

(Manuscrit reçu le 14 juin 1985)

**ASPECTS DU DÉVELOPPEMENT DE LA MUSCULATURE
DE LA TRUITE ARC-EN-CIEL
(*SALMO GAIIRDNERI* RICHARDSON)
EN FONCTION DE LA DYNAMIQUE DE L'EAU**

par

M. JOSSE (*) (1), C. REMACLE (1) et E. DUPONT (2)

(1) Laboratoire de Biologie Cellulaire, Unité de Biologie Animale
Université Catholique de Louvain, 5 place Croix du Sud
B-1348 Louvain-la-Neuve (Belgique)

(2) Centre d'Économie Rurale de Marloie, Division Pisciculture
1 rue du Carmel, B-5406 Marloie (Belgique)

RÉSUMÉ

La musculature des poissons est hétérogène, tant dans sa disposition que dans la nature de ses fibres. Cette dernière commence à être élucidée par diverses méthodes. Nous nous sommes attachés ici à décrire l'embryologie de la musculature somatique, sa mise en place, ses caractéristiques adultes et enfin à étudier son développement en réponse à une modification de la composante dynamique du milieu d'élevage, visant à en accroître les qualités. L'embryologie fut observée chez *Salmo trutta fario*, les autres études furent réalisées sur *Salmo gairdneri*.

Mots-clés : myogenèse, fibres musculaires, morphologie.

Developmental aspects of the body musculature
in *Salmo gairdneri* in relation to the dynamics of water

SUMMARY

The body musculature of fishes shows a heterogeneity in the arrangement and nature of the fibres, the latter being currently explored with various methods. In this paper, we describe the embryogenesis of the body musculature as well as its adult characteristics. We quantify its development after modifications of the water dynamics, applied in order to increase the nutritive value. The embryogenesis was observed on *Salmo trutta fario*, whereas the *Salmo gairdneri* was concerned in the water dynamics study.

Key words : myogenesis, muscle fibres, morphology.

INTRODUCTION

La musculature des poissons est constituée de myomères verticaux, repliés deux fois sur leur hauteur. Cette imbrication des éléments les uns dans les autres permet à une contraction souple de se propager tout au long du corps. Sur une coupe trans-

(*) Boursier I.R.S.I.A.

versale, et suivant le poisson considéré, on peut relever de deux à cinq types de fibres (BODDEKE *et al.*, 1959; LOVE, 1970; VAN RAAMSDONK *et al.*, 1980; CARPENE *et al.*, 1982). Cependant deux types sont communs à la majorité des poissons : les fibres blanches qui constituent la quasi totalité de la masse musculaire et les fibres rouges, situées en périphérie. Un troisième type, les fibres dites éparpillées, sont dispersées dans le muscle blanc. Les deux derniers types constituent une zone de transition entre le muscle rouge et le muscle blanc : le muscle rouge de bordure, très difficile à étudier vu la minceur de sa couche, et les fibres intermédiaires (VAN RAAMSDONK *et al.*, 1980).

L'orientation hélicoïdale complexe des faisceaux musculaires a rendu techniquement difficile l'obtention des différentes informations. Toutefois, on a aisément relevé que la quantité de muscle rouge pouvait varier d'une espèce à l'autre (LOVE, 1970; MOSSE et HUDSON, 1977; WEBB, 1978; MOSSE, 1979; JOHNSTON, 1981; GILL *et al.*, 1982).

Il est alors apparu que l'importance de cette musculature périphérique était en rapport avec le type de vie de l'animal : la musculature des poissons d'eau stagnante (brochet, perche) ne serait constituée que de fibres blanches ou presque; ces poissons, bondissant d'une cachette, ne saisissent leur proie qu'à l'issue d'une course rapide et présentent ainsi des caractères de « spinter ». Par contre, des poissons tels le saumon, la truite arc-en-ciel ou la carpe, malgré des modes de vie très différents, développent une large musculature rouge. Le saumon passe une partie de sa vie en mer, mais effectue à l'époque des pontes d'importantes migrations en remontant les rivières à contre courant. En Europe, la truite arc-en-ciel habite les eaux courantes mais aussi des lacs de montagne; ces deux milieux ont en commun la rareté de la nourriture, forçant l'animal à dépenser beaucoup d'énergie aux fins de s'alimenter, et ce en quasi permanence. Bien que vivant en eau stagnante, la carpe est confrontée à ce même problème, dès lors ces poissons méritent le nom de « stayer » ou coureur de fond (BODDEKE *et al.*, 1959; LOVE, 1970; WEBB, 1978; GILL *et al.*, 1982).

Des études histochimiques, physiologiques et ultrastructurales ont permis de mieux comprendre le fonctionnement de chaque type musculaire (BRAEKKAN, 1956; GEORGE et NAIK, 1958; BODDEKE *et al.*, 1959; WEBB, 1978; MOSSE, 1979; ROBERTS, 1979; GOLDSPIK, 1981; JOHNSTON, 1981; TATARCZUCH et KILARSKI, 1982) : le muscle rouge est fait de fibres étroites, il est très capillarisé et doit sa couleur à la myoglobine. Ses fibres sont innervées de manière multiterminale par un système de terminaisons en grappe. Ses voies métaboliques sont aérobies et fournissent l'énergie au départ des acides gras et du glycogène. De contraction lente et de faible puissance, il est utilisé pour une nage soutenue et prolongée.

Le muscle blanc, formé de fibres plus larges et stimulées par des terminaisons en plaque, n'est que peu vascularisé. Ses voies métaboliques sont surtout anaérobies, utilisant le glycogène et éventuellement des lipides. De contraction rapide et de puissance élevée, il est vite sujet à la fatigue et n'est employé que pour de courts moments d'activité de pointe. Ces différences importantes déteignent évidemment sur l'efficacité de leur utilisation (JOHNSTON et MOON, 1980 a et b; GOLDSPIK, 1981).

Lorsque la nage est lente, ce sont les muscles rouges qui consomment le moins d'ATP; si la vitesse croît, l'efficacité chute et ce sont les muscles intermédiaires qui sont les plus rentables.

Lorsque de hautes vitesses de nage sont demandées, seules les fibres blanches semblent capables d'y parvenir au meilleur prix. L'efficacité optimale serait donc

obtenue par le muscle rouge (travailler longtemps au moindre coût), la puissance maximale serait, elle, délivrée par le muscle blanc (GREER WALKER et EMERSON, 1978; WEBB, 1978). Le pédoncule caudal étant l'organe propulseur de ces animaux, il est donc logique d'y rencontrer une musculature rouge de plus en plus importante au fur et à mesure que l'on se rapproche de la nageoire caudale (MOSSE et HUDSON, 1977).

La musculature somatique du poisson représente une partie importante de sa masse, ainsi qu'une source intéressante de protéines alimentaires. Pour tenter de développer cette masse musculaire nous avons placé un groupe de poissons dans des conditions expérimentales de nage forcée, l'exercice natatoire devant favoriser l'épanouissement de la musculature somatique du poisson et en accroître ainsi sa valeur commerciale. En raison de son importance économique, le choix de l'espèce se porta sur la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*). Cependant, afin de mieux connaître la myogenèse ainsi que les caractéristiques de la musculature adulte, une recherche embryologique et des observations post-embryonnaires ont été réalisées, pour raisons pratiques, sur *Salmo trutta fario*. L'expérimentation de nage forcée, couplée à un groupe témoin maintenu en eau calme, fut menée durant cinq mois sur des sujets issus d'un même lot et élevés ensemble en étang clos jusqu'à l'âge de six mois.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'élevage et l'expérimentation *in vivo* ont été réalisés à la Station Expérimentale de la Division Pisciculture du Centre d'Économie Rurale de Marloie (Mirwart, Belgique).

Le développement embryonnaire, larval et post-larval de la musculature somatique a été observée sur des sujets âgés de un à cinq mois et appartenant à l'espèce *Salmo trutta fario*. L'étude du développement de la musculature somatique en conditions expérimentales fut réalisée sur l'espèce *Salmo gairdneri*. Un premier lot de truitelles (témoins + expérimentées) servit à mettre au point les différentes techniques. Ensuite un second lot fut élevé en étang clos jusqu'à l'âge de six mois. A ce moment, une population de 200 truitelles, longues de 10 à 11 cm et pesant de 10 à 13 g a été isolée. Cent de ces sujets ont été déposés dans des bassins circulaires sans courant d'eau afin de servir de témoins, tandis que les autres ont été élevés dans des bassins de même type mais alimentés en eau courante. Après cinq mois d'expérimentation, vingt poissons ont été sacrifiés dans chacun des deux lots, ils mesuraient alors de 18 à 21 cm de long et pesaient de 60 à 100 g. Tous les poissons ont été élevés dans des bassins circulaires en béton, de 100 cm de diamètre et de 150 cm de haut; le fond du bassin était en pente douce, incliné vers le centre. Une conduite verticale jusqu'au fond du bassin et ouverte à sa partie inférieure assurait une amenée d'eau et son échappée tangentielle. Cette conduite était munie d'un dispositif permettant de régler le débit; l'évacuation était réalisée grâce à une bonde centrale dont le sommet faisait office de trop-plein et dont la base percée de trous permettait une évacuation continue des déchets (Fig. 1). Les bassins étaient traversés par une eau de qualité identique, fournie par une rivière proche, le Marsoult.

Les bassins des poissons témoins étaient remplis de 80 cm d'eau, amenée par une conduite de grand diamètre et d'ouverture non directionnelle. Le renouvellement de l'eau était ainsi suffisamment lent pour que l'on puisse négliger l'existence d'un courant d'eau éventuel. Nous appellerons dès lors ces truites « poissons d'eau calme », par rapport aux « poissons d'eau rapide » vivant dans des bassins où la

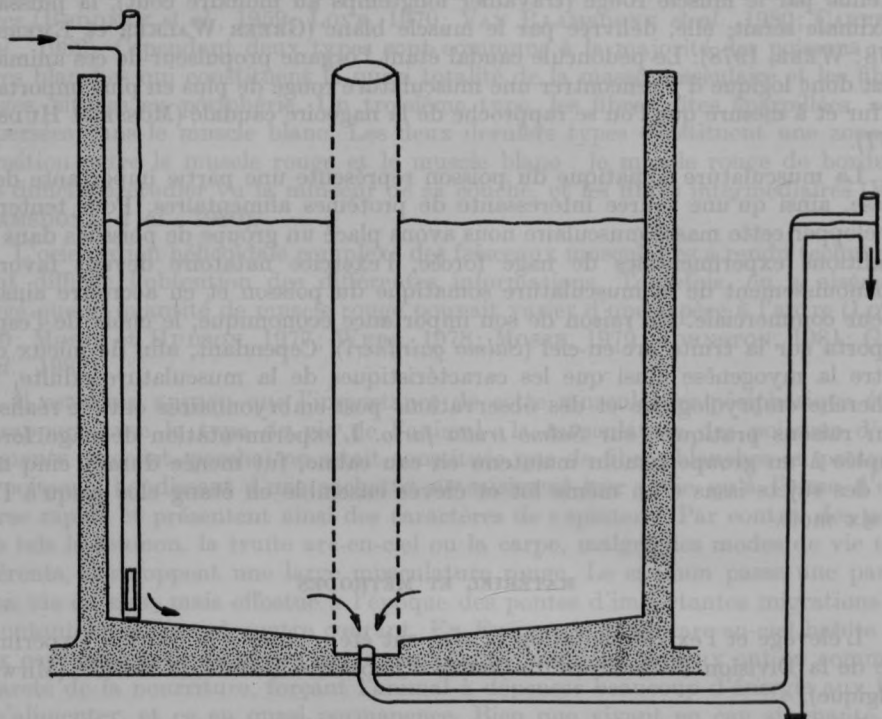


Fig. 1. — Bac circulaire à injection d'eau tangentielle et à sortie centrale, toutes deux situées sur le fond. Les déchets s'accumulant dans la cuvette de décantation sont ainsi aspirés continuellement avec l'eau d'évacuation.

hauteur d'eau n'était que de 30 cm, son arrivée réalisée par une conduite de 3 cm² de section et dirigée tangentiellement à la paroi du récipient, créant ainsi un courant circulaire important. La vitesse de ce courant fut estimée à l'aide d'un flotteur lesté et mesurée régulièrement au cours des cinq mois d'expérimentation, autant pour contrôler la constance du débit que pour évaluer les modifications de vitesse que nous avions décidées. En effet, il s'est avéré beaucoup plus prudent d'accroître la vitesse des bassins d'eau rapide progressivement et par paliers, les poissons exigeant une période d'adaptation avant de nager en eau rapide, faute de quoi une mortalité importante ravageait le stock. Au cours des deux premiers mois, les truites ont nagé à une vitesse de 1 à 1,5 fois leur longueur par seconde (L/s). Ensuite, cette vitesse fut portée de 2 à 2,5 L/s, ce qui était légèrement supérieur à ce que des truites sauvages connaissaient dans la rivière qui nous alimentait.

Les poissons ont été nourris de granulés, en fonction de leur poids. La photopériode était naturelle, les bassins n'étant recouverts que d'un grillage. Aucun dispositif de chauffage ou de refroidissement n'étant installé, la température de l'eau des bassins suivait les fluctuations de la température atmosphérique. Une mesure effectuée chaque semaine à la même heure a montré une descente progressive depuis 17°C au mois de juillet, jusqu'à 6°C pour le mois de novembre. La teneur en oxygène dissous oscillant entre 7,5 et 12 mg par litre d'eau n'est jamais descendue sous 5 mg/l, seuil critique pour les *Salmonidés*.

Le taux d'ammoniac variant de 0,01 à 0,16 mg/l est toujours resté sous la concentration létale de 0,2 mg/l et n'influença que peu le pH qui resta dans les normes habituelles (de 6,3 à 7,8).

Le pédoncule caudal étant essentiellement constitué de muscles, l'isolement d'une tranche d'un centimètre d'épaisseur, prélevée à mi-distance entre la nageoire caudale et la nageoire adipeuse, a été retenu par rapport à celui d'une tranche plus antérieure. Les morceaux étiquetés ont été déposés dans une solution de Bouin, retenue pour sa pénétration rapide, sa fixation homogène et sa faible incidence sur la rétraction des tissus. Après un séjour dans ce fixateur, les échantillons ont subi une déshydratation progressive avant d'être enrobés de paraffine liquide 56°-58°C. La présence d'une vertèbre, d'autant plus volumineuse que les poissons étaient âgés, nous amena à fraiser cette dernière et à la remplacer par de la paraffine pour obtenir des coupes compatibles avec une quantification morphométrique (Pl. I). Les coupes, d'une épaisseur de 7 à 10 μ m, furent réalisées sur un microtome de type Minot et colorées au trichrome de Masson. Les lames furent observées sur un microscope à projection envoyant l'image sur une table digitalisante après un grossissement linéaire de 44, 70, 173 ou 730 fois. La coupe transversale fut divisée en quatre quadrants (Pl. I) et on procéda au relevé des mensurations suivantes : hauteur de la coupe, largeur, périmètre, surface des champs musculaires dans chacun des quadrants sans distinction du type de fibre musculaire, surface de la musculature de type rouge dans chaque quadrant. De ces données, les renseignements suivants ont pu être déduits : la surface musculaire totale observée sur la coupe, la surface totale de la musculature rouge, et celle de la musculature blanche. Enfin, dans chacun des quadrants, nous avons mesuré la surface de dix fibres musculaires rouges et de dix fibres blanches. Les champs de mesure furent choisis de manière aléatoire dans la région où les faisceaux musculaires sont perpendiculaires au plan de coupe (Pl. I.A). Toutes ces données furent mises en fichiers sur ordinateur et différents résultats directement visualisés sur table traçante, notamment les figures 2 à 5 utilisant la méthode statistique de KOLMOGOROFF-SMIRNOFF.

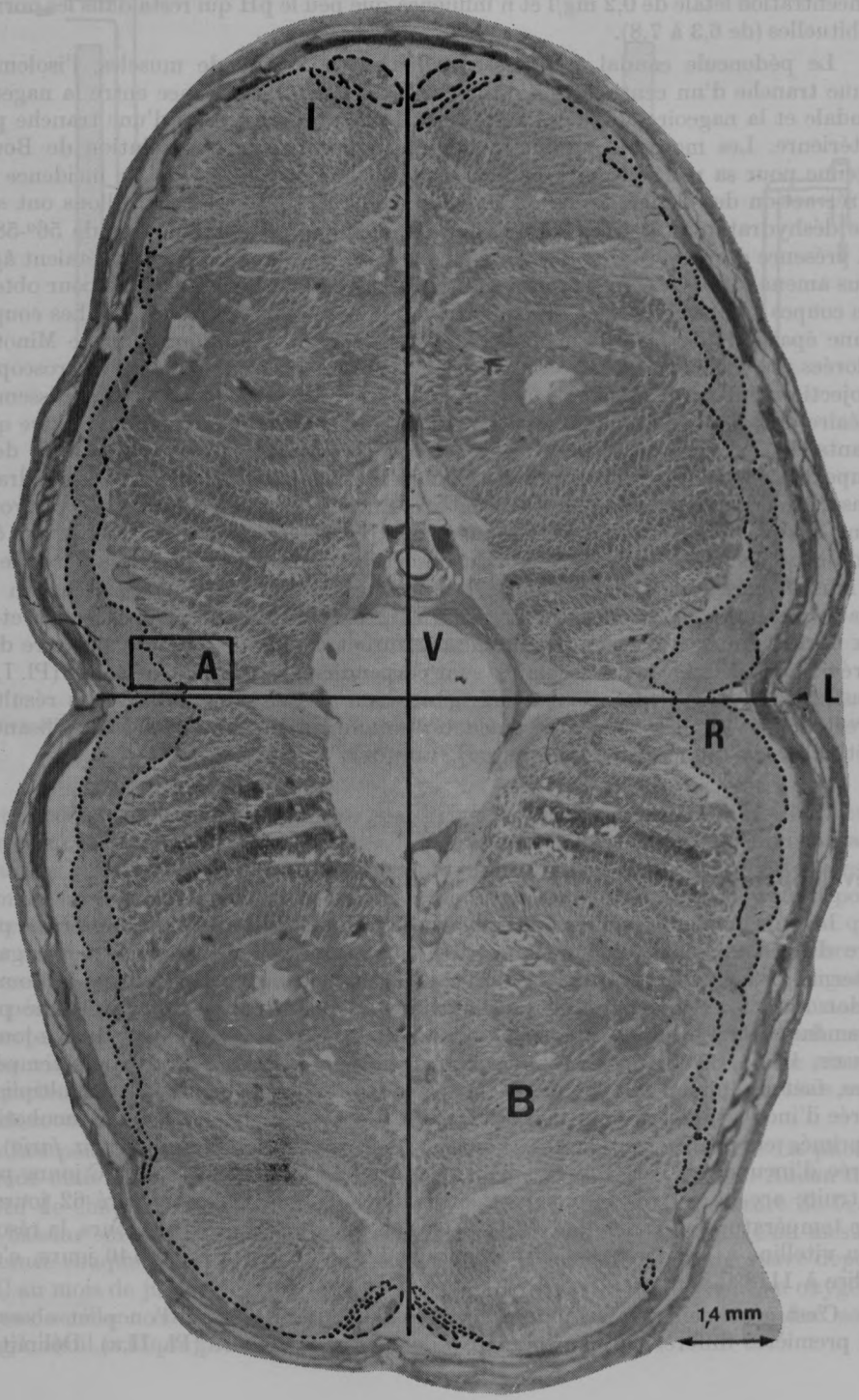
RÉSULTATS

Développement embryonnaire de la musculature

Le développement embryonnaire et post-embryonnaire de *Salmo gairdneri* peut être divisé en vingt-trois stades successifs, basés sur la morphologie des organes externes (BALLARD, 1973). Toutefois, cette classification ne permet pas la comparaison avec la chronologie du développement d'autres espèces. Cette lacune peut cependant être comblée par l'utilisation d'une nomenclature en « degrés-jours » (HUET, 1970). Cette autre méthode pondère le temps d'incubation par la température, facteur influençant fortement la durée du développement. On y multiplie la durée d'incubation, exprimée en jours, par la température moyenne de l'incubation, exprimée en degrés centigrades. Pour la truite commune (*Salmo trutta fario*), la durée d'incubation varie de 420 à 480°C.jours (elle est de 290 à 320°C.jours pour la truite arc-en-ciel). Dans notre expérimentation, l'incubation a duré 62 jours, à une température moyenne de 7,66°C, l'éclosion fut observée à 475°C.jours, la résorption vitelline à 118 jours soit 904°C.jours et l'élevage fut arrêté à 146 jours, c'est-à-dire à 1118°C.jours.

C'est seulement sur les embryons âgés de 260°C.jours que l'on peut observer les premières différenciations cellulaires dans la musculature (Pl. II,a). Délimitant

PLANCHE I

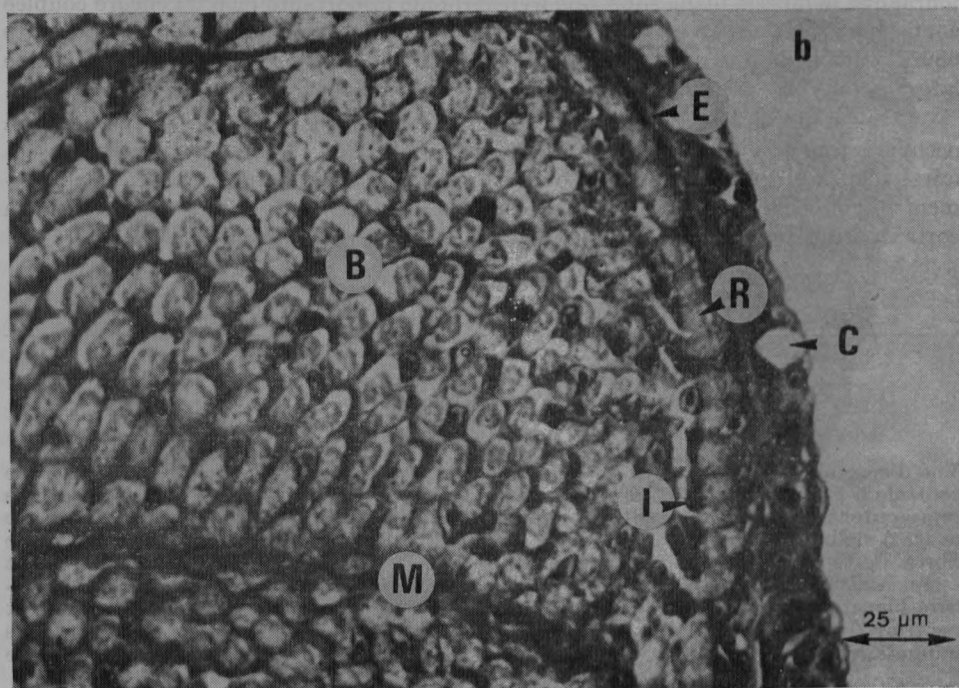
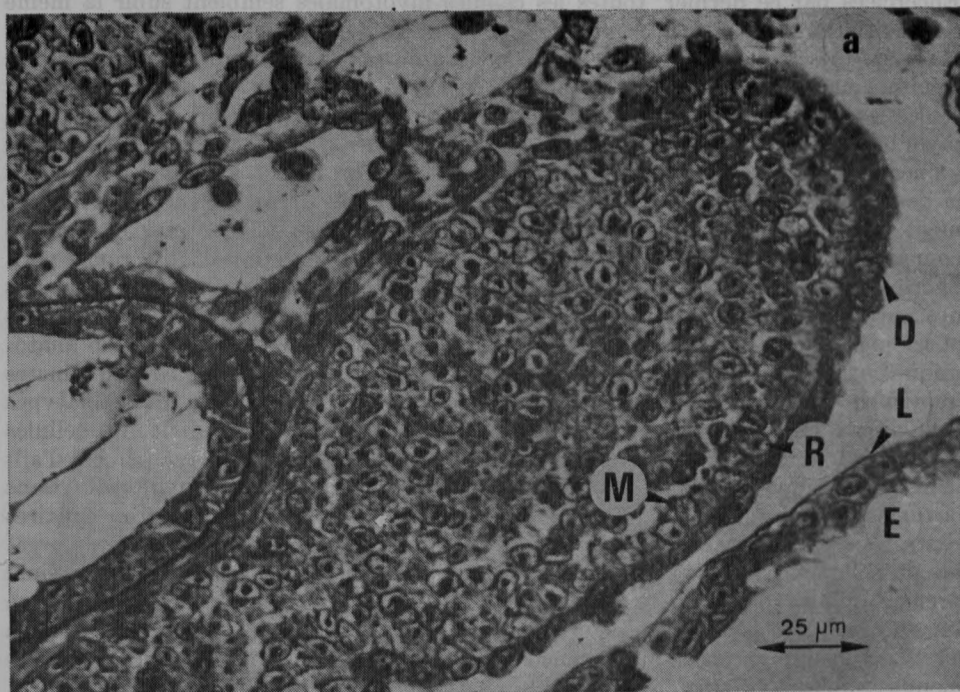


le somite, la couche cellulaire uniassiale la plus externe constitue le dermatome. Encerclées par ce dernier, toutes les cellules myotomales semblent subir la même différenciation. De fait, à ce moment et en accord avec les observations de VAN RAAMSDONK *et al.* (1978) faites sur *Brachydanio rerio*, de nombreuses cellules du somite, quelle que soit leur position, synthétisent et accumulent des myofibrilles; seules les cellules situées en périphérie paraissent en plus s'aligner et déposer leurs myofibrilles cytoplasmiques vers l'intérieur du somite. Leur localisation et le développement qu'elles connaîtront par la suite, nous autorisent à penser qu'il s'agit là des cellules musculaires rouges initiales. En effet, ces dernières vont progressivement présenter une image de plus en plus différente des cellules plus internes et connaîtront par la suite une hyperplasie installant la bande musculaire rouge périphérique. Vers 290°C.jours, gardant leur structure interne, ces cellules sont séparées des autres par deux fines lames conjonctives; l'externe contiendra les fibroblastes et les mélanocytes, tandis que l'interne semble être la première délimitation anatomique entre les deux sous-populations cellulaires aux destinées dorénavant distinctes quoiqu'encore morphologiquement indifférenciables. A 368°C.jours les deux types cellulaires sont maintenant distincts : toujours en couche uniassiale, les cellules musculaires périphériques subissent une légère hypertrophie, leur noyau en est d'ailleurs moins souvent visible, tout en continuant d'accumuler leurs myofibrilles dans la région cytoplasmique située vers l'intérieur de l'animal. Les cellules musculaires centrales semblent également accroître le nombre de leurs myofibrilles mais organisent celles-ci, au fur et à mesure de leur synthèse, en un cylindre longitudinal prenant déjà l'aspect caractéristique de la musculature blanche adulte. Tout comme les cellules périphériques, celles-ci connaissent aussi une légère hypertrophie, mais c'est surtout l'hyperplasie qui permet à ce type cellulaire de répondre au développement volumique du poisson (Pl. II, b). Ce n'est que vers le stade de l'éclosion (475°C.jours) que le muscle blanc subit une hypertrophie importante bien qu'encore couplée à une hyperplasie nettement marquée. Quand au muscle rouge, il a fallu attendre 689°C.jours pour que débute l'hyperplasie cellulaire, d'abord au niveau de la ligne latérale, puis en s'étendant progressivement ventralement et dorsalement (Pl. III, a).

A ce stade, la teneur du muscle rouge en myofibrilles est très élevée, celles-ci occupant tout le volume cytoplasmique disponible. Par ailleurs, les cellules musculaires blanches ont continué leur hypertrophie et les caractéristiques de l'arrangement myofibrillaire persistent : les éléments contractiles y sont disposés en un cortex périphérique et n'encombrent que peu le centre de la cellule.

PLANCHE I

Vue d'ensemble d'une coupe transversale de truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*). La zone centrale a été fraisée afin d'en extraire la vertèbre. Les deux droites en traits continus représentent la division en quatre quadrants établie pour le relevé des mesures. Le cadre A délimite la région choisie dans chaque quadrant pour le relevé des surfaces de fibres. Cette région renferme en effet une majorité de fibres coupées perpendiculairement à leur axe. Les traits en pointillés entourent la musculature de type rouge. La musculature blanche occupe le reste de la coupe. Les îlots musculaires sub-médians dorsaux et ventraux, de nature musculaire intermédiaire, sont délimités par des tirets. I : îlots musculaires; V : restes de la vertèbre; L : ligne latérale; R : muscle rouge; B : muscle blanc.



III A 1118°C.jours, la prolifération cellulaire a nettement épaissi la couche de muscle rouge bordant l'organe de la ligne latérale et s'étalant sur les flancs. Bien que devant encore considérablement se développer, la musculature présente désormais une image topographique tout-à-fait similaire à la musculature adulte (Pl. III, b).

La musculature adulte de *Salmo gairdneri*

Le muscle rouge présente une organisation intracellulaire assez lâche : un cortex myofibrillaire plus ou moins régulier entoure les faisceaux de myofibrilles coupés transversalement et dispersés dans le cytoplasme. Le noyau est refoulé en périphérie et la vascularisation est dense (Pl. IV, a).

Les cellules musculaires blanches montrent une organisation très structurée de leurs éléments contractiles. Une coupe transversale présente un cortex myofibrillaire très régulier et adossé à la face interne de la membrane cellulaire.

Tout le reste de la coupe est occupé par des myofibrilles équidistantes et coupées transversalement. Ici aussi le noyau est rejeté en périphérie, mais la vascularisation est moins abondante (Pl. IV, b).

Effets de la nage forcée

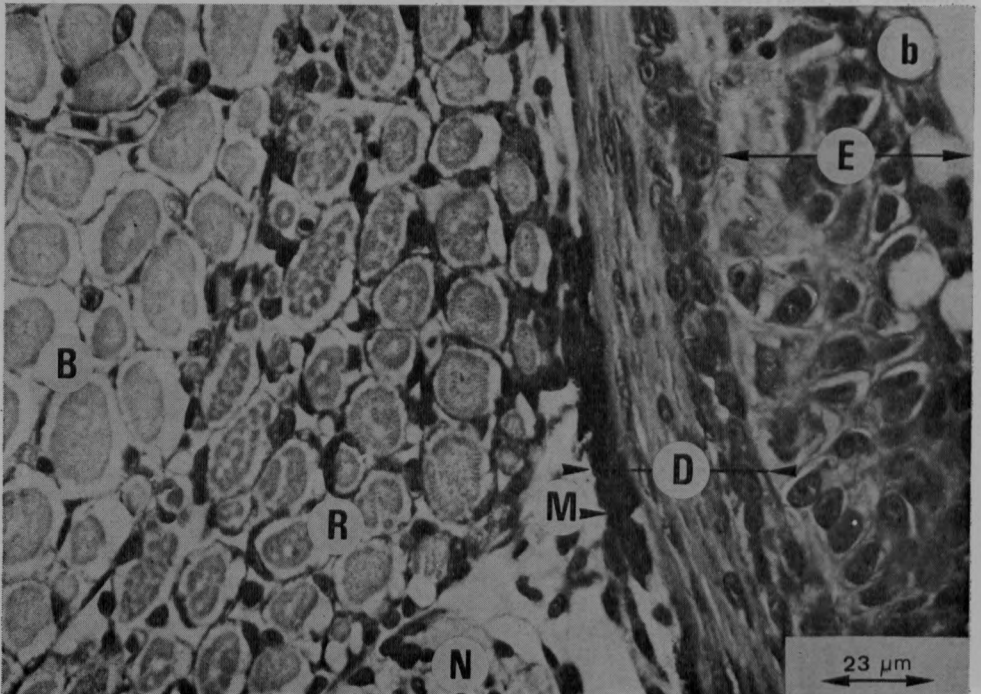
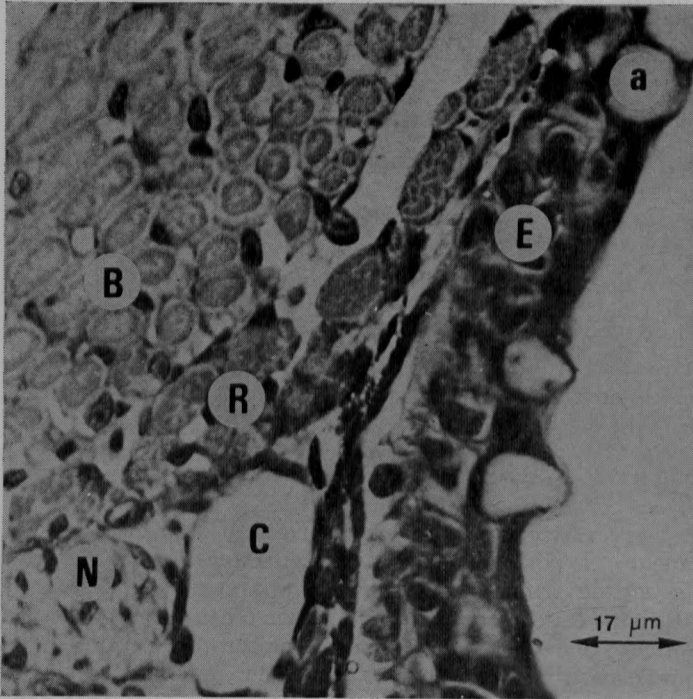
Sur les mensurations : après avoir isolé vingt poissons au hasard dans chacun des deux groupes, la longueur et le poids de chaque truite arc-en-ciel furent mesurés. De même, après la confection des coupes, la hauteur et la largeur de celles-ci ont été relevées. Le Tab. I regroupe les confrontations « poissons d'eau calme - poissons d'eau rapide » de ces différentes données, ou de leurs combinaisons. La dernière ligne concerne le taux de conversion alimentaire qui exprime, en kg par exemple, la quantité de nourriture nécessaire à l'animal pour lui permettre une croissance pondérale de 1 kg. Ce tableau révèle que les poissons expérimentés n'ont subi, par rapport aux poissons témoins, aucune modification significative de leurs mensurations externes. De même, le coefficient de condition (Poids/Longueur³), donnant à la fois une idée de l'allure géométrique des poissons et une estimation de leur condition physique, n'a pas connu d'évolution significativement différente; il en est encore de même pour le taux de conversion alimentaire.

Sur la taille des champs musculaires : l'application du traitement n'a pas affecté la taille des différentes surfaces musculaires relevées sur chaque coupe (Tab. 2).

PLANCHE II

a : Coupe transversale (*Salmo trutta fario*), 34 jours = 260°C.jours. Différenciation du dermatome, mise en place des cellules rouges initiales et formation de leurs myofibrilles. E : épiderme; L : lame basale de l'épiderme; D : dermatome; R : cellule musculaire rouge; M : myofibrilles.

b : Coupe transversale (*Salmo trutta fario*), 48 jours = 368°C.jours. Les deux types musculaires sont différenciés : organisation en cortex pour les myofibrilles blanches, mais plus lâchement disposées dans les fibres rouges. Des cloisons myoseptales séparent les myomères. E : lame conjonctive externe; R : muscle rouge; C : cellule à mucus; I : lame conjonctive interne; B : muscle blanc; M : myosepte.



En effet, la confrontation de la musculature totale ou de la musculature répartie par flanc n'offre pas de différence significative, que cette dernière soit réalisée entre les deux groupes de poissons ou au sein d'un même groupe.

TABLEAU 1

Effets de la nage forcée sur les mensurations corporelles (moyenne \pm /— dév. std.); « t » est la valeur du « test de t de Student », $n = 38$; NS = non significatif

Variables	Eau calme	Eau rapide	t
Poids (g)	85,23 (11,04)	92,23 (18,15)	1,474 = NS
Longueur (mm)	196,45 (8,29)	199,30 (11,07)	0,921 = NS
Largeur (mm)	7,36 (0,73)	7,39 (0,67)	0,158 = NS
Hauteur (mm)	14,20 (1,15)	14,79 (1,37)	1,454 = NS
Poids/Longueur ³ ($g \times 10^3/cm$)	11,19 (0,60)	11,49 (0,62)	1,581 = NS
Largeur/Hauteur	0,520 (0,046)	0,501 (0,031)	1,497 = NS
Hauteur/Longueur	0,072 (0,005)	0,074 (0,004)	1,220 = NS
Taux de Conv. Ali.	1,374 (0,565)	1,325 (0,211)	0,234 = NS

TABLEAU 2

Effets de la nage forcée sur les surfaces des champs musculaires (moyenne, en mm^2 , \pm /— dév. std.); « t » est la valeur du « test de t de Student »; NS = non significatif

	Surface totale	Surface gauche	Surface droite	
E.C.	69,61 (12,15)	35,17 (6,29)	34,45 (6,04)	t = 0,370 NS
E.R.	71,79 (12,78)	36,23 (6,75)	35,56 (6,25)	t = 0,324 NS
	t = 0,553 NS	t = 0,515 NS	t = 0,575 NS	

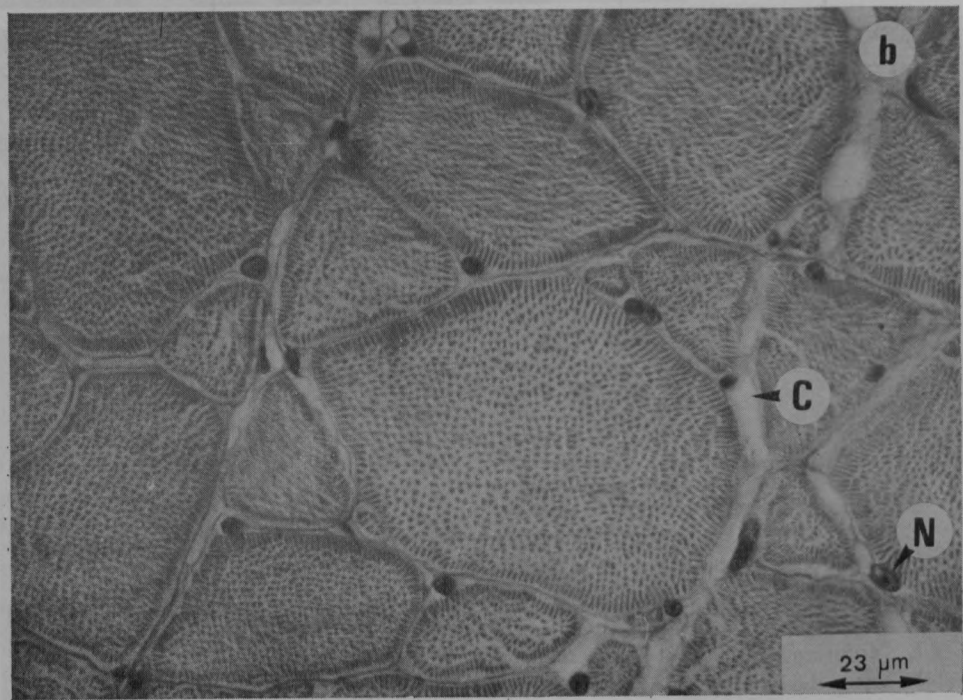
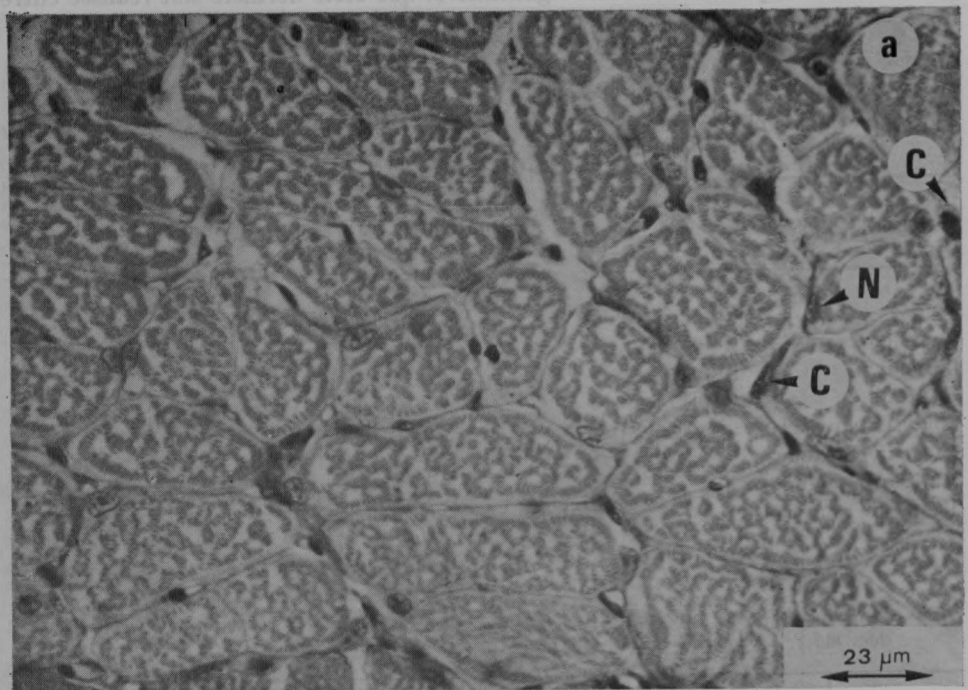
PLANCHE III

a : Coupe transversale (*Salmo trutta fario*), 90 jours = 689°C.jours. Première apparition d'une couche multiassissiale de muscle rouge; celle-ci est située sur les flancs de l'organe de la ligne latérale.

E : épiderme; B : muscle blanc; R : muscle rouge; C : canal de la ligne latérale; N : nerf de la ligne latérale.

b : Coupe transversale (*Salmo trutta fario*), 146 jours = 1118°C.jours. Quelques cellules musculaires rouges présentent une disposition corticale régulière des myofibrilles.

E : épiderme; D : derme; M : mélanocytes; R : muscle rouge; B : muscle blanc; N : nerf de la ligne latérale.



Sur la taille des fibres musculaires : le relevé des diamètres fibrillaires montre que ces derniers ont été influencés par la nage forcée à laquelle les poissons d'eau rapide étaient soumis en permanence (Figs. 2 et 3).

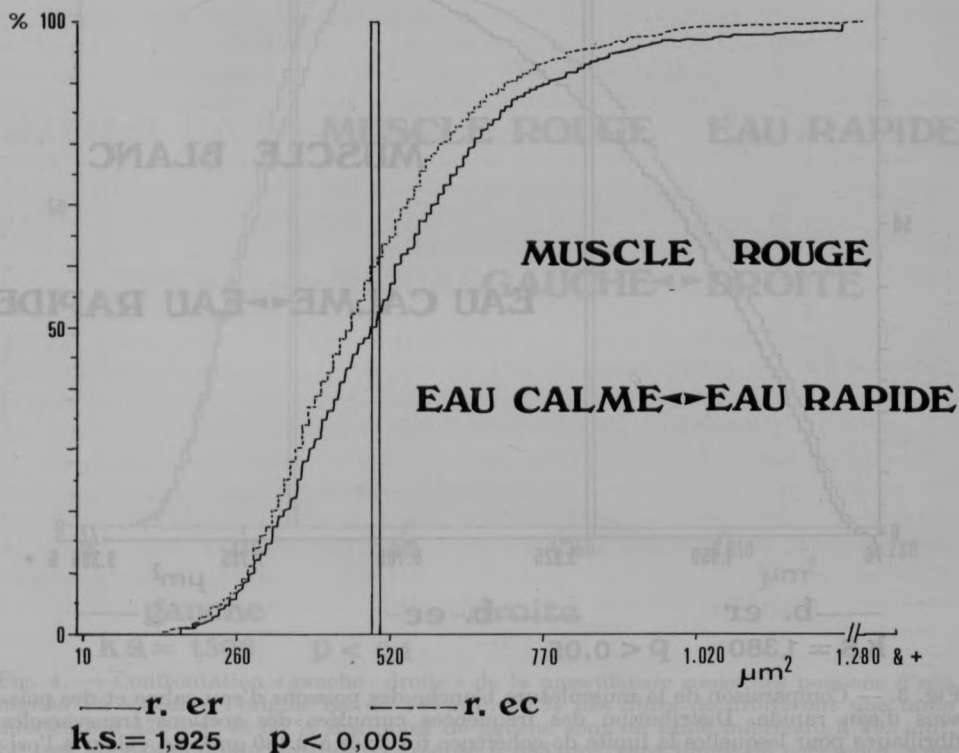


Fig. 2. — Comparaison de la musculature rouge des poissons d'eau calme et des poissons d'eau rapide. Distribution de fréquences cumulées des sections transversales fibrillaires. Afin de regrouper dans la dernière classe toutes les fibres dont la surface de section était particulièrement élevée, une limite de cohérence fut fixée à $1.270 \mu\text{m}^2$. La valeur à l'origine est de $130 \mu\text{m}^2$. 50 % des fibres d'eau calme ont une taille inférieure à $455 \mu\text{m}^2$, tandis que 50 % des fibres d'eau rapide ont une taille inférieure à $495 \mu\text{m}^2$. Le test de KOLMOGOROFF-SMIRNOFF, effectué à $495 \mu\text{m}^2$, s'est révélé très significatif à 0,5 %.

PLANCHE IV

a : Coupe transversale. Cellules musculaires de type rouge (*Salmo gairdneri*), 11 mois. L'organisation intracellulaire est assez lâche : un cortex myofibrillaire plus ou moins régulier entoure une zone centrale où les faisceaux de myofibrilles coupées transversalement sont irrégulièrement dispersés dans le cytoplasme. Le noyau est rejeté en périphérie. La vascularisation est dense. N : noyau; C : capillaire.

b : Coupe transversale. Cellules musculaires de type blanc (*Salmo gairdneri*), 11 mois. L'organisation des éléments contractiles est très structurée : une coupe transversale montre un cortex myofibrillaire très régulier adossé à la face interne de la membrane cellulaire. Tout le centre de la coupe est occupé par des myofibrilles équidistantes et coupées transversalement. Le noyau est rejeté en périphérie. La vascularisation est moins abondante. N : noyau; C : capillaire.

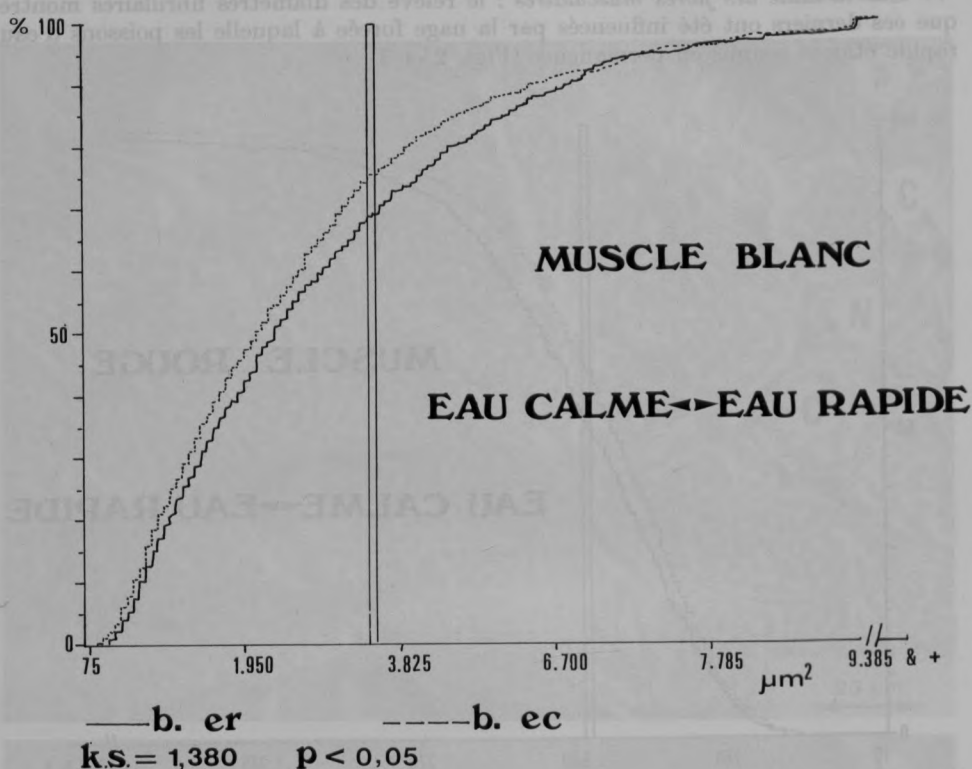


Fig. 3. — Comparaison de la musculature blanche des poissons d'eau calme et des poissons d'eau rapide. Distribution des fréquences cumulées des sections transversales fibrillaires pour lesquelles la limite de cohérence fut fixée à $9.480 \mu\text{m}^2$. La valeur à l'origine est de $150 \mu\text{m}^2$. 50 % des fibres d'eau calme ont une taille inférieure à $1.950 \mu\text{m}^2$, alors que la moitié des fibres d'eau rapide ont une taille inférieure à $2.250 \mu\text{m}^2$. Le test de KOLMOGOROFF-SMIRNOFF, réalisé à $3.350 \mu\text{m}^2$, s'est révélé significatif à 5 %.

De fait, ces poissons ont développé une musculature somatique constituée de fibres plus larges que leurs homologues d'eau calme, le muscle rouge accusant la plus grande différence. Cependant, ni les mensurations externes du poisson, ni la taille des champs musculaires n'ayant été modifiées par le traitement, cette augmentation de taille fibrillaire a dû être compensée par l'amenuisement d'un autre tissu, vraisemblablement le tissu conjonctif.

Une autre preuve de l'effet positif de la nage forcée devait être décelée au sein même de la population d'eau rapide : ces poissons, remontant toujours le courant dans le même sens, ont toujours dirigé leur flanc gauche vers la paroi interne du bassin, et ce durant les cinq mois d'expérimentation. De ce fait, les fibres constituant ce côté ont dû, durant toute cette période et à chaque coup de queue, s'étirer et se contracter plus que les fibres du côté opposé. Travaillant donc d'autant plus, elles se sont développées d'autant mieux. Toutefois, cet effet secondaire fut réservé aux fibres rouges (Figs. 4 et 5), celles-ci étant directement concernées par leur localisation latérale.

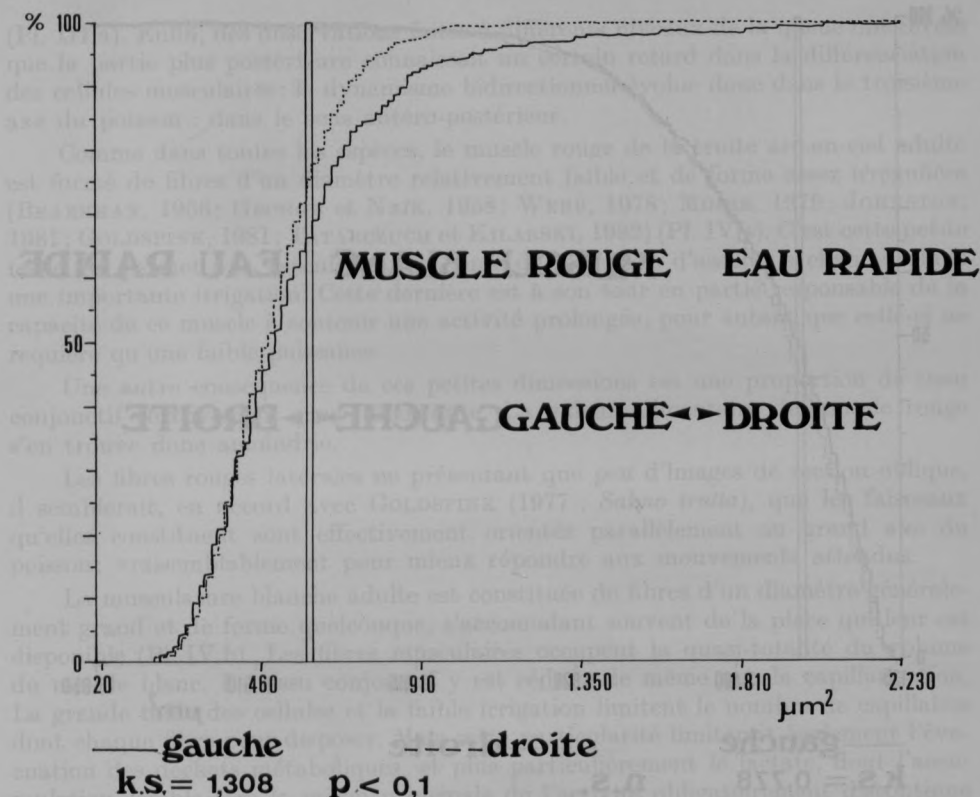


Fig. 4. — Confrontation « gauche - droite » de la musculature rouge des poissons d'eau rapide. La valeur à l'origine est de $140 \mu\text{m}^2$. 50 % des fibres de droite ont une taille inférieure à $470 \mu\text{m}^2$ et 50 % des fibres de gauche sont de taille inférieure à $495 \mu\text{m}^2$. Le test de KOLMOGOROFF-SMIRNOFF, réalisé à $585 \mu\text{m}^2$, sans limite de cohérence, s'est révélé significatif à 10 %.

DISCUSSION

Les cellules embryonnaires destinées à former la musculature somatique adulte de la truite commune entament leur processus de différenciation en même temps et selon un même mode, quelle que soit leur localisation. Elles atteignent ainsi ce que VAN RAAMSDONK appelait l'étape « redlike » (VAN RAAMSDONK *et al.*, 1978 : *Brachydanio rerio*). Ensuite, les cellules musculaires latérales connaissent une légère hypertrophie mais s'enrichissent essentiellement en myofibrilles, accentuant ainsi leur caractère « redlike ». Les cellules musculaires profondes, dépassant ce stade « redlike », organisent leurs amas myofibrillaires et progressent vers l'état « whitelike ». Elles connaissent alors un accroissement hyperplasique, du moins jusqu'au stade de l'éclosion à partir duquel les deux modes de croissance vont contribuer à l'augmentation volumique de la musculature blanche. Ce n'est qu'à mi-chemin entre l'éclosion et la fin de la résorption vitelline que le muscle rouge subit à son tour une lente hyperplasie qui constituera progressivement la fine bande latérale que représente cette musculature chez l'adulte. Ne relevant pas de division cellulaire des fibres blanches en différenciation, on peut, en accord avec les observations de DAVISON

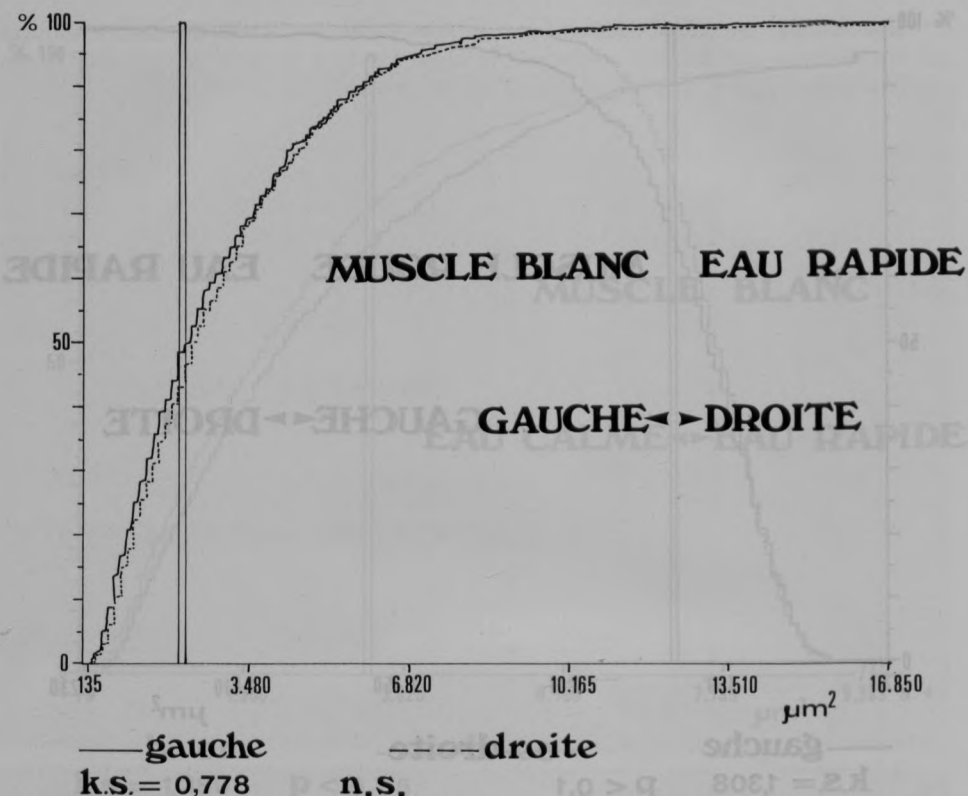


Fig. 5. — Confrontation « gauche - droite » de la musculature blanche des poissons d'eau rapide. La valeur à l'origine est de $270 \mu\text{m}^2$. 50 % des fibres ont une taille inférieure à $2.280 \mu\text{m}^2$. Le test de KOLMOGOROFF-SMIRNOFF, réalisé à $2.000 \mu\text{m}^2$, sans limite de cohérence, s'est révélé non significatif.

et GOLDSPIK (1977 : *Salmo trutta*) et celles de JOHNSTON et MOON (1980, a : *Salvelinus fontinalis*), considérer les fibres centrales de petit diamètre comme résultant de la formation *de novo* de nouvelles unités musculaires. Cette hyperplasie expliquerait l'aspect mosaïque tant décrit du muscle blanc.

Il ne serait donc pas dû au développement d'un nouveau type de fibre ni à une mixture de fibres blanches et de fibres rouges, comme le proposaient BODDEKE *et al.* (1959) sur plusieurs espèces.

En effet, bien qu'étant beaucoup plus petites que la plupart des fibres blanches, elles en ont cependant toutes les caractéristiques, alors qu'elles n'en ont aucune des fibres rouges.

On pourrait enfin présenter le développement de la musculature de ce poisson comme étant dirigé par un processus dynamique se déroulant en cascades dans les trois axes de l'animal : les premières différenciations apparaissent en périphérie, sur les flancs du poisson (Pl. II, a), elles se propagent ensuite vers l'intérieur de celui-ci (Pl. II, b).

Pendant que se poursuivent ces premières modifications, d'autres apparaissent au niveau de la ligne latérale et se répandent ensuite dorsalement et ventralement

(Pl. III,a). Enfin, des observations faites à différents niveaux de la queue ont révélé que la partie plus postérieure connaissait un certain retard dans la différenciation des cellules musculaires; le dynamisme bidirectionnel évolue donc dans le troisième axe du poisson : dans le sens antéro-postérieur.

Comme dans toutes les espèces, le muscle rouge de la truite arc-en-ciel adulte est formé de fibres d'un diamètre relativement faible et de forme assez irrégulière (BRAEKKAN, 1956; GEORGE et NAIK, 1958; WEBB, 1978; MOSSE, 1979; JOHNSTON, 1981; GOLDSPIK, 1981; TATARCZUCH et KILARSKI, 1982) (Pl. IV,a). C'est cette petite taille qui permet à la vascularisation dense de ce muscle d'assurer à chaque cellule une importante irrigation. Cette dernière est à son tour en partie responsable de la capacité de ce muscle à soutenir une activité prolongée, pour autant que celle-ci ne requière qu'une faible puissance.

Une autre conséquence de ces petites dimensions est une proportion de tissu conjonctif relativement plus importante. La valeur alimentaire du muscle rouge s'en trouve donc amoindrie.

Les fibres rouges latérales ne présentant que peu d'images de section oblique, il semblerait, en accord avec GOLDSPIK (1977 : *Salmo trutta*), que les faisceaux qu'elles constituent sont effectivement orientés parallèlement au grand axe du poisson; vraisemblablement pour mieux répondre aux mouvements attendus.

La musculature blanche adulte est constituée de fibres d'un diamètre généralement grand et de forme quelconque, s'accommodant souvent de la place qui leur est disponible (Pl. IV,b). Les fibres musculaires occupent la quasi-totalité du volume du muscle blanc. Le tissu conjonctif y est réduit, de même que la capillarisation. La grande taille des cellules et la faible irrigation limitent le nombre de capillaires dont chaque fibre peut disposer. Mais cette particularité limiterait également l'évacuation des déchets métaboliques, et plus particulièrement le lactate, dont l'accumulation semble être la raison principale de l'activité obligatoirement discontinue de ce muscle.

Responsable de mouvements tout aussi complexes que rapides, la musculature blanche ne pouvait être disposée de la même façon que son homologue rouge. La conjonction des hypothèses proposées par VAN DER STELT (1968), ROBERTS (1979) et VAN RAAMSDONK (1980 : *Brachydanio rerio*) semble fournir l'explication la plus vraisemblable de l'orientation complexe de ces fibres : en effet, cette musculature doit à la fois permettre des contractions se propageant aisément tout en gardant une souplesse de mouvements, offrir aux fibres un degré optimal de raccourcissement et enfin répondre à différents types et intensités de nage. La division de cette masse musculaire en faisceaux repliés sur eux-mêmes et imbriqués les uns dans les autres paraît répondre correctement aux premières contraintes. Tandis que la séparation, encore hypothétique, en sous-unités fonctionnelles séparées permettrait d'appliquer des vitesses de contractions différentes, modulant ainsi le type de nage souhaité.

Le large spectre de diamètres rencontré dans ce muscle peut s'interpréter soit par le passage de la coupe par l'extrémité des cellules, soit par la section de fibres blanches néoformées. De fait on ne relève aucune différence morphologique entre les fibres de tailles extrêmes. Cette distribution en mosaïque ne fait donc que traduire son accroissement hyperplasique, faisant suite au même phénomène déjà relevé lors de l'embryogenèse.

L'hypertrophie cellulaire et le regroupement progressif des myofibrilles en faisceaux plus compacts seraient responsables du désencombrement cytoplasmique des cellules musculaires rouges au cours de leur différenciation. Par contre, les cel-

lules blanches présentent à l'état adulte une image plus dense que durant l'embryogenèse, à cause d'une hypertrophie importante accompagnée d'un accroissement du nombre de myofibrilles. Cet accroissement asynchrone des éléments contractiles mène ainsi à l'image adulte chiffrée par JOHNSTON et MOON (1980,a : *Salvelinus fontinalis*) où la densité de volume occupée par le matériel fibrillaire variait de 80 à 96 % pour le muscle blanc et de 40 à 60 % pour le muscle rouge.

Bien que le Tab. 1 n'ait pas révélé de différence significative quant aux diverses mensurations externes des poissons, on peut toutefois y déceler un léger avantage au profit des sujets d'eau rapide, et ce dans chacune des variables étudiées. Ces derniers seraient donc légèrement plus développés et plus trapus que les poissons d'eau calme, et auraient également tiré meilleur parti de la nourriture distribuée, sans toutefois en être significativement différents. Les mêmes considérations peuvent être faites à propos des surfaces des champs musculaires, où les poissons d'eau rapide affichent aussi un léger avantage, mais ici aussi non significatif.

L'étude de la distribution des différents diamètres a permis de constater que la nage forcée n'a pas provoqué l'apparition de nouvelles classes de fibres, et c'est sans doute en raison du jeune âge des poissons utilisés que les tailles relevées se situent dans la gamme inférieure des tailles citées par GREER WALKER et EMERSON (1978 : *Salmo gairdneri*), JOHNSTON et MOON (1980,a : *Salvelinus fontinalis*) et TATARCZUCH et KILARSKI (1982 : *Carassius auratus*).

Au vu des Figs. 2 et 3, il apparaît donc que les deux types musculaires ont connu une hypertrophie cellulaire sans toutefois que l'hyperplasie en soit affectée. Le test de KOLMOGOROFF-SMIRNOFF, signale encore que les différences restent constantes une fois créées. Cependant, le muscle rouge semble surtout avoir connu une modification des diamètres moyens et supérieurs, les petites classes étant peu affectées, tandis que le muscle blanc affiche une moins nette différence de taille mais répartie ici sur la totalité des classes, excepté peut-être pour les très grandes. Dans l'ensemble, comme le signalaient JOHNSTON et MOON (1980,b : *Pollachius virens*) et DAVISON (1983 : *Salmo trutta*), l'exercice natatoire modifie la musculature propulsive du poisson, et ces modifications portent essentiellement sur le diamètre des fibres. Comme noté chez ces auteurs, il semble qu'un léger effet sélectif soit plus marqué dans la musculature rouge, mais que dans les deux types cellulaires l'hyperplasie ait continué à contribuer à la croissance du muscle.

Il est cependant logique que la musculature rouge soit plus atteinte par ce genre d'exercice; en effet, appliqué de façon continue le courant d'eau ne pouvait pas être très supérieur à la vitesse de croisière ordinaire de ce poisson, faute de quoi il l'aurait rapidement épuisé.

Le sujet a donc constamment utilisé sa musculature rouge, mieux adaptée à ces conditions de nage, sans toutefois exclure l'emploi de son muscle blanc. C'est cette même raison qui, couplée à la localisation du muscle rouge, justifie que seul ce dernier ait réagi à la latéralisation de l'effort (Figs. 4 et 5). Un test comparant le muscle rouge gauche entre eau calme et eau rapide a gardé la même significativité que celui comparant la musculature rouge totale entre ces deux milieux, et ce malgré un échantillonnage évidemment réduit de moitié. De plus, la similitude des surfaces des champs musculaires entre les deux groupes de poissons, couplée à l'hypertrophie cellulaire relevée dans les deux types de muscles des sujets d'eau rapide, invite à penser que ce gain en volume de fibres n'a pu se réaliser qu'au détriment du tissu conjonctif de la masse musculaire. La qualité nutritive de la musculature, et donc du poisson dans son ensemble, s'en verrait d'autant accrue, puisque celle-ci est directement dépendante du rapport de la masse musculaire à la masse conjonctive.

En conclusion, le protocole expérimental appliqué dans cette étude a permis de constater et de quantifier la dépendance de l'état fibrillaire aux propriétés dynamiques du milieu d'élevage. Sans modifier les mensurations externes du poisson mais en influençant les diamètres fibrillaires, ce traitement permet d'envisager une amélioration de la qualité générale de l'élevage, mais également une meilleure préparation des sujets destinés au repeuplement ou à la pêche sportive par exemple.

Enfin, si l'amélioration des propriétés organoleptiques correspond bien à la modification structurale, les qualités nutritives du poisson ainsi entraîné doivent s'en trouver accrues, ces dernières étant directement dépendantes du rapport de la masse musculaire à la masse conjonctive.

RÉFÉRENCES

- BALLARD, W. W. (1973) — Normal embryonic stages for Salmonid fishes based on *Salmo gairdneri* RICHARDSON and *Salvelinus fontinalis* MITCHELL. *J. exp. Zool.*, **184**, 7-26.
- BODDEKE, R., E. J. SLIJPER et A. VAN DER STELT (1959) — Histological characteristics of the body musculature of fishes in connection with their mode of life. *Proc. K. Ned. Akad. Wet.*, (C) **62**, 576-588.
- BRAEKKAN, O. R. (1956) — Function of the red muscle in fish. *Nature*, London, **178**, 747-8; 20, 24, 27.
- CARPENE, E., A. VEGGETI et F. MASCARELLO (1982) — Histochemical fibre types in the lateral muscle of fishes in fresh, brackish and salt water. *J. Fish Biol.*, **20**, 379-396.
- DAVISON, W. (1983) — Changes in muscle cell ultrastructure following exercise in *Salmo trutta*. *Experientia*, **39**, 1017-1018.
- DAVISON, W. et G. GOLDSPIK (1977) — The effect of prolonged exercise on the lateral musculature of the brown trout (*Salmo trutta*). *J. Exp. Biol.*, **70**, 1-12.
- GEORGE, J. C. et R. M. NAIK (1958) — Relative distribution and chemical nature of the fuel store of two types of fibres in the pectoralis major muscle of the pigeon. *Nature*, **181**, 709.
- GILL, H. S., A. H. WEATHERLEY et T. BHESANIA (1982) — Histochemical characterization of myotomal muscle in the bluntnose minnow, *Pimephales notatus* RAFINESQUE. *J. Fish Biol.*, **21**, 205-214.
- GOLDSPIK, G. (1977) — Muscle energetics. In : *Mechanics and energetics of animal locomotion* (ALEXANDER, R. McN. and GOLDSPIK, G., eds), London, Chapman and Hall, cité par VAN RAAMSDONK *et al.* (1980).
- GOLDSPIK, G. (1981) — The use of muscles during flying, swimming, and running from the point of view of energy saving. In : *Vertebrate locomotion*, Symp. Zool. Soc. of London, M. H. DAY, London, **48**, 219-230.
- GREER WALKER, M. et L. EMERSON (1978) — Sustained swimming speeds and myotomal muscle function in the trout *Salmo gairdneri*. *J. Fish Biol.*, **13**, 475-481.
- HUET, M. (1970) — *Traité de pisciculture*. Éd. Ch. De Wyngaert, 4^e édition, 742 pp.
- JOHNSTON, I. A. (1981) — Structure and function of fish muscles. In : *Vertebrate locomotion*, Symp. Zool. Soc. of London, M. H. DAY, London, **48**, 71-113.
- JOHNSTON, I. A. et T. W. MOON (1980a) — Exercise training in skeletal muscle of brook trout *Salvelinus fontinalis*. *J. Exp. Biol.*, **87**, 177-194.
- JOHNSTON, I. A. et T. W. MOON (1980b) — Endurance exercise training in the fast and slow muscles of a teleost fish *Pollachius virens*. *J. Comp. Physiol.*, **135**, 147-156.
- LOVE, M. R. (1970) — *The chemical biology of fishes*. Academic Press, London et New York, 17-59.
- MOSSE, P. R. L. (1979) — Capillary distribution and metabolic histochemistry of the

- lateral propulsive musculature of pelagic teleost fish. *Cell and Tissue Research*, **203**, 141-160.
- MOSSE, P. R. L. et R. C. L. HUDSON (1977) — The functional roles of different muscle fibre types identified in the myotomes of marine teleosts : a behavioural, anatomical and histochemical study. *J. Fish Biol.*, **11**, 417-430.
- ROBERTS, R. J. (1979) — *Pathologie du poisson*, Paris, Maloine, 19-25.
- TATARCZUCH, L. et W. KILARSKI (1982) — Histochemical analysis of muscle fibres in myotome of Teleost fishes (*Carassius auratus*). *Folia histochemica et cytochemica*, **20**, 163-170.
- VAN DER STELT, A. (1968) — Spiermechanica en myotoombouw bij vissen. Thesis, Universiteit Amsterdam, cité par VAN RAAMSDONK *et al.* (1980).
- VAN RAAMSDONK, W., W. C. POOL et G. TEKRONNIE (1978) — Differentiation of muscle fibre types in the Teleost *Brachydanio rerio*. *Anat. Embryol.*, **153**, 137-155.
- VAN RAAMSDONK, W., W. C. POOL, G. TEKRONNIE et W. VAN DE LAARSE (1980) — An immune histochemical and enzymatic characterization of the muscle fibres in myotomal muscle of the Teleost *Brachydanio rerio*. *Acta histochem.*, **67**, 200-216.
- WEBB, P. W. (1978) — Hydrodynamique et énergétique de la propulsion des poissons. *Bulletin de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada*, bulletin **190**, 119-124.