite, de 39 g à 393 g pour le Rat, et de 5,7 kg à 50 kg pour le Porc, la quantité totale d'ADN est multipliée par 6,5 dans le foie de chacune de ces espèces. Par contre, si dans cet intervalle la taille des hépatocytes de Porc ne varie guère (6,5 p. 100) (DURAND *et al.*, 1967 *b*), le grandissement cellulaire est plus intense chez le Rat (20 p. 100) (DURAND *et al.*, 1965) et chez la Truite (28 p. 100). Ce dernier point constitue la différence la plus marquée dans l'évolution des caractéristiques du foie au cours de la croissance chez les Mammifères et les Poissons.

Reçu pour publication en mai 1971.

SUMMARY

DEVELOPMENT IN THE TROUT. CHANGES IN NUCLEIC ACID CONTENTS OF DIFFERENT BODY FRACTIONS

Growth of total muscle, liver, viscera and ossified parts of rainbow trout growing in weight from 20 g to 200 g was studied. Development in fresh weight, in concentration of total nucleic acid content and in size of cells and the amount of protein which they contained was recorded.

The trout were fed to appetite on a diet with 40 per cent protein and they multiplied their weight by 10 times in 30 weeks. Purine bases of DNA and the nucleotides of RNA were estimated by ion-exchange column chromatography after separation by the method of Schmidt and Tannhauser.

Total muscle increased more quickly than the whole fish and was from 53 to 59 per cent of liveweight. DNA content was low (7 to 5 μ moles basic ADN per g fat-free dry weight). The RNA/DNA ratio changed from 2.2 to 4.9 as liveweight increased from 20 to 200 g. Total DNA (proportional to the number of cells) increased in proportion to the weight of muscle ; while the latter increased 12-fold, the former increased 7.7-fold and at the same time the size of the cells increased only 1.56-fold. Thus most of the gain in weight was because of an increase in number of cells (hyperplasia).

Growth of liver was less rapid than that of liveweight up to 98 g ; after that growth was isometric. Concentration of DNA was high (40 to 55 μ moles basic DNA per g fat-free dry weight) the same as seen in mammals. The RNA/DNA ratio was minimum (2.50) at 58 g liveweight. Growth of liver was essentially due to hyperplasia which always accounted for more than 85 per cent of the gain in weight. The size of the cells increased by 28 per cent.

In the other fractions studied, as in liver and muscle, amount of DNA increased in proportion to fresh weight of the tissue or organ. No slowing down of cell multiplication was seen when the trout had reached 200 g weight.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BACHMANN K., COWDEN R. R., 1967. Specific DNA amounts and nuclear size in fish hepatocytes and erythrocytes. *Trans. Am. microsc. soc.*, **86**, 463-471.
- BERDYSHEV G. D., BARANOVA S. N., KOROTAEV G. K., 1969. Variations de la teneur en acides nucléiques dans les tissus et organes de l'*Oncorhynchus gorbuscha* (W.) à différents stades de la migration de fraye (en russe). *Vop. Ikhtiol.*, **9**, 153-162.
- BLUHM H. M., TARR H. L. A., 1957. Marine fish muscle nucleic acids. *Can. J. Biochem. Physiol.*, **35**, 767-769.
- BOIVIN A., VENDRELY R., VENDRELY C., 1948. L'acide désoxyribonucléique du noyau cellulaire dépositaire des caractères héréditaires ; arguments d'ordre analytique. *C. R. Acad. Sci.*, **226**, 1061-1062.
- BOUCHE G., CREACH Y., GAS N., 1970. Le jeûne et la réalimentation chez la Carpe (*Cyprinus carpio* L.). I. Influence sur les acides nucléiques du foie. *Arch. Sci. Physiol.*, **24**, 243-251.
- BRODY S., 1945. *Bioenergetics and growth*. New York, Reinhold Publ. corp.
- CREELMAN V. R., TOMLINSON N., 1959. Biochemical studies on Sockeye salmon during spawning migration. VI. Ribonucleic and desoxyribonucleic acid. *J. Fish Res. Bd. Can.*, **16**, 421-428.
- DURAND G., FAUCONNEAU G., PENOT E., 1965. Étude biochimique de la croissance de l'intestin grêle, du foie et de la carcasse du Rat ; rôles respectifs de la multiplication et du grandissement cellulaires. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **5**, 163-187.
- DURAND G., FAUCONNEAU G., PENOT E., 1967 a. Croissance des tissus du Rat et réduction de l'apport énergétique de la ration ; influence sur la teneur en acides nucléiques. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **7**, 145-155.
- DURAND G., FAUCONNEAU G., PENOT E., 1967 b. Évolution des teneurs en acides nucléiques et en protéines du foie de Porc au cours de la croissance postnatale. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **49**, 361-370.
- DURAND G., FAUCONNEAU G., PENOT E., 1969. Répartition des cellules entre les tissus du rat adulte, préalablement soumis à une sous-nutrition énergétique temporaire à deux stades de la croissance. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **9**, 55-73.
- ENESCO M., 1959. Increase in number of nuclei and the mean cell size during postnatal growth of the heart of male Sherman rats. *Ant. Rec.*, **133**, 272.
- FAUTREZ J., MOERMAN J., 1954. La teneur en acide désoxyribonucléique des cellules hépatiques chez *Lebistes reticulatus*. *Comp. Rend. Assoc. Anat.*, **80**, 554-557.
- IMURA K., SAITO T., 1968. Nucleic acid contents in various tissues of some fishes. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **19**, 132-139.
- IMURA K., SAITO T., 1969. Seasonal variations in the metabolic activities of tissue constituents of some fishes. I. Changes in nucleic acid contents of some tissues of Kokanee salmon, *Oncorhynchus nerka* f. *Kenerlyi*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **20**, 202-210.
- LOVE R. M., 1958. Studies on the north sea cod. II. Desoxyribose nucleic acid in the musculature. *J. Sci. Fd. Agric.*, **9**, 199-203.
- LUQUET P., 1971. Efficacité des protéines en relation avec leur taux d'incorporation dans l'alimentation de la truite arc-en-ciel. *Ann. Hydrobiol* (sous presse).
- LUQUET P., DURAND G., 1970. Évolution de la teneur en acides nucléiques de la musculature épaxiale au cours de la croissance chez la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdnerii*) ; rôles respectifs de la multiplication et du grandissement cellulaires. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **10**, 481-492.
- LUSK S., 1969. The utility value of the Brown trout, *Salmo trutta m. fario* L., and the Grayling, *Thymallus thymallus* L., *Zool. listy*, **18**, 81-92.
- MANN H., 1959. Der Anteil des Essbaren bei Karpfen, Schleien und Forellen. *Der Fishwirt*, **11**, 1-6.
- MUNRO H. N., 1969. In MUNRO H. W., *Mammalian protein metabolism* vol. III, Part III, chap. 25, Academic Press, New York, London.