

Yann Moreau

LA PHYSIOLOGIE DES POISSONS D'EAU DOUCE AFRICAINS

IMPLICATION EN AQUACULTURE ET EN ECOLOGIE.

Les poissons sont, des espèces animales élevées par l'homme, parmi celles qui ont les plus forts besoins protéiques. Ceci peut être un handicap à la mise au point d'aliment peu coûteux. Pour le machoïron, sur la base des besoins d'une espèce voisine, Ictalurus punctatus, il est nécessaire de connaître les possibilités de substitution des produits importés de l'aliment par des produits locaux à meilleur marché. En écologie, la détermination de la contrainte nutritionnelle du milieu peut à la fois fournir des éléments d'interprétation sur l'état des populations mais aussi sur les qualités de milieu d'élevages en étang.

Le développement de l'aquaculture nécessite une connaissance plus précise des exigences physiologiques des espèces élevées. Des études de physiologie sont d'autant plus nécessaires que l'on recherche à utiliser au maximum les ressources locales. Ces dernières peuvent être les espèces autochtones mais aussi tous les éléments intervenant dans l'infrastructure et le fonctionnement des stations aquacoles (site, matériau, produits alimentaires, etc). En effet, indépendamment des problèmes liés à la maîtrise du cycle de reproduction de l'espèce, la réussite d'un élevage passe par une adéquation entre les degrés de tolérance et de réponse des poissons, et le "confinement" et l'apport extérieur provenant de l'homme. Plus qu'une seule réponse pratique aux problèmes rencontrés en élevage, des études sur la physiologie des poissons peuvent être un outil d'interprétation de données écologiques. Il est souvent très difficile de faire une relation cause à effet de la seule constatation d'une corrélation entre les valeurs de deux paramètres mesurés dans le milieu naturel. Un tel souci d'authentification des phénomènes liant plusieurs observations a conduit BENECH et LEK (1981), par exemple, à étudier l'influence réelle de l'oxygénation du milieu sur la mortalité des différentes espèces présentes dans le lac Tchad. Dans un souci de contribution au développement de l'aquaculture, associé à la constitution d'un outil d'interprétation des données écologiques, une étude systématique des possibilités de recherche sur la physiologie des poissons d'eau douce africains, a été tenté dans les domaines de la respiration, de l'osmorégulation et de l'alimentation. Deux de ces thèmes, la respiration et l'alimentation, font chacun l'objet d'une revue (Annexe I et II).

## 1 - RESPIRATION.

L'aptitude d'un poisson à satisfaire sa demande en oxygène dépend à la fois de sa propre consommation d'oxygène et du degré d'oxygénation de l'eau. Il existe une limite au-dessous de laquelle le poisson ne peut plus extraire suffisamment d'oxygène de l'eau. Cette limite correspond à la notion de pression partielle en oxygène critique  $P_{O_2C}$  (cf. Annexe I). Dans le milieu naturel, si le renouvellement de l'eau est suffisant, (c'est-à-dire si la consommation du poisson n'agit pas sur l'oxygénation de l'eau), la pression partielle en oxygène de l'eau  $P_{O_2}$  sera le facteur limitant pour la survie et le développement de l'espèce. En aquaculture et dans les milieux faiblement renouvelés, il faut tenir compte à la fois de la consommation et de la  $P_{O_2C}$ . La survie du poisson nécessite dans ce cas, un apport d'oxygène suffisant pour satisfaire la consommation, tout en conservant une  $P_{O_2}$  de l'eau ambiante supérieure à la  $P_{O_2C}$ .

Le transport pour l'aquaculture entraîne souvent un confinement des poissons pendant la durée du voyage. Le temps de survie du poisson dépend dans de telles conditions, de sa consommation d'oxygène et de la quantité d'oxygène disponible dans le bac de transport. Cette quantité correspond à la quantité d'oxygène pouvant être extraite de l'eau sans que la  $P_{O_2}$  de l'eau ne devienne inférieure à la  $P_{O_2C}$ . Des problèmes de ce type ont été résolus de façon empirique, soit en augmentant la quantité d'oxygène disponible - sacs de polyéthylène clos contenant moitié eau, moitié oxygène pur (NEMOTO 1957) -, soit en compensant la diminution de  $P_{O_2}$  de l'eau par un apport constant d' $O_2$  au cours du transport - bullage d'oxygène sous pression dans les réservoirs contenant les poissons (RUTH et MORTIMER, 1965).

L'ensemble de ces techniques font l'objet de plusieurs revues techniques (US Fisheries and Wildlife Service, 1978; F.A.O.; JOHNSON, 1979).

Les techniques d'aquaculture en enclos développées à Abidjan ont pour avantage le maintien d'une oxygénation de l'eau relativement constante, (HEM, 1982). Les mesures faites en enclos montrent que la  $P_{O_2}$  de l'eau reste toujours supérieure à 40 Torr, pour une température d'environ 30°C (HEM et DIA, comm. pers.). Cette valeur est supérieure au 18 Torr correspondant à la  $P_{O_2C}$  du poisson chat, Ictalurus punctatus, à 30°C (MOSS et SCOTT, 1961) espèce voisine du machoïron élevé à Layo, mais elle est voisine des multiples valeurs de  $P_{O_2C}$  obtenues proche de celles élevées comme Sarotherodon mossambicus et S. niloticus (FARMER et BEAMISH, 1969; JOB, 1969 ; KUTTY, 1972). Toutefois, la bonne survie en enclos de S. niloticus ne semble pas indiquer une intolérance particulière vis à vis des valeurs de  $P_{O_2}$  rencontrées. Par contre, l'utilisation d'étang comme structure aquacole, pose des problèmes d'oxygénation liés au faible renouvellement de l'eau. Ceci conduit même, pour les élevages d'Ictalurus punctatus, à l'utilisation de système aérateur mécanique (ARMSTRONG et BOYD, 1982).

Dans une perspective de développement d'une aquaculture en enclos, l'étude de la physiologie de la respiration des poissons, pour fournir une indication sur leurs besoins et leur tolérance vis à vis de l'hypoxie ne semble pas de première nécessité. Pour la mise au point d'un système de transport du poisson, après échec des tentatives d'application des techniques développées antérieurement, de telles études seraient nécessaires. La détermination systématique de la  $P_{O_2C}$  des principales espèces d'un milieu aquatique continental, serait souhaitable, bien qu'en milieu lagunaire, il ne semble pas y avoir de corrélation entre l'oxygénation de l'eau et la répartition des populations de poissons (ALBARET, comm.pers.).

## 2 - OSMOREGULATION.

La physiologie de l'osmorégulation chez les poissons a fait l'objet de plusieurs revues (EVANS, 1979 ; KIRSCHNER, 1979). Dans le cas présent, une étude des mécanismes d'osmorégulation est moins nécessaire qu'une détermination des tolérances de chaque espèce vis à vis de la salinité du milieu. Les téléostéens d'eau douce sont des hyperrégulateurs. Ils maintiennent une osmolarité de leur milieu extracellulaire, le sang, plus ou moins constante, mais supérieure au milieu extérieur. Le degré de tolérance d'un poisson vis à vis d'une variation de salinité, se traduit par son aptitude à maintenir constante l'osmolarité de son sang, ou à en accepter une certaine modification qui devra rester stable. Au-delà des zones de tolérance, on doit donc observer une variation continue de l'osmolarité du sang, liée à une incapacité des mécanismes osmorégulateurs pour le maintien d'un niveau viable. Des modifications de l'osmolarité du sang ont déjà été observées dans des cas limites (vitesse de nage élevée et stress osmotique important) chez Sarotherodon niloticus (FARMER et BEAMISH, 1969). Il serait donc possible de suivre la réponse d'un poisson à un choc osmotique par l'analyse de l'évolution de l'osmolarité de son sang. Conjointement au test classique de survie en fonction de la salinité du milieu, une telle approche permettrait de mesurer l'efficacité des mécanismes osmorégulateurs et d'en connaître leurs limites. Il conviendrait par la suite, de déterminer dans quelle mesure la seule analyse de l'osmolarité du sang peut fournir une indication sur l'état osmorégulateur des espèces dans le milieu naturel, vis à vis des situations qu'elles peuvent accepter.

### 3 - ALIMENTATION.

L'alimentation d'un poisson correspond à un ensemble de réponse mécaniques et biochimiques visant à satisfaire des besoins, à l'aide d'éléments disponibles ou fournis dans le milieu. Pour l'écologiste, les études d'alimentation ont tout d'abord été descriptives afin d'obtenir une image de relation trophique dans un milieu donné. Il s'agit, dans la plupart des cas, de décrire les régimes alimentaires des espèces. Par la suite, ces études ont été complétées par une approche quantitative des échanges trophiques, évaluation de consommation journalière, coefficient de conversion, etc... (cf. Annexe II). Un complément plus physiologique à ces études a été l'approche enzymologique visant à évaluer les potentialités digestives des espèces vis-à-vis des proies. Un exemple particulier de ce type d'étude est l'ensemble de travaux de MORIARTY et MORIARTY (cf. Annexe II) qui ont permis de montrer que des cichlidés pouvaient dégrader et assimiler des algues bleues qu'ils ingèrent naturellement.

Pour l'aquaculture, il s'agit, pour l'essentiel, de mettre au point un aliment artificiel visant à satisfaire les besoins nutritionnels des poissons élevés. Ces besoins portent sur tous les éléments nécessaires au bon fonctionnement de l'organisme (Glucides, Lipides, Protéines, matières minérales, vitamines, etc...). Beaucoup de travaux ont été consacrés à l'alimentation protéique et font l'objet de plusieurs revues (COWEY, 1979, LUQUET et KAUSHIK, 1979, etc...). Cette tendance a pu être motivée par l'importance des protéines dans l'alimentation naturelle des espèces étudiées, associée à la constatation d'un besoin en protéine plus élevé chez les poissons que chez les vertébrés supérieurs (voir référence dans LUQUET et KAUSHIK, 1979). Ce dernier peut être un handicap important au développement d'une aquaculture rentable.

Pour être satisfaisant, un aliment doit pouvoir, par sa composition, être apte à subvenir au besoin du poisson, mais doit aussi être assimilable par ce dernier. Suite à la détermination des besoins en acides aminés essentiels d'un poisson chat, Ictalurus punctatus, WILSON et un collaborateur (1981), ont montré qu'un même acide aminé n'est pas disponible de façon équivalente dans tous les composés alimentaires. Il convient donc pour la mise au point d'aliment à partir de composés locaux, de tester l'aliment même si sa teneur en éléments essentiels est connue.

#### CONCLUSION.

Le choix de développement d'une aquaculture en enclos à la station expérimentale de LAYO, a permis de minimiser l'influence des facteurs abiotiques comme l'oxygène ou la température. Un problème reste à résoudre, l'alimentation des poissons. Actuellement, la plupart des composants des aliments sont des produits importés (Farine de poisson, soja, etc...). D'autre part, à défaut de connaissances plus précises, les aliments fournis aux machoïrons et aux Tilapias, sont à peu près les mêmes. Dans le but de fournir un aliment adapté aux espèces et aux stades de développement avec un moindre coût, il est nécessaire de mieux connaître les besoins spécifiques et les ressources locales, plus particulièrement en matière azotée, mais aussi en lipides et glucides. Les besoins lipidiques sont en général assurés dans l'alimentation piscicole par des huiles de poissons. Dans un premier temps, la recherche des techniques de récupération des huiles lors des opérations de fumages artisanales des poissons, pourrait assurer un approvisionnement à moindre coût. Une analyse systématique des besoins protéino-énergétiques et des besoins en acides aminés essentiels des espèces élevées et plus particulièrement des machoïrons n'est pas nécessaire à l'heure actuelle.

La connaissance des besoins d'une espèce voisine, Ictalurus punctatus, (WILSON et ROBINSON, 1982), peut être un indicateur suffisant pour éviter d'entreprendre de telles recherches, longues et coûteuses d'autant plus que l'on doit y adjoindre des mesures d'assimilation des acides aminés provenant de chaque composé alimentaire. Après recherches et analyses des composés locaux, la mesure des taux d'assimilation des acides aminés essentiels, permettra sur la base des besoins obtenus pour le poisson chat, Ictalurus punctatus, d'établir de nouvelles formules alimentaires. L'efficacité de ce dernier pourra être comparé par des tests de croissance.

En écologie, le problème posé est plus large. S'il semble qu'en milieu lagunaire, l'oxygène ne soit pas un facteur influant sur la répartition des espèces, l'oxygénation de l'eau peut être un facteur limitant dans les eaux continentales et plus particulièrement les lacs (KRAMER et al, 1978 ; BENECH et LEK, 1979). Un phénomène particulier est rencontré chez plusieurs espèces africaines. Il s'agit du "nanisme" apparent des populations d'une espèce d'un milieu par rapport à un autre. Pour l'essentiel, on observe une diminution de la taille maximale associée à une diminution de la taille de première maturité. L'inverse peut aussi être rencontré. A l'heure actuelle, il est difficile de connaître la part du génôme et du milieu, dans ce phénomène. L'influence d'un milieu peut être dû aux facteurs abiotiques et/ou biotiques. Parmi les facteurs biotiques, l'alimentation pourrait avoir son importance non seulement en quantité mais en qualité. En effet, la contrainte nutritionnelle du milieu peut entraîner des modifications physiologiques importantes, comme le blocage de la reproduction chez les coregones (DABROWSKI, comm.pers.).

Il est très difficile actuellement d'évaluer cette contrainte sans une connaissance des besoins des espèces impliquées. Toutefois, la détermination de cette contrainte pourrait être très utile dans la définition des modes de développement de pisciculture en étang, où la part du milieu quasi naturel et contrôlable dans l'alimentation des espèces élevées n'est pas négligeable. S'il est possible de montrer une influence particulière du milieu sur le "nanisme" d'une espèce robuste comme Eutropius niloticus, parallèlement à la détermination des autres facteurs, une comparaison du potentiel nutritionnel des milieux, qualité des proies notamment, pourrait fournir une indication sur l'agent d'une éventuelle contrainte.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

- ARMSTRONG M.S. et BOYD C.E., 1982 - Oxygen transfer calculations for a tractor-powered paddlewheel aerator. Trans. amer. Fish. Soc - , 111 : 361 - 366.
- BENECH V. et LEK S., 1981 - Resistance à l'hypoxie et observations écologiques pour seize espèces de poissons du Tchad - Rev. hydrobiol - trop., 14 : 153 - 163.
- COWEY C.B., 1979 - Protein and amino acid requirements of finfish. in Finfish nutrition and fishfeed technology (J.E. Halver et K. Tiews, Eds.), pp 3 - 16. Heenemann Verlags gesellschaft mb 11, Hamburg.
- EVANS D.H., 1979 - Comparative physiology of osmoregulation in animals: 6. Fish. in Comparative Physiology of Osmoregulation in Animals (G.M.O. Maloy, Ed.), pp 305 - 390. Academic Press, N.Y.
- F.A.O., - La reproduction artificielle des poissons en eau chaude : Manuel de vulgarisation. FIR/T201.
- FARMER G-J. et BEAMISH F.W.H., 1969 - Oxygen consumption of Tilapia nilotica in relation to swimming speed and salinity. J. Fish Res. Bd.Can., 26 : 2807 - 2821.
- HEM S., 1982 - L'aquaculture en enclos : adaption au milieu lagunaire ivoirien. Aquaculture, 27 : 261 - 272.
- JOB S.V., 1969 - The respiratory metabolism of Tilapia mossambicus (Teleostei) II. Effect of size, temperature, salinity and partial pressure of oxygen. Marine Biology, 3 : 222 - 226.
- JOHNSON S.K., 1979 - Transport of live fish. Texas Agricultural Extension Service, FDDL - F 14, Texas A & M University, College Station, Texas, USA.
- KIRSCHNER L.B., 1969 - Control mechanism in Crustaceans and Fishes. in Mechanisms of Osmoregulation in Animals. Maintenance of cell Volume (R - Gilles, Ed), pp 122 - 157. John Wiley & Sons, N.Y.
- KRAMER D.L., LINDSEY C.C., MOODIE G.E.E. et STEVENS E.D., 1978 - The fishes and aquatic environment of the central Amazon basin, with particular reference to respiratory patterns. Can. J. Zool., 56: 717 - 729.

- KUTTY M.N., 1972 - Respiratory quotient and ammonia excretion in Tilapia mossambica. Marine Biology, 16: 126 - 133.
- LUQUET P. et KAUSHIK S.J., 1981 - Besoins en protéines et en acides aminés. in Nutrition des Poissons (M. Fontaine, Ed.), pp 171 - 184. CNRS Publ., Paris.
- MOSS D.D. et SCOTT D.C., 1961 - Dissolved oxygen requirements of three species of fish. Trans. amer. Fish. Soc., 90: 377 - 393.
- NEMOTO C.M., 1957 - Experiments with methods for air transport of live fish. Progressive Fish-Culturist, 1957: 147 - 157.
- RUTH D.J. et MORTIMER A.E., 1965 - The transport of live fish in northern Rhodesia. Progressive Fish-Culturist, 1965: 121 - 128.
- U.S. Fish and Wildlife Service, 1978 - Manual of Fish Culture. Section G: Fish Transportation. U.S. Government Printing Office, Washington DC, USA.
- WILSON R.P. et ROBINSON E.H., 1982 - Protein and amino acid nutrition for channel catfish. Information Bulletin 25. Mississippi State University, MS 39762, USA. 18 pp.
- WILSON R.P., ROBINSON E.H. et POE W.E., 1981 - Apparent and true availability of amino acids from common feed ingredients for channel catfish. J. Nutr., 111: 923 - 929.

ANNEXE I.

PHYSIOLOGIE

DE

LA RESPIRATION

## P L A N

### INTRODUCTION

1. QUELQUES RAPPELS THEORIQUES SUR LE SYSTEME RESPIRATOIRE.
2. FACTEURS MODIFIANT LA DEMANDE ENERGETIQUE DU POISSON.
  - 2.1. Relation consommation d'oxygène et masse du poisson.
  - 2.2. Relation consommation d'oxygène et température.
  - 2.3. Relation consommation d'oxygène et salinité.
3. FACTEUR MODIFIANT L'APTITUDE DU POISSON A SATISFAIRE SA DEMANDE EN ENERGIE : INFLUENCE DE LA  $P_{O_2}$  ET RESISTANCE A L'HYPOXIE.
  - 3.1. Notion de  $P_{O_2}$  critique et exemples africains.
  - 3.2. le rôle possible de l'hémoglobine.
4. LA RESPIRATION AERIENNE.

## INTRODUCTION

Pour les physiologistes modernes, la respiration regroupe l'ensemble des mécanismes physico-chimiques et biochimiques qui fournissent à l'être vivant l'énergie nécessaire à son métabolisme. Pour les biochimistes, on retient principalement deux types de respiration : la respiration aérobie et la respiration anaérobie. La respiration aérobie correspond aux réactions intracellulaires produisant de l'énergie par oxydation des composés organiques qui libèrent des électrons acceptés par l'oxygène. Ce mode de respiration nécessite donc l'utilisation de l'oxygène du milieu et le rejet des produits de combustion, principalement le dioxyde de carbone  $\text{CO}_2$  d'où l'existence d'un système d'échange, le système respiratoire. La respiration anaérobie, où les électrons sont acceptés par les nitrates, nitrites ou sulfates, s'applique à certaines espèces du règne végétal. Chez les animaux n'ayant pas accès à suffisamment d'oxygène, l'énergie peut provenir de la fermentation. La fermentation lactique est considérée à tort comme une forme de respiration anaérobie (Dejours, 1981) ; mais elle est en fait complémentaire de la respiration aérobie. La fermentation apparaît quand il n'y a pas assez d'oxygène disponible et cesse quand celui-ci redevient suffisant, et le métabolisme ultérieur de l'acide lactique, produit de la fermentation, implique inévitablement l'utilisation de molécules d'oxygène (Dejours, 1981). Hochachka (1980), suggère toutefois une autre voie pour l'acide lactique chez le poisson rouge, dans les conditions anoxiques. Celle-ci aboutit à la formation de  $\text{CO}_2$ , de  $\text{NH}_3$  et d'éthanol pouvant être rejetés dans le milieu extérieur.

L'ensemble des processus respiratoires pour les poissons est illustré par la figure 1. Dans cet article, nous nous limiterons aux processus respiratoires aérobiques "purs" à l'exclusion de la fermentation. Dans ces conditions, les modifications du taux métabolique du poisson se traduisent par des variations de sa consommation d'oxygène. C'est la raison pour laquelle de nombreux auteurs ont utilisé la consommation d'oxygène comme mesure du taux métabolique du poisson (Winberg, 1960; Brett, 1962 ; Fry, 1971 ; etc..). Un facteur peut agir sur le taux métabolique et la consommation d'oxygène de deux façons :

... / ...

- 1 - en modifiant le taux du métabolisme lui-même et la demande énergétique de l'organisme, comme la masse et l'activité du poisson, la température, la salinité ;
- 2 - en modifiant l'aptitude de l'organisme à satisfaire sa demande énergétique, comme la teneur en oxygène du milieu.

L'étude de la relation entre la consommation d'oxygène et la teneur en oxygène du milieu permet de mesurer l'aptitude d'un poisson à soutenir un niveau métabolique donné, dans des conditions d'hypoxie. Certaines espèces ont résolu le problème de la survie dans les conditions d'oxygénation les plus défavorables (marais, assèchement, etc..) en développant un mode de respiration aérien.

#### 1. - RAPPELS THEORIQUES SUR LE SYSTEME RESPIRATOIRE

La respiration aérobie nécessite l'échange d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> entre le milieu intracellulaire et le milieu extérieur. L'O<sub>2</sub> et le CO<sub>2</sub> doivent traverser une suite de barrières par diffusion ou convection (Fig. 2). La paroi externe correspondant à l'interface entre le milieu extérieur et l'organisme est principalement l'épithélium branchial. Elle peut être aussi la peau, la respiration cutanée n'étant pas négligeable chez les poissons (Nonnotte, 1981). L'échange au niveau de cette paroi dépend aussi de la quantité de mucus présente, créant une nouvelle barrière de diffusion (Ultsch et Gros, 1979). Les lois régissant ce système d'échange peuvent être exprimées en terme de pression partielle des gaz. La pression partielle ("partial pressure", or "tension") qualifie en quelque sorte la disponibilité du gaz dans le milieu. Il existe une relation entre la variation de la pression partielle d'un gaz P<sub>x</sub> et la variation de sa concentration C<sub>x</sub> dans un milieu.

$$\beta_x = \frac{\Delta C_x}{\Delta P_x}$$

$\beta_x$  est appelé le "coefficient de capacitance". Il est fonction de la température, mais aussi, dans le milieu aqueux, de la salinité. Dans l'eau, le coefficient de capacitance du CO<sub>2</sub> est beaucoup plus élevé que celui de l'oxygène.

D'autre part, en présence de carbonate, la relation entre la concentration de  $\text{CO}_2$  et sa pression partielle est modifiée par le fait que le  $\text{CO}_2$  entre dans l'équilibre :



En résumé, le milieu aqueux se caractérise par une forte capacité d'absorption du  $\text{CO}_2$  et une faible disponibilité de l'oxygène. Le milieu gazeux, par opposition, se caractérise par une grande disponibilité d'oxygène (Rahn, 1966 ; Dejours, 1981).

Le transfert de l'oxygène au travers du système respiratoire se traduit par une chute en escalier de la pression intracellulaire (Fig. 2). Dans le sang, l'oxygène est pris en charge par un pigment, l'hémoglobine, ce qui se traduit par une augmentation du "coefficient de capacitance" de l'oxygène dans ce milieu. La relation entre la quantité d' $\text{O}_2$  présente dans le sang sous forme dissoute ou liée à un pigment et la  $P_{\text{O}_2}$  est illustrée par la figure 3.

L'aptitude du sang à la prise en charge de l'oxygène sera liée à la concentration en pigment indiquant la concentration maximale d'oxygène présente dans le sang, et à l'affinité du pigment pour l'oxygène. Cette affinité est quantifiée par la  $P_{50}$  qui est la  $P_{\text{O}_2}$  pour laquelle 50% de la saturation en oxygène du pigment est atteinte. Elle est déterminée à partir de la courbe de dissociation de l'hémoglobine pour l'oxygène (Fig. 4).

## 2. - FACTEURS MODIFIANT LA DEMANDE ENERGETIQUE DU POISSON

### 2.1. Relation consommation d'oxygène et masse du poisson

La relation généralement utilisée entre la consommation d'oxygène en  $\text{ml STPD. h}^{-1}$  ( $\dot{V}_{\text{O}_2}$ ) et la masse du poisson en g (B) est du type :

$$\dot{V}_{\text{O}_2} = a B^b$$

Tabl.1 : Relation entre consommation d'oxygène et masse de poisson.

Expression du type  $V_{O_2} = a B^b$  obtenus chez différentes espèces.

Valeurs du coefficient d'allométrie b. La colonne masse indique la gamme de masse étudiée par l'auteur.

Espèces	Expression $V_{O_2} = aB^b$	b	Température en °C	Masse en g	Auteurs
Cichlidae		0,44	25		RUHLAND 1965
<u>Hemichromis bimaculatus</u>		0,75 0,33	25	1,33 - 2,17 2,56 - 7	RUHLAND 1965
<u>Sarotherodon niloticus</u>		0,5117 à 0,9887	25	27 - 165	FARMER et BEAMISH 1969
<u>Sarotherodon mossambicus</u>		0,658 - 0,999*	15 - 40	5 - 80	JOB 1969a
		0,658 - 0,821	15 - 40		
	$V_{O_2} = 0,407 \times B^{0,73}$	0,73	25	0,016-99,3	MIRONOVA 1975
	$V_{O_2} = 4.41 \times 10^{-4} \times T^{-2,0783} \times B^{0,652}$	0,652	16 - 37	10 - 150	CAULTON 1978

\* intervalle de valeurs de b obtenu dans l'eau de mer diluée à 50%

Il est important de noter qu'une relation de ce type ne peut être établie que pour une température donnée (Winberg 1960, Dejourn 1981).

Les valeurs du coefficient d'allométrie  $b$  obtenues chez les poissons d'eau douce africains sont récapitulées dans le tableau 1. Winberg (1960) donne comme expression générale pour les poissons, à 20° C :

$$V_{O_2} = 0,3 B^{0,8}$$

En fait, il apparaît que le coefficient  $b$  dépend à la fois de la température et de la salinité (Job, 1969 ; Farmer et Beamish 1969). Chez Sarotherodon niloticus, Farmer et Beamish (1969) trouvent pour le coefficient d'allométrie une valeur minimale égale à 0.5117 pour une salinité correspondant à une pression osmotique proche du plasma du poisson, soit 11.6%. Dans l'eau douce pour la même espèce, ce coefficient varie de 0,8058 à 0,8549. Caulton (1978) trouve chez S.mossambicus un exposant  $b$  indépendant de la température, en faisant intervenir dans la relation à la fois la masse et la température :

$$\dot{V}_{O_2} = 4,41 \times 10^{-4} T^{2,0783} B^{0,652}$$

avec  $\dot{V}_{O_2}$  en ml. h<sup>-1</sup>, T, la température en °C et B la masse en g. Ruhland (1965), sur Hemichromis bimaculatus montre une discontinuité dans la relation avec un changement de la valeur de  $b$  pour une masse de l'ordre de 2,5 g.

## 2.2. Relation consommation d'oxygène et température

La relation entre la température et la consommation d'oxygène où le métabolisme est généralement représentée sous la forme d'un coefficient comparant les taux de consommation ou de métabolisme sur un intervalle de température donné. C'est le  $Q_{10}$  indiquant le coefficient de multiplication du taux de métabolisme quand la température augmente de 10° C. Le  $Q_{10}$  est défini par la formule :

$$Q_{10} = \frac{\dot{V}_{O_2}^{t+10}}{\dot{V}_{O_2}^t}$$

... / ...

On peut aussi déterminer le  $Q_{10}$  sur un intervalle de température différent de 10°C. La formule générale pour  $Q_{10}$ , avec des températures  $t_1$  et  $t_2$  (avec  $t_1 < t_2$ ) est alors (Dejours 1981) :

$$Q_{10} = \left[ \frac{v_{O_2}^{t_2}}{v_{O_2}^{t_1}} \right] \frac{10}{(t_2 - t_1)}$$

Les valeurs  $Q_{10}$  sont positives dans la plupart des cas, ce qui traduit un accroissement du métabolisme avec la température. On estime généralement que le  $Q_{10}$  est compris entre 2 et 3 (Dejours 1981, Fry 1971). Toutefois cette valeur de  $Q_{10}$  n'est pas nécessairement constante sur toute la gamme de température, et dans la plupart des cas, on observe une diminution du  $Q_{10}$  avec l'augmentation de la température au-delà d'une certaine limite. Un exemple est la "courbe normale de Krogh" modélisant la relation entre le métabolisme et la température, qui correspond aux valeurs de  $Q_{10}$  suivantes (winberg 1960) :

Intervalles de température

en °C	0- 5	5-10	10-15	15-20	20-25	25-30
$Q_{10}$	10,9	3,5	2,9	2,5	2,3	2,2

Winberg (1960) fait une revue des applications de cette relation métabolisme-température chez les poissons. D'une façon générale, il trouve une assez bonne correspondance entre les valeurs observées et le modèle que constitue la "courbe normale de Krogh". Toutefois, il signale des espèces où la relation métabolisme-température peut être inverse (le métabolisme diminue quand la température augmente) et souligne l'importance de la vitesse et du mode d'évolution de la température dans l'environnement, qu'il s'agisse d'évolution rapide et continue, ou lente et discontinue permettant l'acclimatation du poisson. Il ne dégage pas toutefois de formule générale pour les poissons comme pour la relation métabolisme-masse du corps.

La relation métabolisme-température a été étudiée chez deux cichlidés africains, Sarotherodon mossambicus et Tilapia rendalli. Job (1969 a et b) a montré que l'effet de la température sur la consommation d'oxygène de Sarotherodon mossambicus est lié à la  $P_{O_2}$  de l'eau. Pour une  $P_{O_2}$  voisine de la normale ( $P_{O_2} = 150$  Torr), il observe une augmentation de la consommation d'oxygène jusqu'à 30°C, puis une chute au-dessus de 30°C. sur la même espèce et à partir d'expériences effectuées avec un respiromètre à flux d'eau continu, Caulton (1978) a établi une relation consommation d'oxygène-température masse du poisson.

Ce même auteur a étudié chez Tilapia rendalli la relation entre la consommation d'oxygène correspondant au métabolisme de routine et la température (Caulton, 1977). Ces résultats sont illustrés par la figure 5. Il distingue trois phases :

- 1 - une augmentation de la consommation avec la température jusqu'à 28°C,
- 2 - un plateau de 28 à 37°C, correspondant à la gamme de température de l'habitat de l'espèce,
- 3 - une augmentation rapide de la consommation pour les températures comprises entre 37 et 40°C.

Caulton qualifie ces dernières températures de "subléthales". On peut noter une différence importante dans la méthodologie utilisée par les deux auteurs : Job (1969 a & b) mesure les variations de la consommation d'oxygène suite à des variations abruptes de la température, sur des poissons acclimatés à 30°C, alors que Caulton (1977 et 1978) mesure la consommation d'oxygène chez les poissons acclimatés à différentes températures.

### 2.3. Relation consommation d'oxygène et salinité

La relation entre la consommation d'oxygène et la salinité a été étudiée chez des espèces euryhalines, dans le but de préciser le coût énergétique de la régulation osmotique (Fry 1971). Pour des groupes de Sarotherodon mossambicus acclimatés à différentes salinités (0,4 ; 12,5 et 30,5‰) correspondant à des dilutions de l'eau de mer, il y a une relation entre la consommation d'oxygène et la salinité en fonction de la taille (fig. 6) (Job 1969 a). Chez les petits poissons (5g), la consommation d'oxygène à 15°C est plus faible dans les eaux à 12,5‰ que dans les eaux à 0,4 et 30,5‰, alors que c'est l'inverse chez les gros poissons. Cette différence tend cependant à s'atténuer lorsque la température augmente.

Farmer et Beamish (1969) ont étudié la consommation d'oxygène de Sarotherodon niloticus acclimatés à différentes salinités en fonction de la vitesse de nage (fig. 7). Les consommations les plus faibles ont été obtenues pour une salinité de 11,6‰, qui correspond à la pression osmotique du plasma de S. niloticus, selon les auteurs.

A cette salinité, le coût énergétique de l'osmorégulation serait donc minimal. A partir de ces résultats, Farmer et Beamish (1969) ont calculé la part de la consommation imputable à l'osmorégulation. Elle est de l'ordre de 30% pour les vitesses de nage 30, 40 et 50 cm.s<sup>-1</sup>, pour la salinité de 30‰, et de 20% pour les salinités de 0, 7,5 et 22,5‰. Ces mêmes auteurs ont mesuré l'évolution de la pression osmotique du plasma avec l'augmentation de la vitesse de nage. Dans l'eau douce, il y a diminution de la pression osmotique du plasma avec l'augmentation du niveau d'activité, alors que c'est l'inverse pour une salinité de 30‰. Par contre, la pression osmotique du plasma reste stable quelle que soit l'activité du poisson à 15‰. Il semble dans ce cas que le poisson soit incapable de réguler la pression osmotique du plasma lorsque l'activité augmente, à 0 et 30‰.

3. - FACTEUR MODIFIANT L'APTITUDE DU POISSON A SATISFAIRE SA DEMANDE EN ENERGIE : INFLUENCE DE LA PRESSION PARTIELLE EN OXYGENE P<sub>O2</sub> ET RESISTANCE A L'HYPOXIE.

3.1. Notion de pression partielle critique, exemples africains :

La relation entre la consommation d'oxygène et la pression partielle en oxygène de l'eau est schématisée sur la figure 8. La consommation d'oxygène du poisson est stable quelle que soit la P<sub>O2</sub> ambiante, jusqu'à une pression partielle critique en dessous de laquelle la consommation d'oxygène est dépendante de la P<sub>O2</sub>. La valeur de cette P<sub>O2</sub> critique, (P<sub>O2c</sub>) est liée au niveau métabolique du poisson, et dépend notamment de l'activité du poisson et de la température ambiante. Une augmentation du niveau métabolique associée à une augmentation de température se traduit par un décalage de la valeur de la P<sub>O2c</sub> vers la droite (vers les plus fortes valeurs de P<sub>O2</sub>) (fig. 9). Une valeur de P<sub>O2c</sub> représentant la dépendance du poisson vis à vis de la teneur en oxygène de l'environnement ne peut donc être dissociée du niveau métabolique pour lequel elle a été évaluée (Winberg 1960).

On utilise aussi la notion de résistance, s'appliquant à la possibilité pour le poisson de maintenir un taux de métabolisme standard pour assurer sa propre survie. Le taux de métabolisme standard est défini par Brett (1962) comme : "the least rate of metabolism commensurate with appropriate experimental technics".

Il correspond au taux métabolique minimal lié au coût énergétique de maintenance, mesuré dans les conditions du laboratoire (Davis 1975). La  $P_{O_2}$  en dessous de laquelle la consommation d'oxygène correspondant au métabolisme standard n'est pas maintenue, est la pression partielle seuil  $P_{O_{2s}}$  (threshold tension, Winberg 1960 ; incipient lethal tension, Davis 1975, or level, Hughes 1964; level of no excess activity, Fry 1971). Ce point définit la séparation entre la zone de tolérance et celle de résistance (fig.8). Pour des valeurs de  $P_{O_2}$  ambiante inférieure à ce point, le poisson montre différents degrés de résistance à l'hypoxie et peut éventuellement utiliser une voie de métabolisme "anaérobie" (Hughes 1964, Hochachka et Somero 1971).

La relation entre la consommation d'oxygène et la quantité d'oxygène disponible dans l'eau a été étudiée chez quelques poissons africains. Ces études ont permis de définir des pressions partielles critiques pour Sarotherodon mossambicus, S. niloticus, Haplochromis elegans et H. angustifrons (Tabl. 2). Pour ces dernières espèces, Galis et Smit (1979) n'ont pas mesuré la consommation d'oxygène mais l'aptitude du poisson à maintenir une vitesse de nage donnée (soit un niveau d'activité), avec l'évolution de la teneur en oxygène de l'eau. Au moment où le poisson ne peut plus soutenir cette activité, ils considèrent que la teneur en oxygène est critique. Ceci correspond à la notion de pression partielle critique. Mesurée pour différentes vitesses de nage, la pression partielle critique est dépendante du niveau d'activité du poisson (Fig. 10). Chez S. mossambicus, on retrouve un cas similaire. La  $P_{O_{2c}}$  augmente avec l'augmentation du niveau métabolique associée à l'élévation de la température (Job, 1969b).

La résistance à l'hypoxie en milieu strictement aquatique, a été mesurée chez seize poissons du lac Tchad (Benech et Lek, 1981). La concentration critique d'oxygène mesurée dans un respiromètre clos est de l'ordre de  $2 \text{ mg } O_2 \cdot l^{-1}$  pour Sarotherodon niloticus, Siluranodon auritus, Petrocephalus bovei, Marcusenius senegalensis, Distichodus rostratus, Alestes nurse et Brienomyrus niger.

... / ...

Tabl. 2 Pressions partielles en oxygène critique  $(P_{O_2c})$  chez quelques cichlidae africains. L'ensemble de ces valeurs a été obtenu avec des respiromètres clos.

\* Les valeurs de  $P_{O_2c}$  ont été recalculées à partir des données de concentration et de température fournies par les auteurs (ED = eau douce, EM = eau de mer).

Espèces	$P_{O_2c}$ (Torr)	Température (°C)	Masse (g)	Salinité	Référence
<u>rotherodon mossambicus</u>	50	15	5	ED, 50% EM, EM	{ JOB 1969b
	< 50	15	80	ED	
	100	15	80	50% EM, EM	
	100	40	5	ED, 50% EM, EM	
	> 150	40	80	ED, 50% EM, EM.	
<u>rotherodon mossambicus</u>	40 à 60*	30	$\bar{x} = 17$	ED	KUTTY 1972
<u>rotherodon niloticus</u>	78 *	25	-	-	FARMER et BEAMISH 19
<u>rotherodon niloticus</u>	25 à 3 mg. L <sup>-1</sup>	-	180 à 425	ED	NASP EL DIEN AHMED et ABDEL MAGID 1968
<u>plochromis elegans</u>	25 à 47 *	25	8,5 à 9,5	ED	{ GALIS et SMIT 1979
<u>plochromis angustifrons</u>	18 - 30	25	8,2 à 9,0	ED	

Dans les conditions de l'expérience ( $T = 26^{\circ}\text{C}$ ), cette concentration correspond à une  $P_{\text{O}_2}$  d'environ 40 Torr. Chez Labeo senegalensis, la dépendance de la consommation vis à vis de l'oxygène, semble apparaître pour une  $P_{\text{O}_2}$  plus élevée. Les résistances les plus faibles ont été rencontrées chez les espèces à respiration mixte, Polypterus senegalus et Clarias lazera, par opposition à des espèces à respiration strictement aquatique très résistantes à l'hypoxie : Tilapia zillii, Sarotherodon niloticus, Brachysynodontis batensoda et Schilbe mystus. Chez les espèces à respiration mixte, la respiration aérienne semble être déterminante pour la survie du poisson en milieu hypoxique. Chez C. lazera et Polypterus senegalus, la dépendance vis à vis de la respiration aérienne est fonction de la masse du poisson (Tabl. 5). Les petits poissons peuvent survivre dans une eau saturée en oxygène, alors que pour les gros, la seule respiration aquatique ne suffit plus. Chez C. lazera, plus le poisson est grand et plus son temps de survie hors de l'eau est long (Moussa, 1957). Cette survie dépend de l'humidité de l'air lorsque celle-ci est inférieure à 81%. Dans une eau avec une  $P_{\text{O}_2}$  supérieure à 7 Torr, la survie est indéfinie si le poisson a accès à l'air.

### 3.2. Le rôle de l'hémoglobine

Dans les milieux hypoxiques, la faible valeur de la  $P_{\text{O}_2}$  externe se traduit par une baisse du gradient de  $P_{\text{O}_2}$  le long du système respiratoire. Dans le compartiment sanguin, l'hypoxie entraîne une baisse de la  $P_{\text{O}_2}$  artérielle. Pour conserver son niveau de métabolisme, le poisson doit donc augmenter la capacité de transport d'oxygène du sang en élevant la concentration d'hémoglobine ou en augmentant l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène. Une augmentation de l'affinité correspond à une baisse de la  $P_{50}$ .

Les courbes de dissociation pour l'oxygène de l'hémoglobine de plusieurs espèces africaines ont été déterminées par Fish (1956), Dusart (1963) et Lykkeboe et al. (1975). Fish (1956) a comparé l'affinité pour l'oxygène de l'hémoglobine de poissons de différents biotopes (Tabl. 3). Chez les poissons dépourvus d'un système de respiration aérienne, l'affinité s'accroît avec la diminution de la teneur en oxygène du milieu. Un résultat analogue a été obtenu plus récemment à partir de 40 genres provenant de l'Amazone (Powers et al 1979).

i  
 ↓  
 Tab. 3 - Affinité pour l'oxygène ( $P_{50}$ ) et effet Bohr six poissons  
 d'eau douce africains provenant de différents biotopes  
 (d'après Fish, 1956).  $P_{CO_2}$  en Torr.

Espèces	$P_{50}$ (Torr)			Oxygénation du milieu	Respiration aérienne
	( $P_{CO_2} = 0$ )	( $P_{CO_2} = 25$ )	( $P_{CO_2} = 250$ )		
<i>Lates</i>					
<i>albertianus</i>	17	34	-	élevée	non
<i>Tilapia</i>					
<i>esculenta</i>	2.5	15	-	moyenne	non
<i>Mormyrus</i>					
<i>kannume</i>	1	3.5	-	faible	non
<i>Bagrus</i>					
<i>docmac</i>	1	2.5	-	faible	non
<i>Clarias</i>					
<i>mosambicus</i>	5.5	-	13	-	oui
<i>Protopterus</i>					
<i>aethiopicus</i>	11	-	15.5	-	oui

L'influence du pH sur l'affinité a été étudiée chez deux Tilapia : T. macrochir (Dusart, 1963) et T. grahami (Lykkeboe et al. 1975). On retrouve un effet Bohr à peu près de même ampleur chez les deux espèces (fig. 11). Toutefois chez T. grahami vivant dans un milieu très alcalin, l'effet Bohr devient nul pour les pH élevés.

Fish (1956) note que l'augmentation de l'affinité est associée à une élévation de la quantité d'hémoglobine dans le sang. Chez différentes espèces de Synodontis, Green (1977) a montré, au niveau intraspécifique (S. schall) ou interspécifique, que la concentration d'hémoglobine et la quantité de globules rouges dépendent de l'oxygénation du milieu, les plus fortes valeurs étant observées dans les milieux les moins oxygénés.

Au cours de l'adaptation à l'hypoxie chez Sarotherodon mossambicus, on observe une chute de la teneur en ATP du sang (Smit et Hattingh 1981). Pour Greaney et Powers (1978) chez un Fundulus, pendant l'acclimatation à l'hypoxie, le poisson augmente son affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène en diminuant la quantité d'ATP dans les globules rouges. Chez Protopterus amphibius (Weber et al. 1977) et chez Tilapia grahami (Lykkeboe et al. 1975) l'augmentation de la quantité d'ATP entraîne une diminution de l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène.

#### 4. LA RESPIRATION AERIENNE

Dans les milieux aquatiques où l'oxygène est fortement déficient, certains poissons peuvent utiliser l'oxygène de l'air. L'accès à cette source d'oxygène est réalisé de deux façons :

- soit par le développement d'un comportement de respiration aquatique de surface, utilisant la couche superficielle de l'eau la mieux oxygénée (Kramer et Mc Clure 1982) ,

- soit par l'existence de système de respiration aérienne.

Morphologiquement, un organe ne peut être considéré comme intervenant dans la respiration aérienne<sup>que</sup> s'il répond à deux critères (Carter et Beadle, 1931) que l'échange d'air soit possible au niveau de l'organe et qu'il existe un réseau capillaire pouvant permettre l'échange de gaz entre le sang et l'air.

... / ...

Le système de respiration aérienne peut provenir de l'adaptation de la cavité buccale et pharyngienne, du tractus digestif, d'organe plus particulier comme la vessie gazeuse ou les poumons, ou de la peau. Des exposés de ces différents types d'adaptation ont été présentés par plusieurs auteurs (Saxena 1963, Johansen 1970, Dehadrai et Tripathi, 1976).

Le tableau 4 reprend les types de systèmes de respiration aérienne décrits chez les espèces africaines ou dans des familles ayant des représentants en Afrique. La distinction entre vessie gazeuse et poumons est fonction de leur origine par rapport au pharynx. La première a une origine ventrale et la seconde une origine dorsale (Hughes, 1969).

La participation de la respiration aérienne à l'absorption d'oxygène varie avec les espèces dans des conditions normales d'oxygénation de l'eau (Tabl. 5). Elle augmente avec la diminution de la teneur en oxygène de l'eau et peut assurer jusqu'à 100% de l'absorption d'oxygène. Cette modification du rapport entre les modes de respiration s'accompagne ou non d'une baisse de la consommation d'oxygène totale du poisson.

Le passage d'une respiration aquatique à une respiration aérienne entraîne des modifications physiologiques importantes (Rahn 1966, Dejours 1978 & 1979) dues à la différence des propriétés physico-chimiques des deux milieux. A l'état d'équilibre (i.e. à pression partielle égale), la concentration d'oxygène dans l'eau est plus faible que dans l'air. Pour une différence de pression partielle entre le milieu inspiré et le milieu expiré de 50 Torr, un animal respirant de l'eau extrait à peu près 0,08 mmole d'oxygène par litre ventilé à 25°C. Alors qu'un animal respirant de l'air pourra extraire environ 2.69 mmoles d'oxygène par litre ventilé.

En conséquence, la ventilation spécifique (le volume que l'animal doit ventiler pour extraire une quantité d'oxygène donnée) est beaucoup plus faible chez un animal respirant de l'air que de l'eau. Le maintien d'une ventilation élevée, nécessaire dans l'eau, n'est plus indispensable chez un animal utilisant l'air.

... / ...

Tabl. 4 - Différents types d'adaptations à la respiration aérienne chez des espèces africaines ou des familles ayant des représentants en Afrique.  
(d'après SAXENA, 1963 et JOHANSEN, 1970).

+ Adaptation de la cavité buccale ou pharyngienne :

\* Modification des branchies permettant la respiration aérienne:

- SYMBRANCHIDAE

- *Mastacembelus*

\* Chambre aérienne pharyngienne:

- OPHIOCEPHALIDAE

\* Formation particulière dans la cavité operculaire:

= Labyrinthe:

- ANABANTIDAE

= Excroissance arborescente:

- *Clarias*

+ Adaptation du tube digestif:

- COBITIDAE

+ Vessie gazeuse:

- OSTEOGLOSSIDAE

- NOTOPTERIDAE

- *Gymnarchus niloticus*

- *Phractolaemus ansorgii*

+ Poumons:

- POLYPTERIDAE: - *Polypterus senegalus*

- *Calamoichthys calabaricus*

- DIPNEUSTES: - *Protopterus sps*

Tabl. 5 - Partition de l'absorption d'oxygène entre la respiration aquatique et la respiration aérienne, pour différentes conditions d'oxygénation de l'eau.

Espèces	Masse (g)	Respir. aquat.	Respir. aérienne	t (°C)	Références
<b>POLYPTERIDAE</b>					
<i>Calamoichthys calabaricus</i>					
normoxie	20-29	60 %	40 %	27°	SACCA & BURGGREN (1982)
<b>CLARIIDAE</b>					
<i>Saccobranchus fossilis</i> *					
normoxie	45.5	60 %	40 %	25°	HUGHES & SINGH (1971)
hypoxie	55.0	40 %	60 %		
<i>Clarias batrachus</i> *					
normoxie	87-105	40 %	60 %	25°	SINGH & HUGHES (1971)
normoxie	30-71	10-20 %	90-80 %		
hypoxie		20-100 %	80- 0 %	25°	JORDAN (1976)
normoxie	150-210	10-20 %	90-80 %		
hypoxie		20-80 %	80-20 %		
<i>Clarias lazera</i>					
normoxie	< 150	70-95 %	30- 5 %	28-32°	BABIKER (1979)
	> 300	40 %	60 %		
<b>OSTEOGLOSSIDAE</b>					
<i>Arapaima gigas</i> *					
normoxie	2000-	25 %	75 %	27-29°	DON STEVENS & HOLETON (1978)
anoxie	3000	--	100 %		
<b>ANABANTIDAE</b>					
<i>Trichogaster trichopterus</i> *					
normoxie	7.97	58 %	42 %	27°	BURGGREN (1979)
hypoxie		30 %	70 %		
<i>Anabas testudineus</i> *					
normoxie	29-51	46 %	54 %	25°	HUGHES & SINGH (1970)
<b>DIPNEUSTES</b>					
<i>Protopterus aethiopicus</i>					
normoxie	> 500	10 %	90 %	20°	LENFANT & JOHANSEN (1968)
<i>Protopterus annectens</i>					
normoxie	80-100	85 %	15 %	28-32°	BABIKER (1979)
	> 400	20 %	80 %		

\* espèce non africaine.

Légèrement inférieure dans l'eau que dans l'air, la capacitance du dioxyde de carbone dans l'eau est beaucoup plus élevée que celle de l'oxygène (à 25°C,  $\beta_{CO_2} \approx 27\beta_{O_2}$  dans l'eau distillée). En supposant un quotient respiratoire RQ égal à 1, une diminution de  $P_{O_2}$  de 50 Torr entre l'eau inspirée et expirée, serait associé à une élévation de  $P_{O_2}$  de 1.9 Torr. En reprenant la situation extrême développée par Rahn (1966, RQ = 1), même si un poisson extrait tout l'oxygène d'une eau normoxique ( $P_{O_2} = 150$  Torr), la  $P_{CO_2}$  de l'eau expirée ne dépasserait pas 5.6 Torr. Par contre, dans l'air, la capacitance du dioxyde de carbone est égale à celle de l'oxygène. Avec RQ = 1, une diminution de  $P_{O_2}$  de 50 Torr devrait donc être associée à une élévation de  $P_{CO_2}$  de 50 Torr. En résumé, un animal respirant de l'eau, milieu pauvre en oxygène ventile beaucoup et la  $P_{CO_2}$  de l'eau expirée est basse, alors qu'un animal respirant de l'air ventile peu et la  $PCO_2$  de l'air expirée est élevée.

Cette augmentation de la  $P_{CO_2}$  avec la respiration de l'air agit sur l'état acide - base extracellulaire et tend à en diminuer le pH. Le maintien d'un pH, ou plutôt d'un écart constant avec le pH de la neutralité est indispensable au bon fonctionnement des systèmes biochimiques (Truchot, 1981). Pour prévenir l'acidose respiratoire engendrée par l'augmentation de la  $P_{CO_2}$ , le poisson peut augmenter la concentration sanguine de bicarbonates ou développer un système d'élimination du  $CO_2$  (Howell, 1970). Les deux mécanismes sont utilisés.

Les valeurs de  $P_{CO_2}$  et  $[HCO_3^-]$  augmentent avec l'importance de la respiration aérienne chez plusieurs poissons, dont la dépendance vis à vis de l'air est liée aux cycles saisonniers ou à la rencontre de conditions particulières (Tabl. 6) (Truchot, 1981).

Chez Protopterus aethiopicus en saison sèche, le passage à une respiration aérienne est associé à une augmentation de la  $P_{CO_2}$  artérielle et à une élévation de la concentration en bicarbonate qui tend à compenser l'acidose respiratoire à partir de quelques mois. L'exposition à l'air pendant quelques heures chez Clarias batrachus (Howell, 1970) et Clarias mossambicus (Eddy & al 1980) entraîne une chute du pH artériel.

... / ...

Tabl. 6 - Changements des valeurs acide-base du plasma avec la transition de la respiration aquatique à la respiration aérienne (d'après TRUCHOT, 1981).

Espèces	Milieu	t (°C)	pH	P <sub>CO2</sub> (Torr)	[HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ] (mMol.L <sup>-1</sup> )	Références
<i>Lepisosteus osseus</i> *						
hiver	eau	10	7.83	3.2	8.9	RAHN <u>et al</u> (1971)
été	eau + air	25	7.44	13.2	10.2	
<i>Protopterus aethiopicus</i>						
saison humide	eau + air	25	7.60	26.4	31.4	DELANEY <u>et al</u> (1977)
saison sèche (estivation)	air					
- après 2 sem.		25	7.37	49.8	34.0	
- après 3-7 mois		25	7.44	52.0	41.0	
<i>Hypostomus sp.</i> * (SILUROIDEI)						
normoxie (P <sub>O2</sub> = 125 Torr)	eau	30	7.41	3.0	2.0	WOOD <u>et al</u> (1979)
hypoxie (P <sub>O2</sub> = 25 Torr)	eau + air	30	7.39	20.0	13.0	
- après 4-7 jours						
<i>Symbranchus marmoratus</i> *						
immergé	eau	30	8.17	5.6	24.2	HEISLER (1977)
emergé (4 jours)	air	30	7.54	26.1	24.4	

\* espèce non-africaine.

Chez un poisson amazonien, Hoplerythrinus unitaeniatus, l'augmentation de  $P_{CO_2}$  et l'acidose respiratoire provoquées par une exposition à l'air de 20 minutes sont compensées après retour dans l'eau au bout de 20 minutes (Randall et al 1978). Les variations de  $[HCO_3^-]$  sont faibles chez ces espèces et semblent insuffisantes pour réguler le pH. Il semble que l'apparition d'une augmentation significative de  $[HCO_3^-]$  demanderait quelques jours (Tabl. 6). Néanmoins, même après quatre jours d'immersion, la concentration en bicarbonate plasmatique chez Symbranchus marmoratus reste identique et l'élévation de  $P_{CO_2}$  entraîne une chute importante du pH.

L'ensemble des surfaces respiratoires peut être impliqué dans l'excrétion du dioxyde de carbone. En règle générale, l'élimination de  $CO_2$  est plus efficace dans l'eau que dans l'air (Tabl. 7); comme l'indiquent les valeurs plus élevées des quotients respiratoires des échanges gazeux dans l'eau. Exposé à l'air, l'efficacité de l'excrétion de la  $CO_2$  par échange avec l'air, augmente. Trichogaster trichopterus peut même maintenir son quotient respiratoire en utilisant que la respiration aérienne. Le transfert de Saccobranchnus fossilis dans un système comprenant de l'eau anoxique avec accès à l'air entraîne une diminution du quotient respiratoire par rapport à l'exposition à l'air. Cet écart peut être dû à la participation des échanges cutanés à l'élimination du  $CO_2$  lors de l'exposition à l'air. Chez Clarias batrachus, l'exposition à un système identique ne modifie pas le RQ de la respiration aérienne. Dans ce cas, l'organe de respiration aérienne peut être le ~~seul organe participant à l'élimination du  $CO_2$  en exposition à l'air.~~

La capacité d'élimination du  $CO_2$  de l'organe de respiration aérienne semble liée à la présence d'anhydrase carbonique dans l'épithélium respiratoire des organes de respiration aérienne. La perfusion d'anhydrase carbonique augmente le quotient respiratoire de la vessie gazeuse chez Hoplerythrinus unitaeniatus (Randall et al 1978). L'injection d'acétozamide inhibiteur de l'anhydrase carbonique, réduit notablement le quotient respiratoire de Trichogaster trichopterus exposé à l'air (Burggren et Haswell, 1979). L'activité de l'anhydrase carbonique dans l'épithélium respiratoire serait liée à l'origine embryonnaire des organes de respiration aérienne. Elevée dans les organes de Clarias et Trichogaster d'origine branchiale, l'activité de l'anhydrase carbonique n'a pu être détectée dans les poumons de Calamoichthys calabaricus.

Tabl. 7. Quotients respiratoires RQ totaux et des organes de respiration aquatique et aérienne, chez différentes espèces et dans diverses conditions.

Espèces	Respir. aquat.	Respir. aérienne	Total	t (°C)	Références
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>					
eau + air	1.01*	0.21	0.80*	27-28°	RANDALL <u>et al</u> (1978 a)
air	--	0.40	?		
<i>Protopterus aethiopicus</i>					
eau + air	4.99	0.27	0.77	20°	LENFANT & JOHANSEN (1968)
air	--	?	0.52		
<i>Polypærus senegalus</i>					
eau + air	?	0.31 <sup>§</sup>	?	26°	ABDEL MAGID <u>et al</u> (1970)
<i>Clarias batrachus</i>					
eau + air	2.25*	0.11	1.00*	25°	SINGH & HUGHES (1971)
air	--	?	0.52		
eau anoxique + air	--	0.51	?		
<i>Saccobranchus fossilis</i>					
eau + air	1.58*	0.17	1.00*	25°	HUGHES & SINGH (1971)
air	--	?	0.58		
eau anoxique + air	--	0.38	?		
<i>Anabas testudineus</i>					
eau + air	2.29	0.20	1.17	25°	HUGHES & SINGH (1970)
air	--	?	0.71		
eau + N <sub>2</sub>	1.08	?	?		
eau anoxique + air	--	0.15	?		
<i>Trichogaster trichopterus</i>					
eau + air	1.57	0.18	0.89	27°	BURGGREN & HASWELL (1979)
air	--	?	0.79		
<i>Electrophorus electricus</i>					
eau + air	3.65	0.25	1.01	25-27°	FARBER & RAHN (1970)
<i>Arapaima gigas</i>					
eau + air	2.26*	0.38	0.80*	28-30°	RANDALL <u>et al</u> (1978 b)

\* valeur calculée à partir d'une hypothèse sur RQ total.

§ valeur calculée à partir des différences de P<sub>O2</sub> et de P<sub>CO2</sub> (RAHN 1966).

A l'inverse de la résistance à l'hypoxie, le passage de la respiration aquatique à une respiration aérienne doit se traduire par une diminution de l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène. Cette différence d'affinité est peu claire si l'on compare les sangs à pH identique. Pour des pH correspondant aux valeurs in vivo, une augmentation significative de la  $P_{50}$  est associée à la transition air-eau (Johansen et al, 1978). Ce phénomène est accompagné d'une augmentation de la capacité d'oxygène du sang. Implicitement, la transition air-eau, modifiant la  $P_{CO_2}$  sanguine doit être reliée à une diminution de la sensibilité de l'hémoglobine au pH. Chez les poissons utilisant la respiration aérienne, on observe une baisse d'amplitude de l'effet Bohr (Fish, 1956, Tab . 3 et Johansen et al, 1978). Des variations analogues ont été obtenues sur une même espèce Symbranchus marmoratus après 44 heures d'exposition à l'air (Johansen et al, 1978).

Références bibliographiques

- ABDEL MAGID A.M. et BABIKER M.M., 1975 - Oxygen consumption and respiratory behaviour of three Nile fishes. Hydrobiologia, 46 : 359-367.
- ABDEL MAGID A.M., VOKAC Z. et NASR EL DIEN AHMED, 1970 - Respiratory function of the swim-bladders of the primitive fish Polypterus senegalus. J. exp. Biol., 52 : 27- 37.
- BABIKER M.M., 1979 - Respiration behaviour, oxygen consumption and relative dependence on aerial respiration in the african lungfish (Protopterus annectens, Owen) and an air-breathing teleost (Clarias lazera, C.). Hydrobiologia, 65 : 177-187.
- BENECH V. et LEK S., 1981 - Résistance à l'hypoxie et observations écologiques pour seize espèces de poissons du Tchad. Rev. Hydrobiol. trop., 14 : 153-168.
- BRETT J.R., 1962 - Some considerations in the study of respiratory metabolism in fish, particularly salmon. J. Fish. Res. Bd. Can., 19 : 1025-1038.
- BURGGREN W.W., 1979 - Bimodal gas exchange during variation in environmental oxygen and carbon dioxide in the air-breathing fish Trichogaster trichopterus. J. exp. Biol., 82 : 197-213.
- BURGGREN W.W. et HASWELL S., 1979 - Aerial CO<sub>2</sub> excretion in the obligate air breathing fish Trichogaster trichopterus: a role for carbonic anhydrase. J. exp. Biol., 82 : 215-225.
- CARTER G.S. et BEADLE L.C., 1931 - The fauna of the swamps of Paraguayan Chaco in relation to its environment - II. Respiratory adaptations in fishes. Linn. J. Zool., 37 : 327-368.
- CAULTON M.S., 1977 - The effect of temperature on routine metabolism in Tilapia rendalli, Boulenger. J. Fish Biol., 11: 549-553.
- CAULTON M.S., 1978 - The effect of temperature and mass on routine metabolism in Sarotherodon (Tilapia) mossambicus (Peters). J. Fish Biol., 13: 195-201.

- DAVIS J.C., 1975 - Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on canadian species: a review. J. Fish. Res. Bd. Can., 32: 2295-2332.
- DEHADRAI P.V. et TRIPATHI S.D., 1976 - Environment and ecology of freshwater air breathing teleosts. in Respiration of amphibious vertebrates. (Ed. G.M. Hughes) pp. 39-72. Academic Press, London et New York.
- DEJOURS P., 1978 - Carbon dioxide in water- and air-breathers. Resp. Physiol., 33: 121-128.
- DEJOURS P., 1979 - La vie dans l'eau et dans l'air. Pour la Science, n° 20: 87-95.
- DEJOURS P., 1981 - Principles of comparative respiratory physiology. 2nd edition. Elsevier/ North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, New York et Oxford.
- DELANEY R.G., LAHIRI S., HAMILTON R. et FISHMAN A.P., 1977 - Acid-base balance and plasma composition in the aestivating lungfish (Protopterus). Am. J. Physiol., 232: R10-R17. ( in Truchot 1981 ).
- DUSART J., 1963 - Contribution à l'étude de l'adaptation du Tilapia (Pisces Cichlidae) à la vie en milieu mal oxygéné. Hydrobiologia, 21: 328 - 341.
- EDDY F.B., BAMFORD O.S. et MALOY G.M.O., 1980 - Sodium and chloride balance in the african catfish Clarias mossambicus. Comp. Biochem. Physiol., 66 A: 637-641.
- FARBER J. et RAHN H., 1970 - Gas exchange between air and water and the ventilation pattern in the electric eel. Resp. Physiol., 9: 151-161. ( in Singh et Hughes 1971 ).
- FARMER G.J. et BEAMISH F.W.H., 1969 - Oxygen consumption of Tilapia nilotica in relation to swimming speed and salinity. J. Fish. Res. Bd. Can., 26: 2807-2821.
- FISH G.R., 1956 - Some aspects of the respiration of six species of fish from Uganda. J. exp. Biol., 33: 186-195.
- FRY F.E.J., 1971 - The effect of environmental factors on the physiology of fish. in Fish Physiology, volume VI ( Eds. W.S. Hoar et D.J. Randall) pp. 1-98. Academic Press, Londres et New York.
- GALIS F. et SMIT H., 1979 - Hypoxia tolerance of two closely related Haplochromis species (Pisces Cichlidae): Haplochromis elegans Trewavas, 1933 and H. angustifrons Boulenger, 1914. Comp. Biochem. Physiol., 64 A: 137-139.

- GREANEY G.S. et POWERS D.A., 1978 - Allosteric modifiers of fish haemoglobins: In vitro and in vivo studies of the effect of the ambient oxygen and pH on erithrocyte ATP concentrations. J. exp. Zool., 203: 339-349.
- GREEN J., 1977 - Haematology and habits in catfish of the genus Synodontis. J. Zool., Lond., 182: 39-50.
- HEISLER N., 1977 - Acid-base equilibrium in a facultative air-breathing fish (Symbranchus marmoratus) during water breathing and during air breathing. Pflügers Arch., 368 (suppl.): R19 (abstr.). (in Truchot 1981).
- HOCHACHKA P.W., 1980 - Living without oxygen. Closed and open systems in hypoxia tolerance. Harvard University Press, Cambridge et Londres.
- HOCHACHKA P.W. et SOMERO G.N., 1971 - Biochemical adaptation to the environment. in Fish Physiology, volume VI (Eds. W.S. Hoar et D.J. Randall) pp. 100-156. Academic Press, Londres et New York.
- HOWELL B.J., 1970 - Acid-base balance in transition from water-breathing to air-breathing. Federation Proceedings, 29: 1130-1134.
- HUGHES G.M., 1964 - Fish respiratory homeostasis. Homeostasis and feedback mechanisms. Symp. Soc. exp. Biol., 18: 81-107.
- HUGHES G.M., 1969 - Comparative physiology of vertebrate respiration. 3rd edition. Heinemann educational Books Ltd, Londres.
- HUGHES G.M., 1973 - Respiratory responses to hypoxia in fish. Amer. Zool., 13: 475-489.
- HUGHES G.M. et SINGH B.N., 1970 - Respiration in an air breathing fish, the climbing perch Anabas testudineus Bloch. I: Oxygen uptake and carbon dioxide release into air and water. J. exp. Biol., 53: 265-280.
- HUGHES G.M. et SINGH B.N., 1971 - Gas exchange with air and water in an air breathing catfish, Saccobranchnus (= Heteropneustes) fossilis. J. exp. Biol., 55: 667-682.
- JOB S.V., 1969 a - The respiratory metabolism of Tilapia mossambica (Teleostei). I. Effect of size, temperature and salinity. Marine Biology, 2: 121-126.
- JOB S.V., 1969 b - The respiratory metabolism of Tilapia mossambica (Teleostei). II. The effect of size, temperature, salinity and partial pressure of oxygen. Marine Biology, 3: 222-226.

- JOHANSEN K., 1970 - Air breathing in fishes. in Fish Physiology, volume IV (Eds. W.S. Hoar et D.J. Randall) pp. 361- 411. Academic Press, Londres et New York.
- JOHANSEN K., MANGUM C.P. et LYKKEBOE G., 1978 - Respiratory properties of blood of Amazon fishes. Can. J. Zool., 56: 898-906.
- JORDAN J., 1976 - The influence of body weight on gas exchange in <sup>the</sup> air breathing fish Clarias batrachus. Comp. Biochem. Physiol., 53 A: 305-310.
- KRAMER D.L. et Mc CLURE M., 1982 - Aquatic surface respiration, a widespread adaptation to hypoxia in tropical freshwater fishes. Env. Biol. Fish., 7: 47-55.
- KUTTY M.N., 1972 - Respiratory quotient and ammonia excretion in Tilapia mossambica. Marine Biology, 16: 126-133.
- LENFANT C. et JOHANSEN K., 1968 - Respiration in the african lungfish Protopterus aethiopicus. I. Respiratory properties of blood and normal patterns of breathing and gas exchange. J. exp. Biol., 49: 437-452.
- LYKKEBOE G. et JOHANSEN K., 1975 - Functional properties of hemoglobins in the teleost Tilapia grahami. J. Comp. Physiol., 104: 1-11.
- MIRONOVA N.V., 1975 - Oxygen uptake by Tilapia mossambica Peters. Hydrobiological Journal, 11: 73-74.
- MOUSSA T.A., 1957 - Physiology of the accessory respiratory organs of the teleost Clarias lazera (C. & V.). J. exp. Zool., 136: 419-454.
- NASR EL DIEN AHMED et ABDEL MAGID A.M., 1968 - Oxygen consumption in Tilapia nilotica. Hydrobiologia, 33: 513- 521.
- NGNNOTTE G., 1981 - Cutaneous respiration in six freshwater teleosts. Comp. Biochem. Physiol., 70 A: 541-543.
- PETTIT M.J. et BEITINGER T.L., 1981 - Aerial respiration of the brachiopterigian fish, Celamocichthys calabaricus. Comp. Biochem. Physiol., 68 A: 507-509.
- POWERS D.A., FYHN H.J., FYHN U.E.H., MARTIN J.P., GARLICK R.L. et WOOD S.C., 1979 - A comparative study of the oxygen equilibria of blood from 40 genera of amazonian fishes. Comp. Biochem. Physiol., 62 A: 67-85.
- RAHN H., 1966 - Aquatic gas exchange: theory. Respiration Physiol., 1: 1-12.

- RAHN H., RAHN K.B., HOWELL B.J., GANS C. et TENNEY S.M., 1971 - Air-breathing of the garfish (Lepisosteus osseus). Resp. Physiol., 11: 285-307. (in Truchot 1981).
- RANDALL D.J., FARRELL A.P. et HASWELL M.S., 1978 - Carbon dioxide excretion in the jeju, Hoplerythrinus unitaeniatus, a facultative air-breathing teleost. Can. J. Zool., 56: 970-973.
- RANDALL D.J., FARRELL A.P. et HASWELL M.S., 1978 - Carbon dioxide excretion in the pirarucu (Arapaima gigas), an obligate air breathing fish. Can. J. Zool., 56: 977-982.
- RUHLAND M.L., 1965 - Etude comparative de la consommation d'oxygène chez différentes espèces de poissons téléostéens. Bull. Soc. Zool. France, 90: 347-353.
- SACCA R. et BURGGREN W., 1982 - Oxygen uptake in air and water in the air breathing reedfish Calamoichthys calabaricus: role of skin, gills and lungs. J. exp. Biol., 97: 179-186.
- SAXENA D.B., 1963 - A review on ecological studies and their importance in the physiology of air breathing fishes. Ichthyologica, 2: 116-128.
- SINGH B.N. et HUGHES G.M., 1971 - Respiration of an air breathing catfish Clarias batrachus (Linn.). J. exp. Biol., 55: 421-434.
- SMIT G.L. et HATTINGH J., 1981 - The effect of hypoxia on haemoglobins and ATP level in three freshwater fish species. Comp. Biochem. Physiol., 68 A: 519-521.
- Don STEVENS E. et HOLETON G.F., 1978 - The partitioning of oxygen uptake from air and water by erythrinids. Can. J. Zool., 56: 965-969.
- TRUCHOT J.P., 1981 - L'équilibre acido-basique extracellulaire et sa régulation dans les divers groupes animaux. J. Physiol., Paris, 77: 529-580.
- ULTSCH G. et GROS G., 1979 - Mucus as a diffusion barrier to oxygen: possible role in O<sub>2</sub> uptake at low pH in carp (Cyprinus carpio) gills. Comp. Biochem. Physiol., 62 A: 685-689.
- WEBER R.E., JOHANSEN K., LYKKEBOE G. et MALOIY G.M.O., 1977 - Oxygen-binding properties of haemoglobins from estivating and active african lungfish. J. exp. Biol., 199: 85-96.

WINBERG G.G., 1960 - Rate of metabolism and food requirements of fishes. Fish. Res. Bd. Can., Trans. Series n° 194: 240 p..

WOOD S.C., WEBER R.E. et DAVIS B.J., 1979 - Effects of air-breathing on acid-base balance in the catfish, Hypostomus sp.. Comp. Biochem. Physiol., 62A: 185-187.

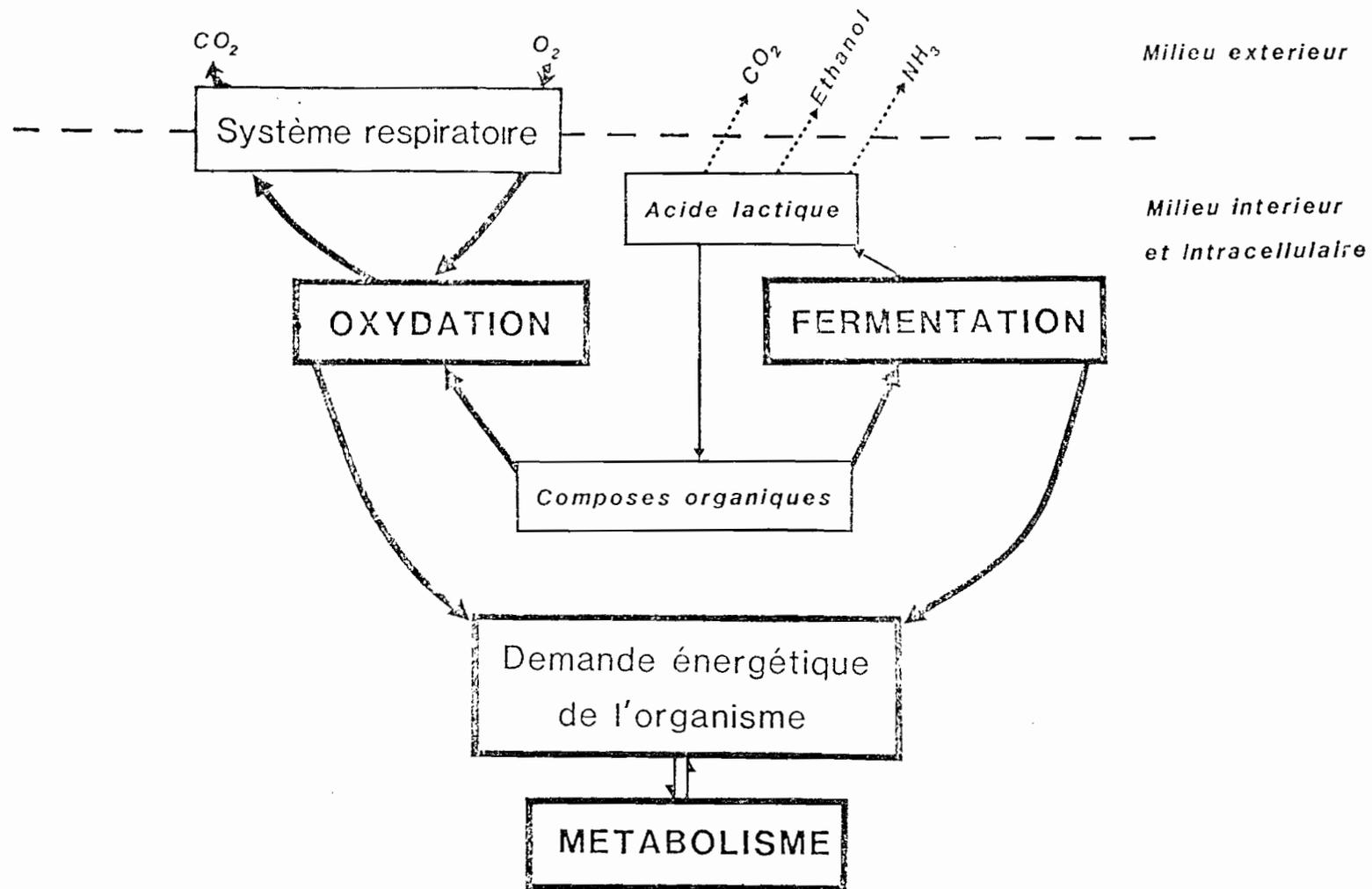


Fig. 1 - Schéma général des processus respiratoires chez les poissons.

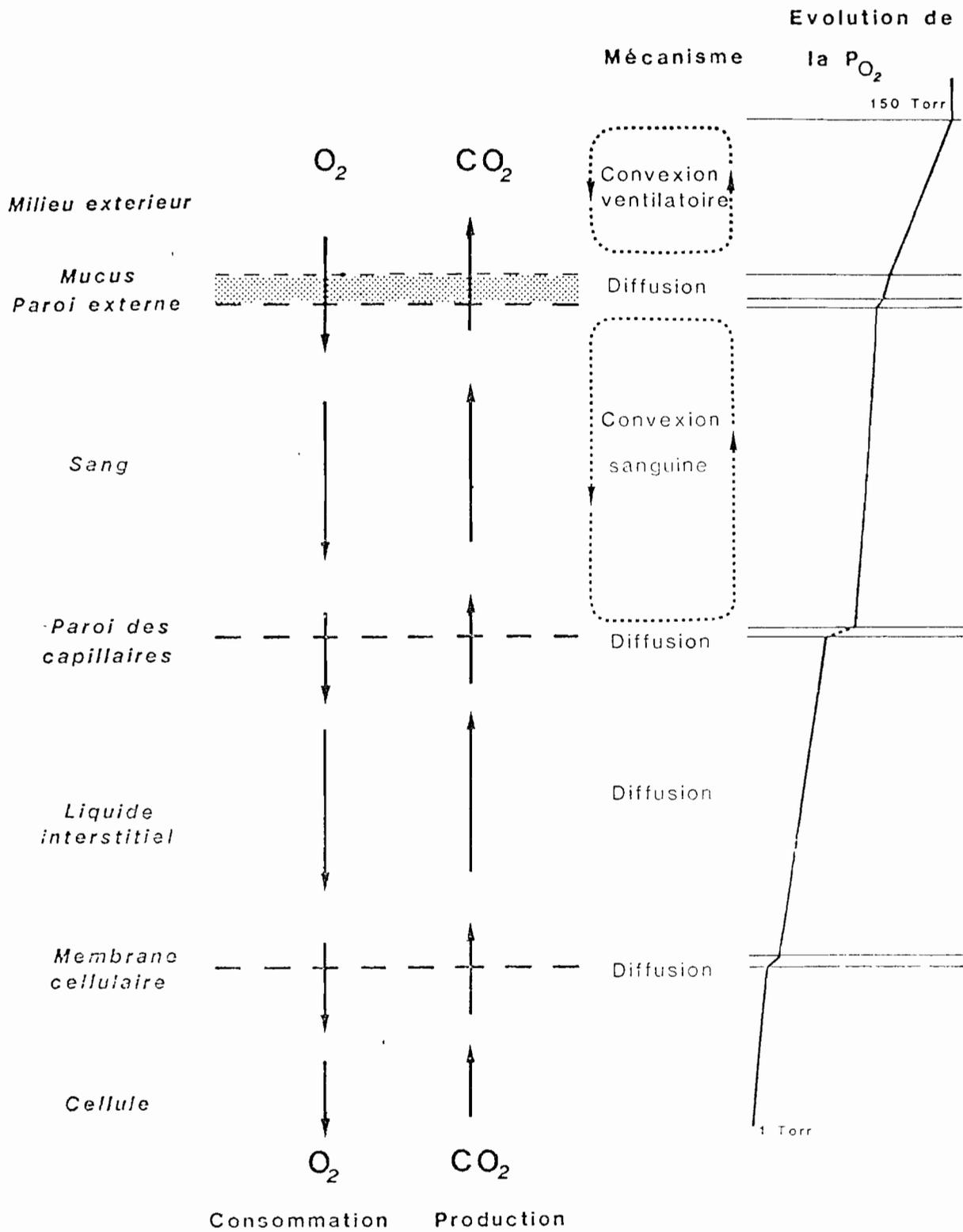


Fig. 2 - Schéma du système respiratoire chez les poissons (d'après Dejourns, 1981 et Hugues, 1973). La partie droite indique l'évolution de la pression partielle en oxygène ( $P_{O_2}$ ) le long du système respiratoire.

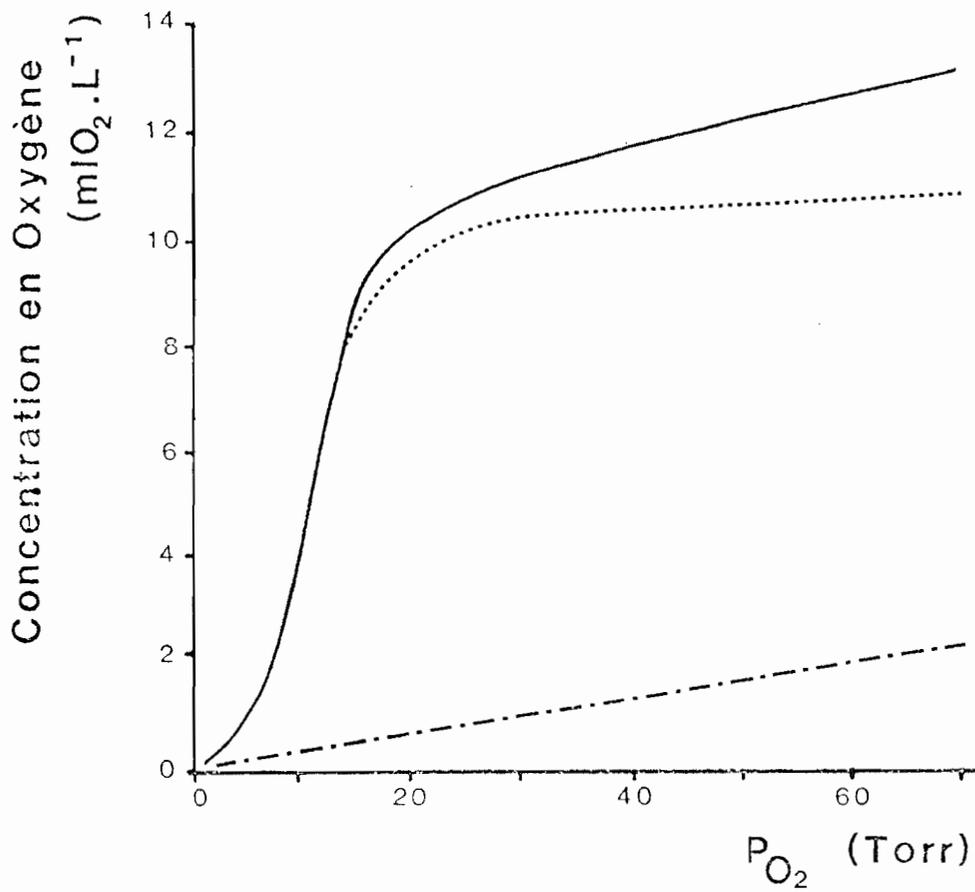


Fig. 3 - Concentration en oxygène dans le sang du crabe, *Carcinus maenas*, en fonction de la P<sub>O<sub>2</sub></sub>. — Concentration totale,..... concentration liée au pigment sanguin; -.- concentration dissous (d'après Dejours 1981).

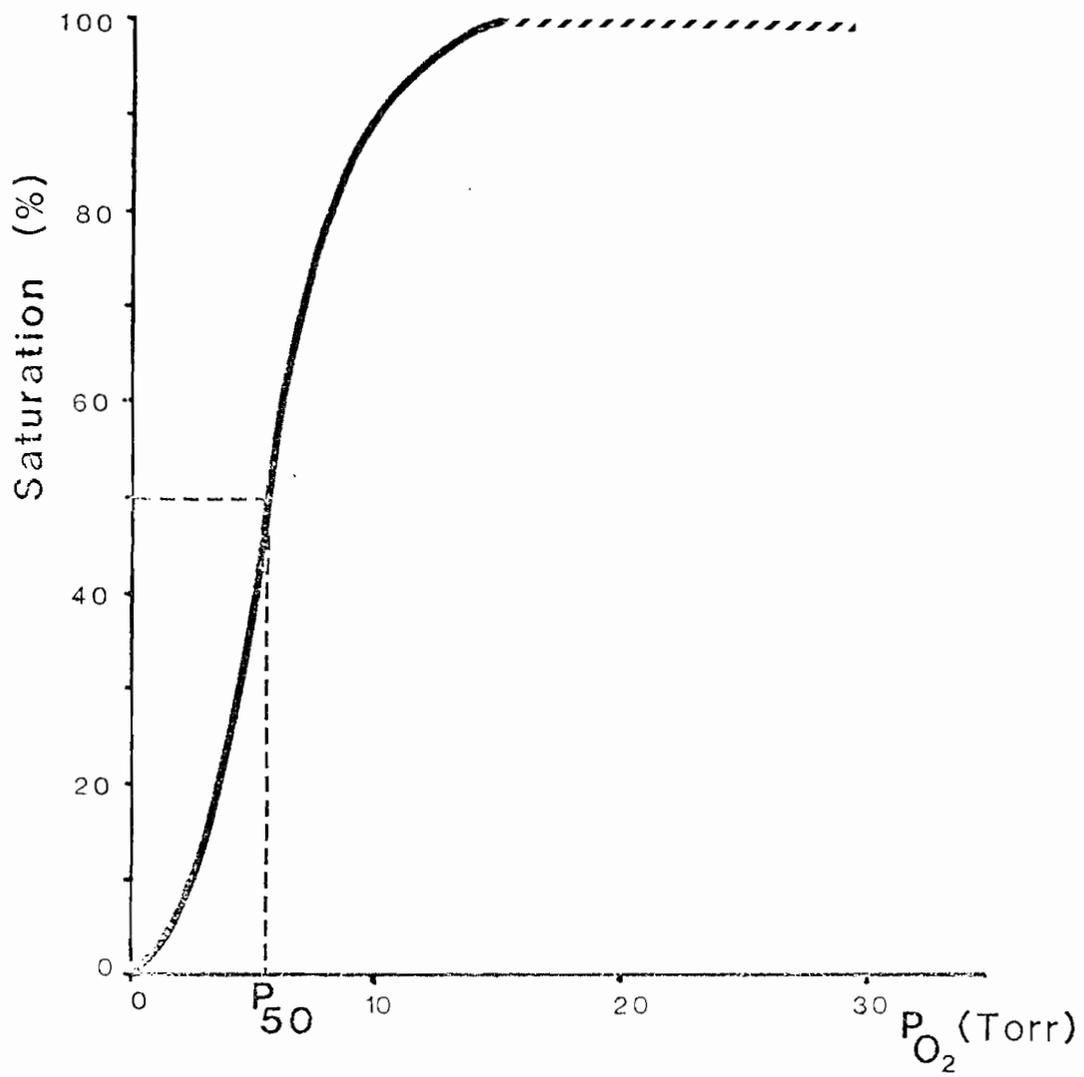


Fig. 4 - Courbe type de dissociation de l'hémoglobine chez *Clarias mossambicus* (d'après Fish, 1956).

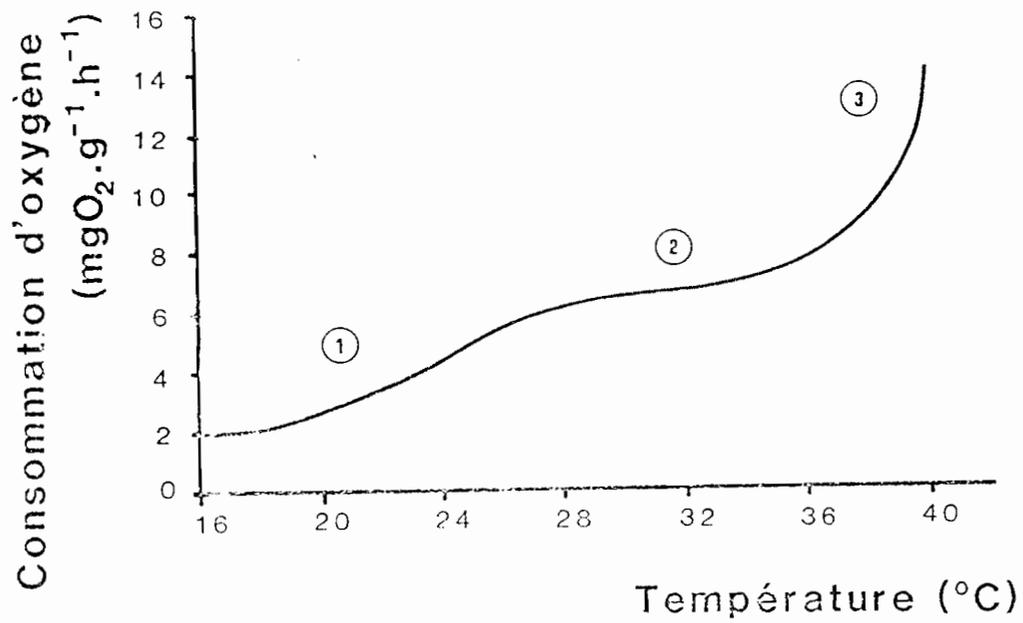


Fig. 5 - Effet de la température sur la consommation d'oxygène chez Tilapia rendalli (d'après Caulton, 1977)

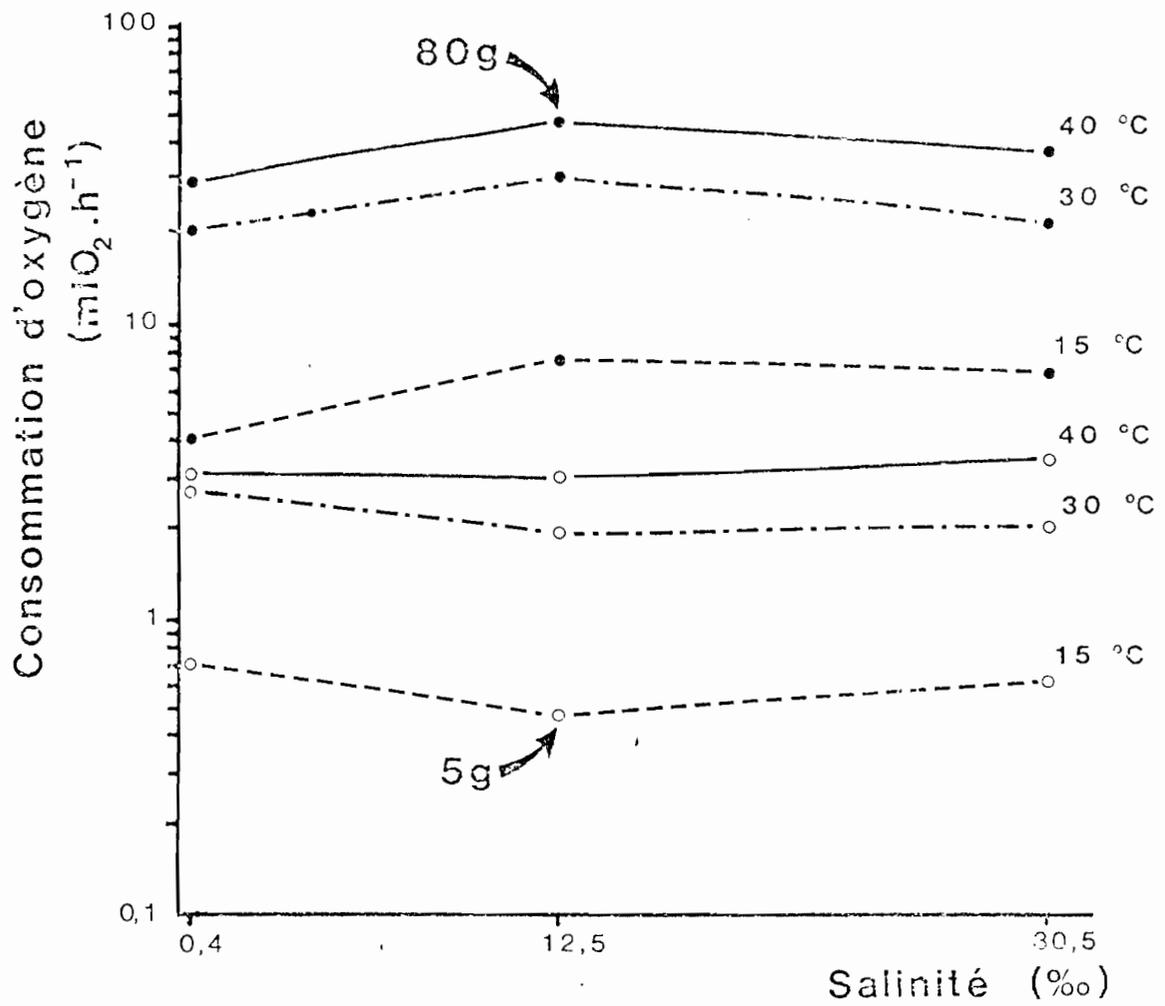


Fig. 6 - Consommation d'oxygène en fonction de la salinité et de la température chez *Sarotherodon mossambicus* (d'après Job, 1969a) de 50 g, ○ et de 80g, ●.

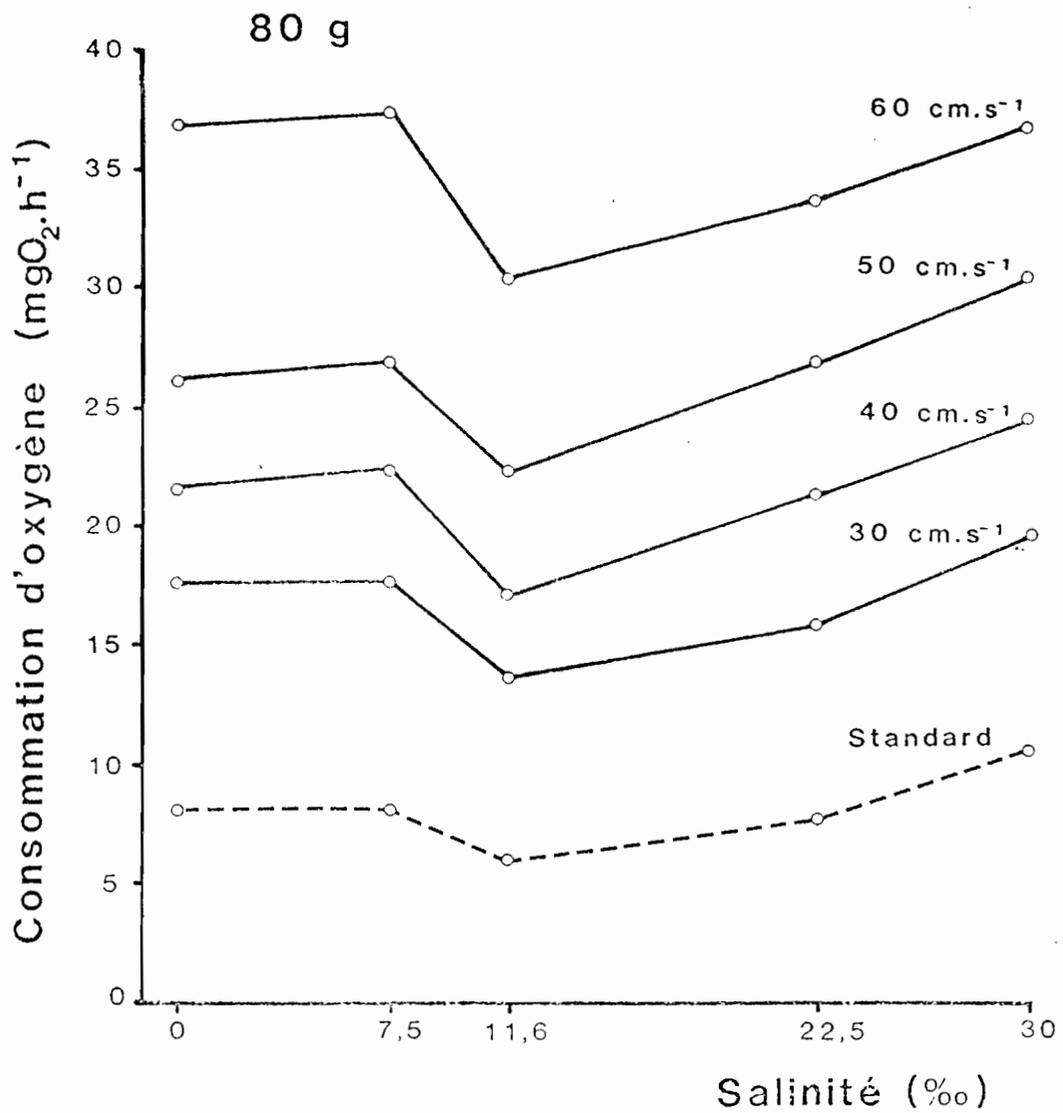


Fig. 7 - Consommation d'oxygène en fonction de la salinité et de la vitesse de nage chez *Sarotherodon niloticus*. Les valeurs sont corrigées pour correspondre à un poisson de 80 g. (d'après Farmer et Beamish, 1969).

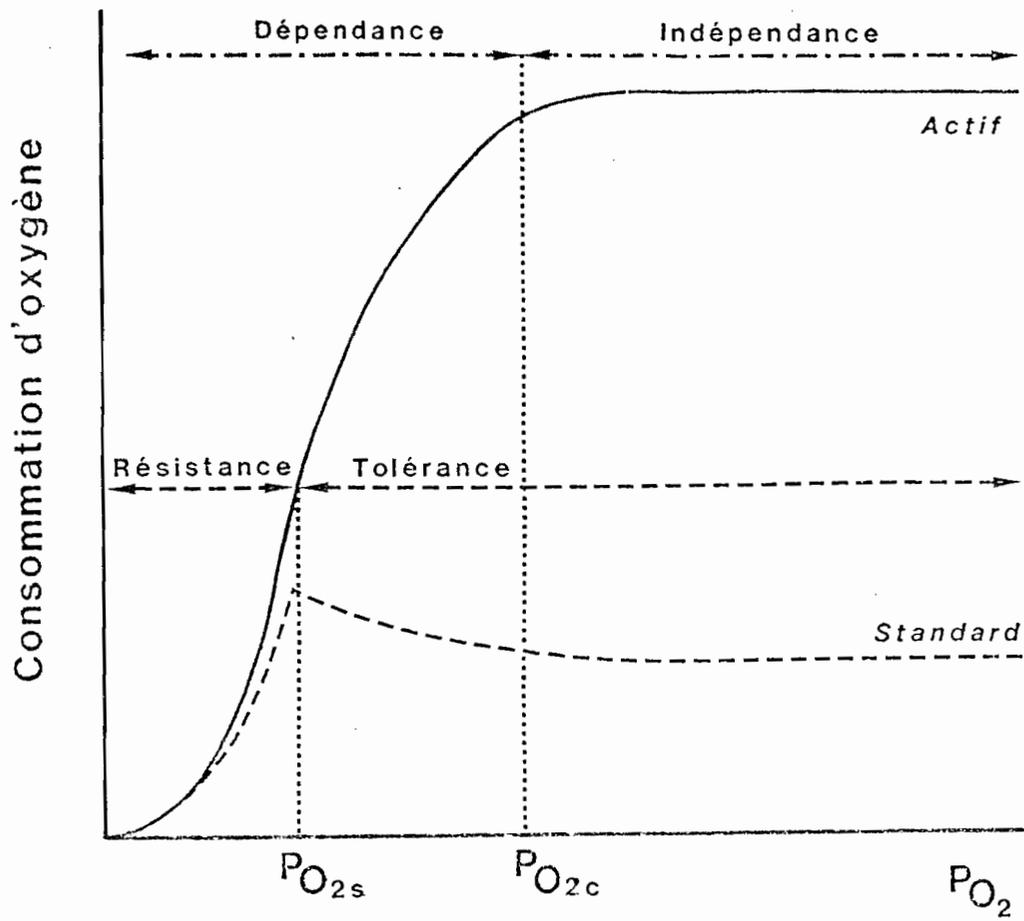


Fig. 8 - Diagramme général de la relation entre la consommation d'oxygène d'un poisson et la  $P_{O_2}$  de l'eau. Consommation correspondant à un taux de métabolisme actif — ou à un taux de métabolisme standard - - - (d'après Hugues, 1964).

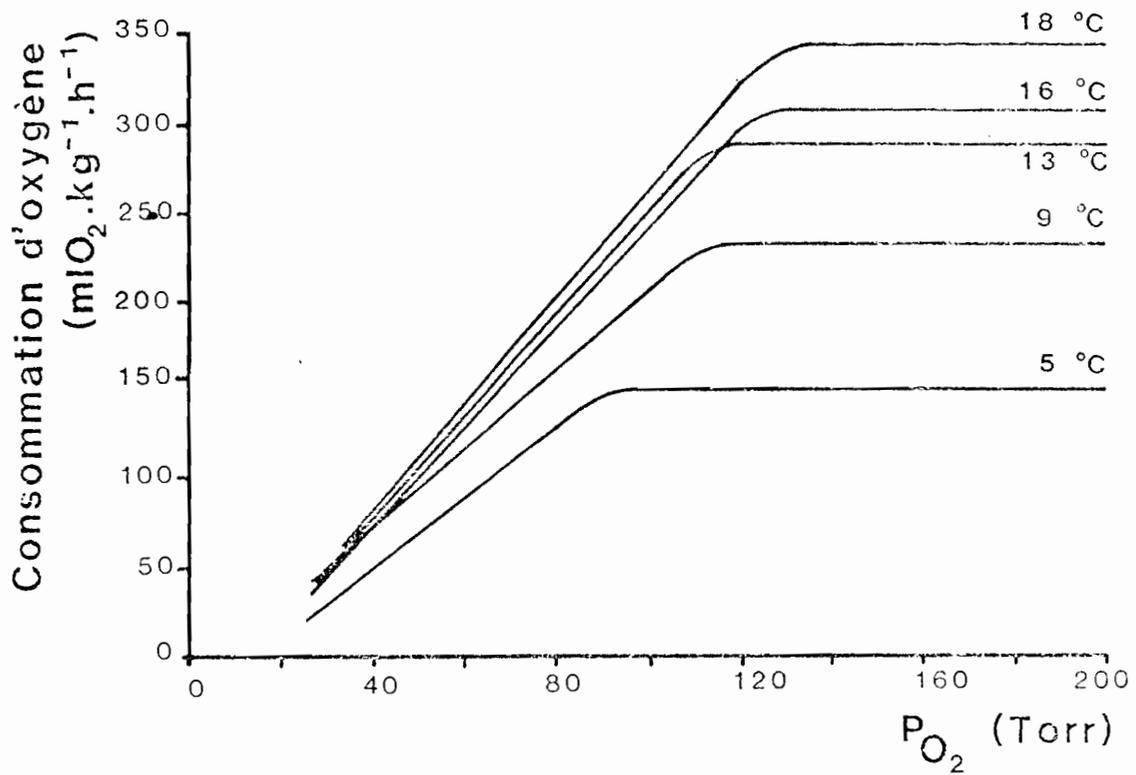


Fig. 9 - Relation entre la consommation d'oxygène et la P<sub>O<sub>2</sub></sub> de l'eau pour différentes températures chez Salvelinus fontinalis (d'après Winberg, 1960).

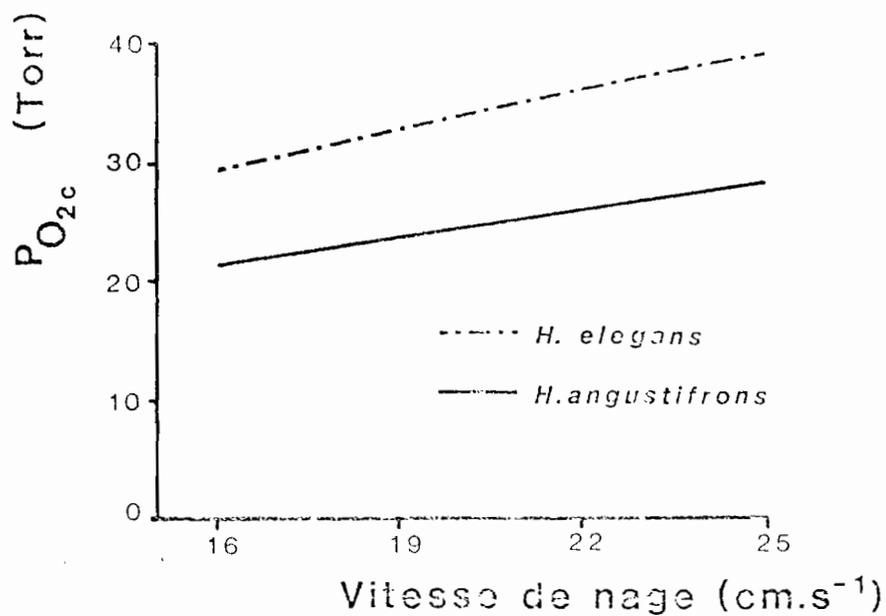


Fig. 10- Evolution de la pression partielle en oxygène critique en fonction de la vitesse de nage, chez *Haplochromis elegans* et *H. angustifrons* (d'après Galis et Smit, 1979).

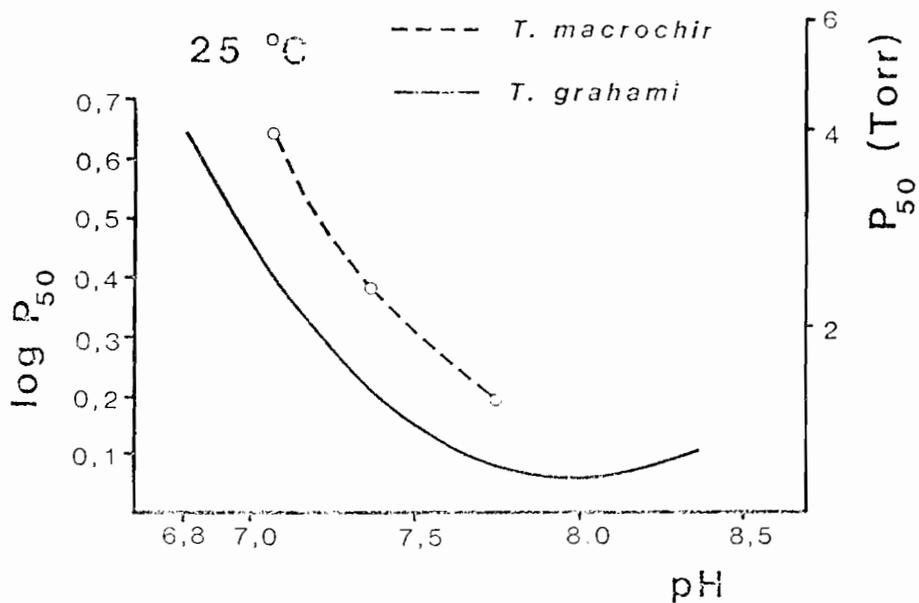


Fig. 11- Influence du pH sur l'affinité pour l'oxygène de l'hémoglobine de deux *Tilapia* : *T. macrochir* (d'après Dusart, 1963), *T. grahami* (d'après Lykkeboe et al. 1975).

ANNEXE II.

PHYSIOLOGIE

DE

L'ALIMENTATION

P L A N  
=====

1. DIGESTION

1.1. Sécrétion acide gastrique.

1.2. Digestion des protéines.

1:2.1. Pepsine.

1.2.2. Trypsine et chymotrypsine.

1.2.3. Autres protéases.

1.3. Digestion des glucides.

1.4. Digestion des lipides.

1.5. Relation entre activité enzymatique et régime alimentaire.

2. RYTHME D'ALIMENTATION ET CONSOMMATION JOURNALIERE.

2.1. Rythme d'alimentation et vitesse de transit stomacal.

2.2. Consommation journalière.

3. DIGESTIBILITE ET CONVERSION DE L'ALIMENT.

## PHYSIOLOGIE DE L'ALIMENTATION

par Yann MOREAU

Plusieurs revues générales concernant les aspects anatomiques et physiologiques de la digestion chez les poissons ont été publiées. Nous citerons notamment celles de Creac'h (1963), Fänge et Grove (1979), Pérès (1981) et Léger (1981) pour les enzymes, Al Hussaini et Kholý (1953) pour l'anatomie fonctionnelle, Kapoor et al. (1975) pour l'anatomie et la physiologie de la digestion. Nous nous limiterons donc ici à une revue des différentes connaissances acquises chez les espèces d'eau douce africaines sur les mécanismes chimiques de la digestion ainsi que sur la consommation et la digestibilité des aliments.

### 1. DIGESTION :

Les aliments sont essentiellement composés de matière organique. Celle-ci est constituée de trois groupes majeurs : les protéines, les glucides et les lipides. Ce sont dans la plupart des cas de grosses molécules qui ne peuvent être absorbées telles quelles par l'épithélium digestif. Elles doivent d'abord être scindées en molécules plus petites pouvant être absorbées et entrer dans le métabolisme. Ce sont les processus de digestion qui réalisent cette fragmentation à l'aide des enzymes dans le tractus digestif.

Le morcellement est assuré par l'hydrolyse des liaisons peptidiques pour les protéines, osidiques pour les glucides et esters pour les lipides. L'enzyme agit comme catalyseur spécifique d'une réaction chimique. La mesure la plus importante pour un enzyme est son activité, exprimée en quantité de substrat transformé ou de produit obtenu, par unité de temps. Différents facteurs influencent cette activité comme la nature du substrat, la température ou le pH de la solution. La plupart des enzymes maintiennent leur plus grande activité dans un intervalle de pH restreint, appelé le pH optimal de l'enzyme (fig. 1). Le pH optimal pour un enzyme donné n'est pas nécessairement identique pour tous les substrats sur lequel il agit. L'action des enzymes peut aussi être favorisée par un traitement mécanique ou acide de l'aliment.

### 1.1. Secrétion acide gastrique

Absente chez les poissons sans estomac, une sécrétion acide a pu être mise en évidence chez la plupart des poissons munis d'un estomac (Fänge et Grove, 1979). Elle serait en relation avec l'absorption de nourriture. C'est ainsi que chez Sarotherodon niloticus le pH stomacal est neutre quand l'estomac est vide et la sécrétion acide débute avec les premières prises de nourriture (Moriarty 1973). Le pH minimal de l'estomac (1.5) est atteint quelques heures après le début de l'ingestion. Le même phénomène a été mis en évidence chez Tilapia rendalli (Caulton 1976).

Moriarty (1973) montre toutefois qu'un stress (manipulation du poisson par exemple) peut bloquer la sécrétion d'acide gastrique. Fish (1960) avait retenu cette hypothèse pour expliquer les variations de pH stomacal qu'il observait chez Sarotherodon mossambicus. Les valeurs minimales du pH stomacal observées chez certaines espèces africaines sont indiquées dans le tableau 1.

Fish (1960) recherchant une enzyme activant la lyse de la paroi cellulaire des algues bleues, riches en pectine, a observé une activation par le jus gastrique de la réaction transformant la pectine en acide pectique. N'ayant pu attribuer cette activation à une enzyme spécifique, il émettait l'hypothèse d'une influence de l'activité stomacale. Ce rôle prépondérant du faible pH stomacal dans la lyse de la paroi cellulaire des algues et des macrophytes a été mis en évidence par la suite par Moriarty (1973) et Caulton (1976).

### 1.2. Digestion des protéines

Plusieurs enzymes participent à la digestion des protéines (Fig. 2)

- la pepsine, la trypsine et la chymotrypsine. Ce sont des endopeptidases hydrolysant les liaisons peptidiques spécifiques à l'intérieur des molécules protéiques. Elles coupent les chaînes protéiques en molécules plus petites, les peptides.

- les carboxypeptidases, les aminopeptidases et les dipeptidases qui sont des exopeptidases hydrolysant les liaisons peptidiques terminales et libérant les acides aminés.

Tab. 1.. Valeurs minimales des pH stomacaux chez les poissons  
d'eau douce africains.

<u>Espèces</u>	<u>pH</u>	<u>Auteurs</u>
Tilapia nilotica	1,5	Moriarty D. (1973)
Tilapia rendalli	1,5	Caulton (1976)
Tilapia guineensis	< 2,0	Payne (1978)
Sarotherodon melanothron	2,0	"
Sarotherodon mossambicus	2,0	Fish (1960)
	1,5	Bowen (1981)

\*+\*+\*+\*+\*+\*+\*+\*+\*+\*+\*+\*+\*+\*+\*+\*

### 1.2.1. Pepsine

C'est une protéase active en milieu acide; selon Buchs (1954 in Creac'h 1963), une activité pepsique se manifeste pour les pH  $\leq$  2,5.

La pepsine est sécrétée par les cellules stomacales sous forme d'un pepsinogène inactif. La conversion du pepsinogène en pepsine active est activée par la pepsine elle-même dans un environnement acide (Weil 1979).

Al Hussaini et Kholv (1953) ont mis en évidence l'existence d'une protéase chez Sarotherodon niloticus et Clarias lazera. Plus active chez Tilapia que chez Clarias, elle est répartie tout le long du tube digestif, avec une concentration maximale dans l'estomac. Une protéine active existe également dans l'estomac de Sarotherodon mossambicus. Moitra et Das (1967) et Fish (1960) indiquent un pH optimal de 2,0 pour la protéase acide responsable de la plus forte activité protéolytique stomacale. Pour la même espèce, Nagase (1964) donne un pH optimal de 2,8 pour la protéase de l'estomac.

Cockson et Bourne (1972) ont montré l'existence d'une activité protéasique avec un pH optimal de 4,0 dans l'estomac de Clarias mossambicus, qu'ils attribuent à une pepsine. Par contre, ces auteurs n'ont pas observé d'activité protéasique dans l'estomac de Sarotherodon shiranus chilwae, mais une activité "pepsique" (pH optimum 4 à 5) dans l'intestion antérieure. Pour ces derniers enzymes, dont le pH optimal n'est pas inférieur ou égal à 2,5, Creac'h (1963) parle de cathepsine. Il n'y aurait pas d'activité pepsique dans le jus gastrique de Sarotherodon niloticus (Moriarty 1973), mais il existerait un pepsinogène dans la paroi stomacale (pH opt : 2,1).

### 1.2.2. Trypsine et chymotrypsine

Ce sont des protéines actives en milieu alcalin. Chez les vertébrés supérieurs, ces enzymes sont sécrétées par le pancréas sous forme de zymogènes inactifs. Le trypsinogène est activé en trypsine par autocatalyse ou par une protéase produite par la muqueuse intestinale, l'entérokinase. La trypsine active le chymotrypsinogène en le transformant en chymotrypsine (Weil 1979). La localisation exacte de la source de trypsine chez les poissons reste incertaine, en raison de la difficulté d'isoler le pancréas chez certaines espèces.

Une activité protéasique a été observée dans l'intestin de Sarotherodon mossambicus (Fish 1960; Moitra et Das 1967). Cette protéase a un pH optimal de 8,0 à 8,2 (Nagase 1964), alors qu'une protéase avec un

pH optimal de 10,0 a été observée dans les extraits de l'intestin de Sarotherodon shiranus chilwae, (Cockson et Bourne 1972).

Une activité trypsique et chymotrypsique est aussi signalée dans l'intestion de Sarotherodon niloticus (Moriarty 1973). La trypsine est présente dans le jus intestinal alors qu'elle est absente de la muqueuse intestinale. D'autre part, les extraits de pancréas et d'hépto-pancréas sont activés par l'enterokinase du duodenum ou une entérokinase mammalienne. (Keddis 1956).

Un trypsinogène et un chymotrypsinogène peu actifs ont été mis en évidence dans le pancréas de Protopterus aethiopicus (Reeck et al 1970) ainsi qu'un inhibiteur de la trypsine. L'autoactivation du trypsinogène isolé est favorisée par le Ca Cl<sub>2</sub> et inhibé par l'urée (Reeck et Neurath 1972).

Chez Barbus paludinosus dépourvu d'estomac, Cockson et Bourne (1973) ont observé deux protéases dans la partie postérieure du tube digestif. La première a un pH optimal de 6,0 similaire à celui de l'enzyme rencontré dans la partie antérieure du tube digestif. La seconde a un pH optimal compris entre 7,0 et 8,0. Ces auteurs soulignent que s'il est courant d'appeler "trypsine" un enzyme protéolytique avec un pH optimal compris entre 7,0 et 8,0, il faut se rappeler que d'autres enzymes, comme les di- et tripeptidases, largement répandues dans le règne animal, ont un pH optimal de cet ordre.

### 1.2.3. Autres protéases

Chez Sarotherodon niloticus, une dipeptidase a pu être mise en évidence dans les extraits de muqueuse intestinale (Keddis 1956) alors que la carboxypeptidase serait absente de l'intestion (Moriarty 1973). Des peptidases ont pu être signalées dans l'estomac et l'intestin de Sarotherodon mossambicus (Moitra et Das 1967) et de Sarotherodon shiranus chilwae (Cockson et Bourne 1972), mais il n'existe qu'une faible activité peptidase chez Clarias mossambicus, (Cockson et Bourne 1972).

### 1.3. Digestion des glucides

Seuls les oses passent facilement au travers des membranes cellulaires des organismes vivants. Les glucides les plus courants dans les aliments sont des diholosides et des polyholosides qui doivent être hydrolysés (Fig. 3).

Parmi les polyholosides on retient surtout l'amidon, le glycogène et la cellulose. L'amidon et le glycogène sont hydrolysés par les amylases en un diholoside, le maltose. Sous l'action de la maltase, le maltose est coupé en glucose. L'hydrolyse de la cellulose est assurée par la cellulase. L'activité cellulasique du fluide digestif est généralement attribuée à des microorganismes présents dans l'intestin (Weil 1979; Schmidt Nielsen 1979). D'autres polyholosides peuvent être présents dans les aliments des poissons, comme la chitine des arthropodes ou la laminarine des algues.

La carbohydrase la plus souvent signalée chez les poissons est l'amylase. Al Hussaini et Kholly (1953) notent la présence d'une amylase chez Sarotherodon niloticus et chez Clarias lazera. L'activité amylolytique est plus forte chez Sarotherodon que chez Clarias et elle augmente en allant vers l'anus. L'amylase a été mise en évidence sur l'ensemble du tube digestif et même la cavité buccale chez Sarotherodon mossambicus (Fish 1960; Nagase 1964; Moitra et Das 1967) et, chez Clarias mossambicus et Sarotherodon shiranus chilwae (Cockson et Bourne 1972). Chez Sarotherodon shiranus chilwae, l'activité est deux fois plus forte au niveau de l'intestin qu'au niveau de l'estomac. Le pH optimal est 8,0 pour l'enzyme provenant du jus gastrique, alors que pour l'intestin l'activité semble beaucoup plus stable par rapport au pH, et le maximum s'étale entre 7 et 11. Chez un poisson sans estomac (Barbus paludinosus) Cockson et Bourne (1973) ont mis en évidence une amylase avec un pH optimal alcalin (8,0 à 9,0). Pour ces auteurs, cette activité amylolytique est probablement due à une amylase. Les valeurs des pH optimaux de l'amylase pour les autres espèces sont mentionnées dans le tableau 2.

Keddis (1956) a recherché plus précisément l'origine de l'amylase chez Sarotherodon niloticus. Il existe une très forte activité dans le jus intestinal et l'extrait pancréatique, alors que pour la muqueuse intestinale, l'activité amylolytique est très réduite. Moriarty (1973) ne trouve pas d'activité amylolytique dans le jus gastrique de Sarotherodon niloticus ajusté à pH 7,0, mais l'amylase est présente dans le jus intestinal et l'extrait de pancréas. Yamana (1973) recherche plus finement la localisation de l'amylase chez Sarotherodon mossambicus et trouve une activité limitée au tissu pancréatique, à la surface luminale et au lumen de l'intestin.

Tab. 2. - pH optimal de l'activité amylolytique chez différentes espèces de téléostéens d'eau douce africains.

<u>Espèces</u>	<u>pH</u>	<u>Auteurs</u>
<u>Clarias mossambicus</u>	10,0	Cockson et Bourne (1972)
<u>Sarotherodon shiranus</u> <u>chilwae</u>		
- estomac	8,0	
- intestin	7 - 11	
<u>Sarotherodon niloticus</u>	6,2	Keddis (1956)
	7,0 à 8,0	Moriarty D (1973)
<u>Sarotherodon mossambicus</u>	6,0	Fish (1960)
	6,7	Negase (1964)
<u>Barbus paludinosus</u>	8,0 à 9,0	Cockson et Bourne (1973)

=====

D'autres carbohydrases ont été recherchées chez les poissons. La maltase a été observée chez Sarotherodon niloticus (Keddis 1956) et l'invertase hydrolysant la saccharose chez Sarotherodon mossambicus (Moitra et Das 1967). Bien que rencontrée chez d'autres poissons (Stickney et Shumway 1974; Niederholzer et Hofer 1979), la cellulase n'a pu être mise en évidence dans le jus intestinal de Sarotherodon niloticus (Moriarty 1973) ou de Sarotherodon mossambicus (Fish 1960). Le traitement du poisson à la streptomycine entraîne une perte de l'activité cellulasique (Stickney et Shumway 1974). Cette activité semble donc liée à la présence de microorganismes.

Chez Tilapia macrochir et d'autres poissons africains, une laminarinase d'origine non bactérienne secrétée par la muqueuse intestinale a été mise en évidence (Piavaux et Dandrifosse 1972; Piavaux 1977). Piavaux (1972) indique comme zone optimale pour cet enzyme les pH compris entre 4,9 et 5,3 avec un maximum à 5,1.

Micha et al. (1973) ont recherché chez différents poissons la présence de chitinase. L'enzyme a été rencontrée chez Tilapia macrochir, alors qu'elle est absente chez Polypterus ornatipinnis.

#### 1.4. Digestion des lipides

L'absorption des lipides dépend non seulement de la présence d'enzymes lipolytiques, mais aussi de leur degré d'émulsification dans l'intestin. Les agents émulsionnants naturels sont les sels biliaires. Ils agissent aussi au niveau de la digestion en favorisant l'action de la lipase pancréatique. Cette lipase hydrolyse les liaisons esters des glycérides séparant le glycérol des acides gras (fig. 4). Les autres composés lipidiques sont hydrolysés par des enzymes spécifiques. L'émulsion seule des lipides peut permettre leur absorption (Weil 1979; Schmidt Nielsen 1979).

Les résultats obtenus chez les poissons africains sont assez contradictoires. Chez Sarotherodon niloticus, par exemple, Al Hussaini et Kholly (1953) ont mis en évidence une lipase qui serait présente dans tout le tube digestif. Ces résultats n'ont pas été confirmés par Keddis (1956) qui n'a pas observé d'activité lipolytique dans le tube digestif, mais seulement une estérase agissant sur l'acétate d'éthyle dans l'hépto-pancréas. Moriarty (1973) n'a rencontré aucune activité lipase ou estérase dans le fluide intestinal ou le tissu pancréatique.

De même, chez Sarotherodon mossambicus, Moitra et Das (1967) notant l'existence d'une lipase avec une activité plus forte dans l'intestin, alors que Nagase (1964) trouve une activité lipasique plus forte dans l'estomac et allant en diminuant vers l'anus, avec un pH optimal de 7,15.

### 1.5. Relation entre activité enzymatique et régime alimentaire

Chez les poissons carnivores, les enzymes protéolytiques sont en général plus abondants que les enzymes amylolytiques. On observe l'inverse chez les poissons herbivores, la différence étant plus nette encore (Creac'h 1963; Hofer et Schiemer 1981).

Fish (1960) qui a comparé les activités enzymatiques de Sarotherodon mossambicus (principalement herbivore) et de la perche Perca fluviatilis (carnivore), ne trouve pas de différence sensible de l'activité des protéases si ce n'est la présence d'une activité tryptique élevée dans l'intestion postérieur de la perche. La différence est plus sensible pour l'amylase présente seulement en faible quantité chez la perche. Cockson et Bourne (1972) ont trouvé une activité amylolytique plus importante chez Sarotherodon shiranus chilwae (herbivore) que chez Clarias mossambicus (omnivore avec une prédominance piscivore) alors que la différence entre protéase est moins marquée.

Micha et al. (1973) n'ont pas trouvé de corrélation stricte entre la présence et l'activité de la chitinase et le régime alimentaire du poisson, alors que c'est le cas pour les vertébrés supérieurs.

## 2. RYTHME D'ALIMENTATION ET CONSOMMATION JOURNALIERE

### 2.1. Rythme d'alimentation et vitesse de transit de l'aliment

L'étude de la consommation des poissons nécessite la connaissance du rythme de nutrition et de la vitesse de transit de l'aliment dans le tube digestif (Kapoor et al. 1975). Le rythme de nutrition peut être diurne ou nocturne, comme le montrent les exemples de la figure 5 qui comparent les courbes de réplétion des estomacs en fonction de l'heure de la journée chez cinq espèces africaines. Caulton (1976) a également observé que T. rendalli se nourrit de macrophytes durant le jour. Le rythme de nutrition ne semble pas lié au régime alimentaire du poisson. Par contre, les maximums de réplétion chez S. galilaeus et A. baremoze sont en relation avec la température de l'eau (Lauzanne 1977). Cette relation est positive pour S. galilaeus et négative pour A. baremoze.

La vitesse de transit de l'aliment dans le tube digestif peut être estimée par différents paramètres, comme la vitesse de transit stomacal  $V_{ts}$ , quantité de substance passant de l'estomac vers l'intestion par unité de temps, ou le temps de passage dans l'intestin, égal au temps séparant l'ingestion et l'arrivée à l'anus de l'aliment. Plusieurs méthodes permettent de déterminer ces paramètres (Windell 1978). La vitesse de transit stomacal a été estimée par deux méthodes chez les poissons africains. Moriarty C. et Moriarty D (1973) estiment la vitesse de transit stomacal à partir des courbes de réplétions journalières de l'estomac et de l'intestin chez S. niloticus et H. nigripinnis. Ils observent que la vitesse de réplétion de l'intestion pendant la prise de nourriture est supérieure à la vitesse d'évacuation de l'estomac après l'alimentation. Quand le poisson se nourrit, l'aliment nouvellement ingéré transite plus rapidement dans l'estomac et n'est donc que partiellement altéré par celui-ci (Moriarty 1973).

Chez S. galilaeus, la vitesse de transit stomacal a été calculée à partir de lots de poissons pêchés à différents moments de la journée et placés dans des bacs sans nourriture (Lauzanne 1977). L'auteur n'observe pas de relation entre l'état de réplétion initial de l'estomac et la vitesse de transit stomacal. Il compare la valeur de cette dernière à la phase descendante de la courbe de réplétion (Fig. 5). Il en déduit que S. galilaeus continue de s'alimenter après que l'estomac ait atteint son état de réplétion maximal. Ce raisonnement a été appliqué aux courbes de réplétions de B. batensoda. Pour Im Bun Hort (1977), l'applatissage de la courbe en 1974 (fig. 5) correspond à un allongement de la phase de nutrition par rapport à 1972. Ce phénomène serait associé à un changement de régime alimentaire : zooplanctonophage en 1972, l'espèce devient détritophage en 1974 avec la baisse des eaux du lac Tchad.

Le tableau 3 rassemble les vitesses de transit stomacal et les temps de passage dans l'intestin calculés chez différentes espèces africaines. Plusieurs méthodes de mesure du temps de passages ont été utilisées. Les unes conservent le rythme naturel d'alimentation du poisson en utilisant un aliment marqué naturel ou non (Caulton 1976; Buddington 1979). Les autres suivent l'évolution du bol alimentaire après un jeûne forcé du poisson (Payne 1978; Ross et Jauncey 1981).

Quelques auteurs ont étudié la relation entre la vitesse de transit stomacal et la température. Celle-ci est négative chez l'hybride S. niloticus X S. aureus (Ross et Jauncey 1981) et chez A. baremoze (Lauzanne 1977), alors qu'elle

Tabl. 3 : Temps de passage  $T_p$  et vitesses de transit stomacal  $V_{ts}$  de quelques poissons d'eau douce africains. La colonne 6 indique la durée du jeûne forcé s'il a lieu lors de l'expérience. Les valeurs de  $V_{ts}$  (exprimées en  $\%$ ,  $h^{-1}$ ) soulignées, sont recalculées.

Espèce	$T_p$	$V_{ts}$	Masse de poissons	$T^\circ$	Jeûne	Alimentation	Milieu	Auteurs
<u>Sarotherodon niloticus</u>	12 h	6.3 à 250 mg. $h^{-1}$ (0.056 à 0.122% $h^{-1}$ )	74 à 225 g.			Phytoplancton	Lac George	Moriarty et Moriarty 1973
<u>Sarotherodon niloticus</u> <u>X. S. aureus</u> (Hybryde)	4.9 à 9.7 h	1.1 à 3.1 mg. $h^{-1}$	12 à 48 g	20° à 30°C	48 <sup>h</sup>	Artificielle	Laboratoire	Ross et Jauncey
<u>Sarotherodon galilaeus</u>		0.061 à 0.254% $h^{-1}$	200 à 700 g	19,5 à 30,4°C		Phytoplancton	Lac Tchad	Lauzanne 1977
<u>Tilapia rendalli</u>	5 <sup>h</sup>		70 à 100 g	28°C		Macrophyte	Laboratoire	Caulton 1976
<u>Tilapia zillii</u>	6 <sup>h</sup>		$\bar{m}$ = 60. 2g	24°C		Macrophyte	Laboratoire	Buddington 1979
<u>Haplochromis nigripinnis</u>	10 <sup>h</sup>	3.67 à 4.2 mg $h^{-1}$ (0.075 à 0.155% $h^{-1}$ )	2.9 à 5.6 g			Phytoplancton	Lac George	Moriarty et Moriarty 1973
<u>Barbus libe-riensis</u>	2.4 <sup>h</sup>				0 h à 24 h	Macrophyte	Laboratoire	Payne 1975
<u>Alestes baremoze</u>	4 à 6 h	0.069 à 0.132% $h^{-1}$	50 - 140 g	19.6° à 30.6°C		Zooplancton	Lac Tchad	Lauzanne 1977
<u>Prachysynodontis batensoda</u>		0.071% $h^{-1}$ 0.022 à 0.101% $h^{-1}$	$\bar{m}$ = 70 g $\bar{m}$ = 71 à 75 g	26°5C 17.5 à 310C		Zooplancton) Detritus (	Lac Tchad	Im 1977

est positive chez S. galilaeus (Lauzanne 1977).

## 2.2. Consommation journalière

Chez S. galilaeus et A. baremoze, Lauzanne (1977) a calculé la ration journalière égale au rapport entre le poids de nourriture consommé par jour sur le poids du poisson. Pour S. galilaeus, la ration journalière est fonction de la température et présente des variations saisonnières;  $\log R_j = 3.334 \log T - 9.609$  avec  $R_j$ , la ration journalière en  $\%.j^{-1}$ , et T la température en °C. Chez A. baremoze, la relation entre  $R_j$  et T est inverse (fig. 6).

Chez S. niloticus et H. nigripinnis, Moriarty C. et Moriarty D (1973) ont mis en évidence une relation linéaire entre la consommation journalière et la masse du poisson. Cette relation est décrite par les équations :

$$\begin{array}{ll} \underline{S. niloticus} & C_j = 271 + 13.3 B \\ \underline{H. nigripinnis} & C_j = -29.6 + 21.9 B \end{array}$$

où  $C_j$  est la masse sèche de phytoplancton ingérée par jour, et B la masse fraîche du poisson.

Caulton (1978) a étudié au laboratoire la consommation de Ceratophyllum demersum par Tilapia rendalli nourri ad-libitum pendant 12 h, ce qui correspond à la durée de la phase active de nutrition de l'espèce. Pour toutes les températures expérimentales, il a obtenu une relation linéaire entre le poids d'aliment ingéré et le poids du poisson et en déduit une courbe de consommation en fonction de la température (fig. 7). La consommation croît jusqu'à 30°C. Entre 30 et 34°C, la température ne semble plus avoir beaucoup d'influence sur la consommation et au-delà de 34°C, elle diminue rapidement, les poissons acclimatés à 38°C se nourrissant rarement.

## 3. ABSORPTION ET CONVERSION DE LA NOURRITURE

L'aliment ingéré est en partie absorbé par l'épithélium digestif et utilisé par l'organisme. Le bilan énergétique est défini par l'équation :

$$C = F + U + \Delta B + R$$

où C est l'énergie contenue dans la nourriture consommée, F la valeur énergétique des faeces, U la valeur énergétique des produits de l'excrétion dans les urines, par les branchies et par la peau  $\Delta B$  la variation de la valeur énergétique du corps

du poisson (croissance, reproduction) et R l'énergie consommée par le métabolisme. Les termes de cette équation sont exprimés en unités d'énergie, calories ou joules. Le pourcentage d'aliment digéré et absorbé par le tube digestif est égal à la digestibilité D, définie également par l'équation (Kapoor et al. 1975) :

$$D = (C - F)/C \times 100.$$

Elle peut être calculée pour un composant (e.g. protéines, lipides, etc...), un élément (e.g. carbone, azote, etc..) ou l'équivalent calorique de l'aliment.

Utilisant des algues marquées au  $^{14}\text{C}$ , Moriarty D et Moriarty C (1973) ont mesuré la digestibilité du carbone chez S. niloticus et H. nigripinnis (tabl. 4). Celle-ci est fonction de l'aliment chez S. niloticus. Elle est minimale (49%) avec Chlorella, une algue verte, et maximale (79%) avec Nitzschia, une diatomée. La digestibilité est également fonction de l'heure de la prise de l'aliment. En effet, chez un poisson nourri avec un aliment marqué Mycrocystis en début et en fin de la période de nutrition, le pourcentage est égal à 43% pour la première ingestion et à 68% pour la seconde. Moriarty D et Moriarty C attribuent cette variation au fait que le pH stomacal n'est pas assez bas, lors de la première ingestion, pour altérer correctement l'aliment et permettre sa digestion. Il y a en effet une augmentation sensible de la digestion de l'algue bleue Microcystis par les carbohydrases intestinales de S. niloticus, après un traitement à un pH de 1.4 (Moriarty 1973) (fig. 8).

Ces résultats ont permis de démontrer qu'il était possible pour S. niloticus et H. nigripinnis de s'alimenter avec des algues bleues, alors que ce n'est pas le cas pour S. esculenteus (Fish 1951) sur S. shiranus chilwae (Kirk 1970 in Furse et al. 1979). Le rôle essentiel de l'acidité stomacale sur la digestibilité de l'aliment est souligné également par Bowen (1981) pour S. mossambicus. La digestibilité de l'aliment peut aussi être améliorée par le traitement mécanique chez des poissons se nourrissant de macrophytes, tel que Tilapia zillii (Buddington 1979) et T. rendalli (Caulton 1976).

La digestibilité des différents composants de l'aliment (tabl. 5) a été évaluée chez S. mossambicus (Bowen 1979) et T. zillii (Buddington 1979). Les mesures ont été réalisées en utilisant comme témoin un composant de l'aliment peu ou pas digéré : la cellulose pour T. zillii ou le contenu en cendres pour S. mossambicus.

Tabl. 4 - Coefficient de digestion moyens D du carbone d'algues ingérées en fin de phase de nutrition chez Sarotherodon niloticus et Haplochromis nigripinnis (d'après Moriarty D. et Moriarty C 1973). Les nombres entre parenthèses correspondent aux nombres d'observations.

Algues	Coefficient de digestion		%
	chez <u>S. niloticus</u>	chez <u>H. nigripinnis</u>	
<u>Microcystis</u>	70 (6)	71 (7)	
<u>Anabaena</u>	75 (4)	-	
<u>Nitzschia</u>	79 (2)	-	
<u>Cholorella</u>	49 (3)	-	

Tabl. 5 - Coefficient de digestion de différents composants de l'aliment chez deux poissons d'eau douce africains (en %).  
a) Sarotherodon mossambicus (d'après Bowen 1979). Les aliments sont des détritus provenant de deux étages du lac Sibaya; en terrasse (0.5 m de profondeur, sur la rupture de pente (2 m)  
b) Tilapia zillii (d'après Buddington 1979). Les aliments sont des macrophytes : Najas guadalupensis.

Les valeurs représentées sont les moyennes avec les écart-types.

Composants	S. mossambicus $\bar{x}$		T. zillii $\bar{x}$ ( )
	Terrasse 0.5 m)	Pente (2 m)	
Matière organique totale	32.3	42.7	-
Matière organique sans cellulose	-	-	55.7 (7.93)
Protéines	48.3	44.3	75.1 (4.32)
Lipides	-	-	75.9 (7.93)
Glucides totaux	32.3	37.5	-
Glucides solubles	41.6	31.4	-
Glucides insolubles ("crude fiber")	29.6	41.8	-
Total	-	-	29.3 (5.61)
Energie	38.8	45.3	45.4 (3.44)

Caulton (1978) a calculé en terme d'énergie la digestibilité de Ceratophyllum demersum par T. rendalli, en fonction de la température. Il a trouvé une augmentation significative des valeurs quand la température passe de 18°C à 22°C, puis 26°C (fig. 7), associée à une augmentation de la consommation journalière. Avec l'élévation de la température, il y a donc à la fois un accroissement de la masse d'aliment ingéré, et amélioration de sa digestibilité. Ce gain est toutefois contrebalancé par une augmentation du coût énergétique de la digestion (Caulton 1978).

A partir de l'équation de bilan énergétique, on définit le coefficient énergétique de croissance de premier ordre  $K_1$ , par l'équation :  $K_1 = \frac{\Delta^B}{C}$   
Calculé en poids frais, ce rapport est appelé le taux de conversion.

Le coefficient énergétique de croissance a été évalué chez trois espèces du lac Tchad (Lauzanne 1977) S. galilaeus, A. baremoze et Lates niloticus, et chez S. mossaambicus (Mironova 1975) (Tabl. 6). Les plus faibles valeurs de rendement apparaissent chez les phytophages, alors que les zooplantophages ont le meilleur rendement. Le taux de conversion est également fonction de la qualité de la nourriture. Chez S. mossaambicus, nourri avec différents aliments, il est maximal lorsque les poissons sont nourris avec des Tubificides (Mironova 1975). Il diminue ensuite quand le pourcentage de phytoplancton augmente dans l'aliment.

Tabl. 6 - Taux de conversion chez trois poissons du lac Tchad: Sarotherodon galilaeus, Alestes baremoze et Lates niloticus (Lauzanne 1977) et chez Sarotherodon mossambicus (Hironova 1975). Pour S. mossambicus plusieurs aliments ont été expérimentés avec des teneurs en phytoplancton (Kirchneria obesa) différentes, le complément étant assuré par des végétaux supérieurs.

Espèces	Taux de conversion %				Intervalle de croissance (âge)	Régime en aliment.
	en poids frais	en poids sec	en matière organique	en calories = K1		
<u>Sarotherodon galilaeus</u>	3.1	5.5	11.5	18.9	2 ans (3 à 5 ans)	Phytoplanctophage
<u>Alestes baremoze</u>	8.8	34.5	39.2	44.8	2 ans (2 à 4 ans)	Zooplanctophage
<u>Lates niloticus</u>	22.4	24.9	26.4	27.3		Ichtyophage
<u>Sarotherodon mossambicus</u>	-	21.56	-	24.34	6 mois (0 à 6 mois)	Tubificide
	-	11.38	-	14.59	6 mois (0 à 6 mois)	98% <u>K. obesa</u>
	-	2.44	-	3.36	6 mois (0 à 6 mois)	10% <u>K. obesa</u>

## Références bibliographiques

- AL HUSSAINI A.H. et KHOLY A.A., 1953 - On the functional morphology of the alimentary tract of some omnivorous teleost fish. Proc. ——— Egypt. Acad. Sci. ———, 9 : 17-39.
- BUCHS S., 1954 - Die Proteolyse im Tiermagen. Z. vergleich. Physiol., 36 : 165-175 (in CREAC'H, 1963).
- BUDDINGTON R.K., 1979 - Digestion of an aquatic macrophyte by Tilapia zillii (Gervais). J. Fish. Biol., 15 : 449-455.
- BOWEN S.H., 1979 - A nutritional constraint in detritivory by fishes : the stunted population of Sarotherodon mossambicus in lake Sibaya, South Africa.  
- Ecol. Monogr., 49 : 17-31.
- BOWEN S.H., 1981 - Digestion and assimilation of periphytic detrital aggregate by Tilapia mossambica. Trans. Amer. Fish. Soc., 110 : 239-245.
- CAULTON M. S., 1976 - The importance of pre-digestive food preparation to Tilapia rendalli Boulenger when feeding on aquatic macrophytes. Trans. Rhod. Scient. Ass., 57 (3) : 22-28.
- CAULTON M.S., 1978 - The importance of habitat temperature for growth in the tropical cichlid Tilapia rendalli Boulenger. J. Fish. Biol., 13 : 99-112.
- COCKSON A. et BOURNE D., 1972 - Enzymes in the digestive tract of two species of euryhaline fish. Comp. Biochem. Physiol., 41 A : 715-718.
- COCKSON A. et BOURNE D., 1973 - Protease and Amylase in the digestive tract of Barbus paludinosus. Hydrobiologia, 43 (3-4) : 357-363.
- CREAC'H P.V., 1963 - Les enzymes protéolytiques des poissons. Ann. Nutr. Aliment.  
————— 17 (1) : A 375 - A 471.

- FÄNGE R. et GROVE D., 1979 - Digestion. In Fish Physiology, vol. 8 (Eds W.S. HOAR, D.J. RANDALL et J.R. BRETT) pp. 161-160. Academic Press, N.Y. et Londres.
- FISH G.R., 1951 - Digestion in Tilapia esculenta - Nature, London, 167 : 900-901.
- FISH G.R., 1960 - The comparative activity of some digestive enzymes in the alimentary canal of Tilapia and perch. Hydrobiologia, 15 : 161-178.
- FURSE M.T., KIRK R.C., MORGAN P.R. et TWEDDLE D., 1979 - Fishes: distribution and biology in relation to changes in Lake Chilwa. Studies of change in a tropical ecosystem. Monographiae biologicae, 35 : 175-208.
- HOFER K. et SCHIEMER F., 1981 - Proteolytic activity in the digestive tract of several species of fish with different feeding habits. Oecologia , 48 : 342-345.
- IM BUN HORT, 1977 - Etude de l'alimentation de quelques espèces de Synodontis (Poissons, Mochocidae) du Tchad. Thèse de spécialité, Toulouse , 150 p.
- KAPOOR B.C., SMIT H. et VERIGHINIA I.A., 1975 - The alimentary canal and digestion in teleosts. Adv. Mar. Biol., 13 : 109-239.
- KEDDIS M.K., 1956 - On the intestinal enzymes of Tilapia nilotica Boul. Proc. Egypt. Acad. Sci., 12 : 21-37.
- KIRK R.G., 1970 - A study of Tilapia (Sarotherodon) shirana chilwae Trewavas in Lake Chilwa, Malawi. Ph. D. Thesis, University of London (unpublished, cited in FURSE et al., 1979).
- LAUZANNE L., 1977 - Aspects qualitatifs et quantitatifs de l'alimentation des poissons du Tchad. Thèse d'Etat, Université de Paris VI et Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris , 284 p.
- LEGER C., 1981 - La Lipase pancréatique. In Nutrition des poissons. Actes du colloque CNERMA, Paris mai 1979 (Ed. M. Fontaine) pp. 69-77. CNRS, Paris.
- MICHA J.C., DANDRIFOSSE G. et JEUNIAUX Ch., 1973 - Distribution et localisation tissulaire de la synthèse des chitinase chez les vertébrés inférieurs. Arch. Int. Physiol. Biochim., 81 : 439-451.

- MIRONOVA N.V., 1975 - The nutritive value of algae as food for Tilapia mossambica.  
J. Ichthyol., 15 (3) : 510-514.
- MOITRA S.K. et DAS K.M., 1967 - Influence of environment on the digestive enzymes  
of a fish, Tilapia mossambica (Peters). Curr. Sci., 36 : 381-382.
- MORIARTY C.M. et MORIARTY D.J.W., 1973 - Quantitative estimation of the daily ingestion  
of phytoplankton by Tilapia nilotica and Haplochromis nigripinnis in  
Lake George, Uganda. J. Zool., 171 : 15-23.
- MORIARTY D.J.W., 1973 - The physiology of digestion of the <sup>blue</sup>green algae in the  
cichlid fish, Tilapia nilotica. J. Zool., 171 : 25-39.
- MORIARTY D.J.W. et MORIARTY C.M.; 1973 - The assimilation of carbon phytoplankton  
by two herbivorous fishes : Tilapia nilotica and Haplochromis nigripinnis.  
J. Zool., 171 : 41-55.
- NAGASE G., 1964 - Contribution to the physiology of digestion in Tilapia mossambica  
Peters : digestive enzymes and the effects of diets on their activity.  
Z. vergleich. Physiol., 49 : 270-284.
- NIEDERHOLZER R. et HOFER R., 1979 - The adaptation of digestive enzymes to temperature,  
season and diet in roach Rutilus rutilus L. and rudd Scardinius erythrophthalmus L..  
Cellulase - J. Fish Biol., 15 : 411-416.
- PAYNE A.I., 1978 - Gut pH and digestive strategies in estuarine grey mullet  
(Mugilidae) and Tilapia (Cichlidae). J. Fish Biol., 13 : 627-629.
- PERES G., 1981 - Les proteases - l'amylase - les enzymes chitinolytiques - Les  
Laminarinases.. in nutrition des Poissons. Actes du colloque CNERMA, Paris, mai 1979  
(Ed. M. FONTAINE) pp. 55-67, CNRS, Paris.
- PIAUAUX A., 1972 - Intestinal laminarinase of a vertebrate: Tilapia macrochir  
Boulenger. Life Sci., 11: 185-190.
- PIAUAUX A., 1977 - Distribution and localization of the digestive laminarinases in  
animals. Biochem. System. Ecol., 5 : 231-239.
- PIAUAUX A. et DANDRIFOSSE G., 1972 - Présence de laminarinases dans l'intestin  
d'un poisson cichlidae "Tilapia macrochir" Boulenger. Arch. intern. Physiol. Biochim.,  
80 : 51-57.
- REECK G.R. et NEURATH H., 1972 - Pancreatic trypsinogen from the African lungfish.  
Biochemistry, 11 (4) : 503-510.
- REECK G.R., WINTER W.P. et NEURATH H., 1970 - Pancreatic enzymes of the african  
lungfish, Protopterus aethiopicus. Biochemistry, 9 (6) : 1398-1402.

- ROSS B. et JAUNCEY K., 1981 - A radiographic estimation of the effect of temperature on gastric emptying time in Sarotherodon niloticus (L.) x S. aureus (Steindachner) hybrids. J. Fish Biol., 19 : 333-344.
- SCHMIDT NIELSEN K., 1979 - Animal Physiology: adaptation and environment. Cambridge University Press, New York.
- STICKNEY R.R. et SHUMWAY S., 1974 - Occurrence of cellulase activity in the stomach of fishes. J. Fish Biol., 6 : 779-790.
- WEIL J.H., 1979 - Biochimie générale. Masson, Paris, New-York, Barcelone et Milan.
- WINDELL J.T., 1978 - Estimating food consumption rates of fish populations. in Methods for assessment of Fish Production in Freshwaters (Ed. T. Bagenal) pp. 227-254. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Londres, Edinburgh et Melbourne.
- YAMANE S., 1973 - Localization of amylase activity in the digestive organs of the Mozambique mouthbrooder, Tilapia mossambica, and Bluegill, Lepomis macrochirus, determined by a substrate film method. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.,  
39 (6) : 595-603.

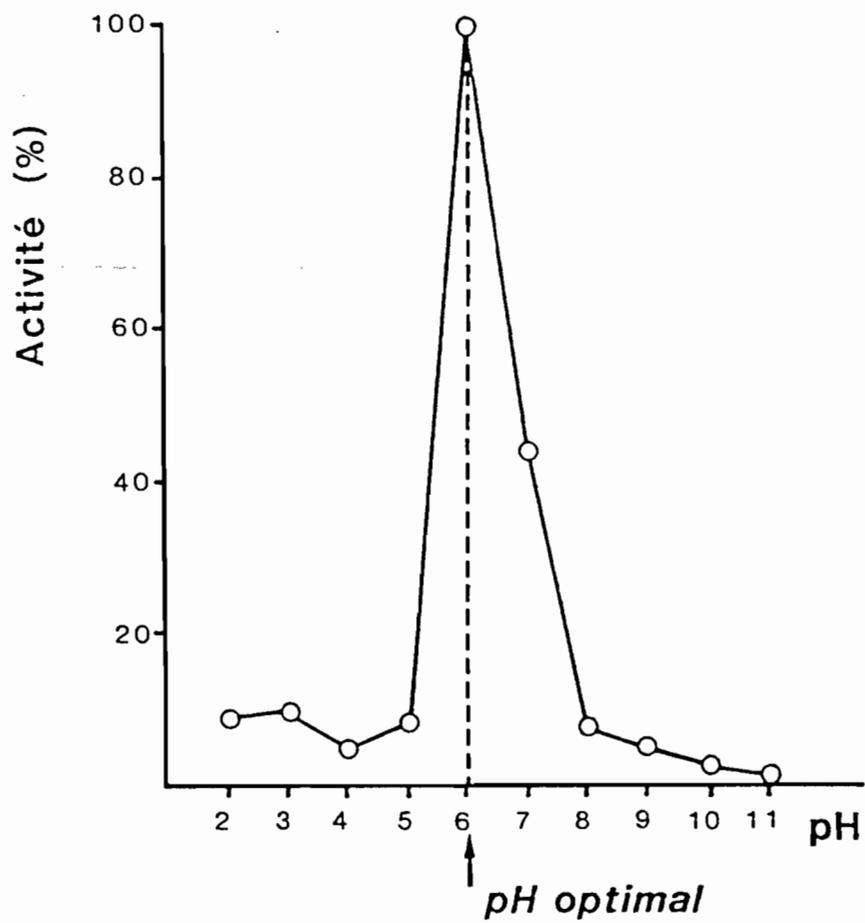


Fig. 1. - Activité d'un enzyme en fonction du pH, exemple:  
Protéase de l'intestin antérieur de Clarias mossambicus.  
(D'après COCKSON et BOURNE 1973).

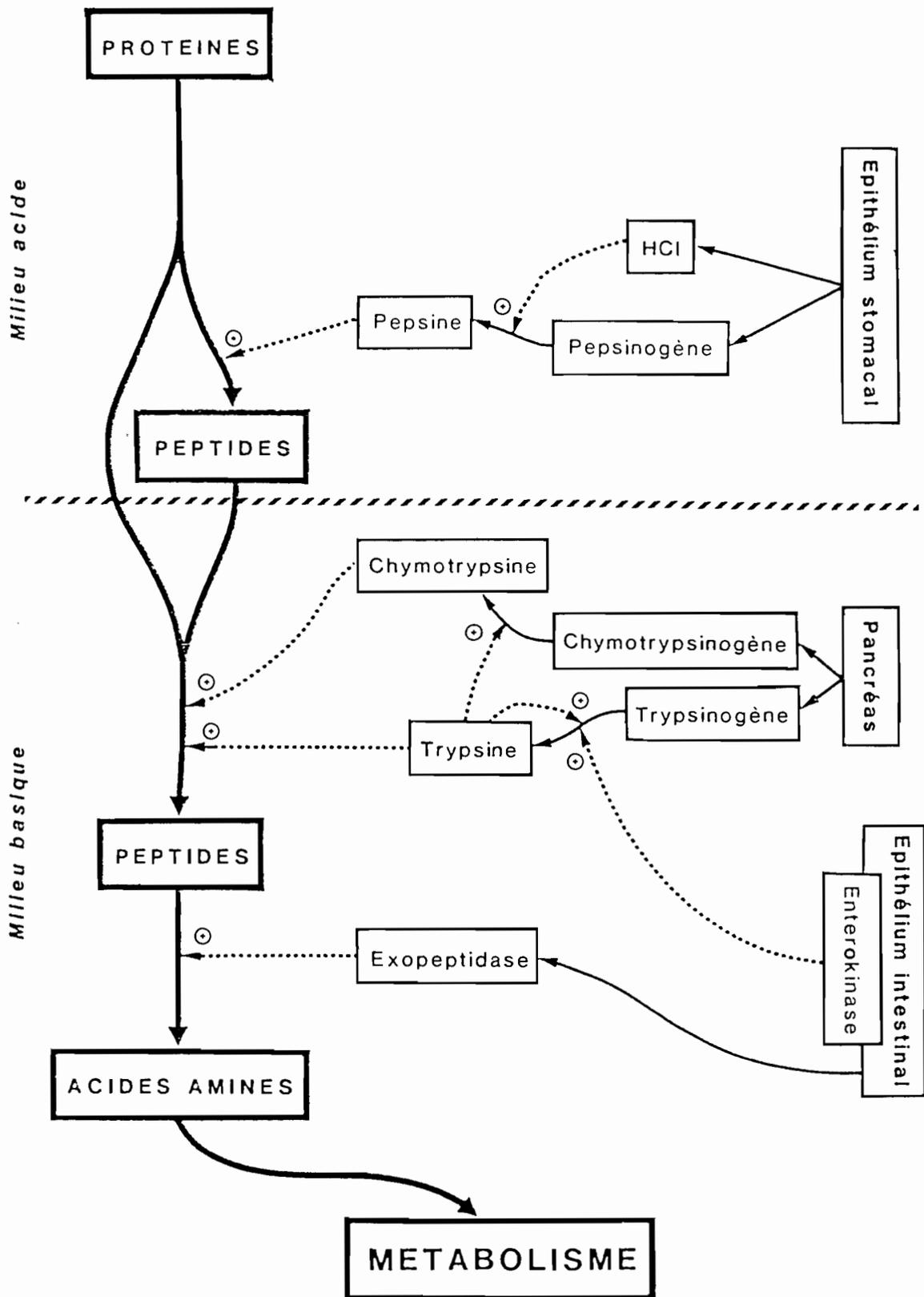


Fig. 2. - Schéma des mécanismes de la digestion des protéines.

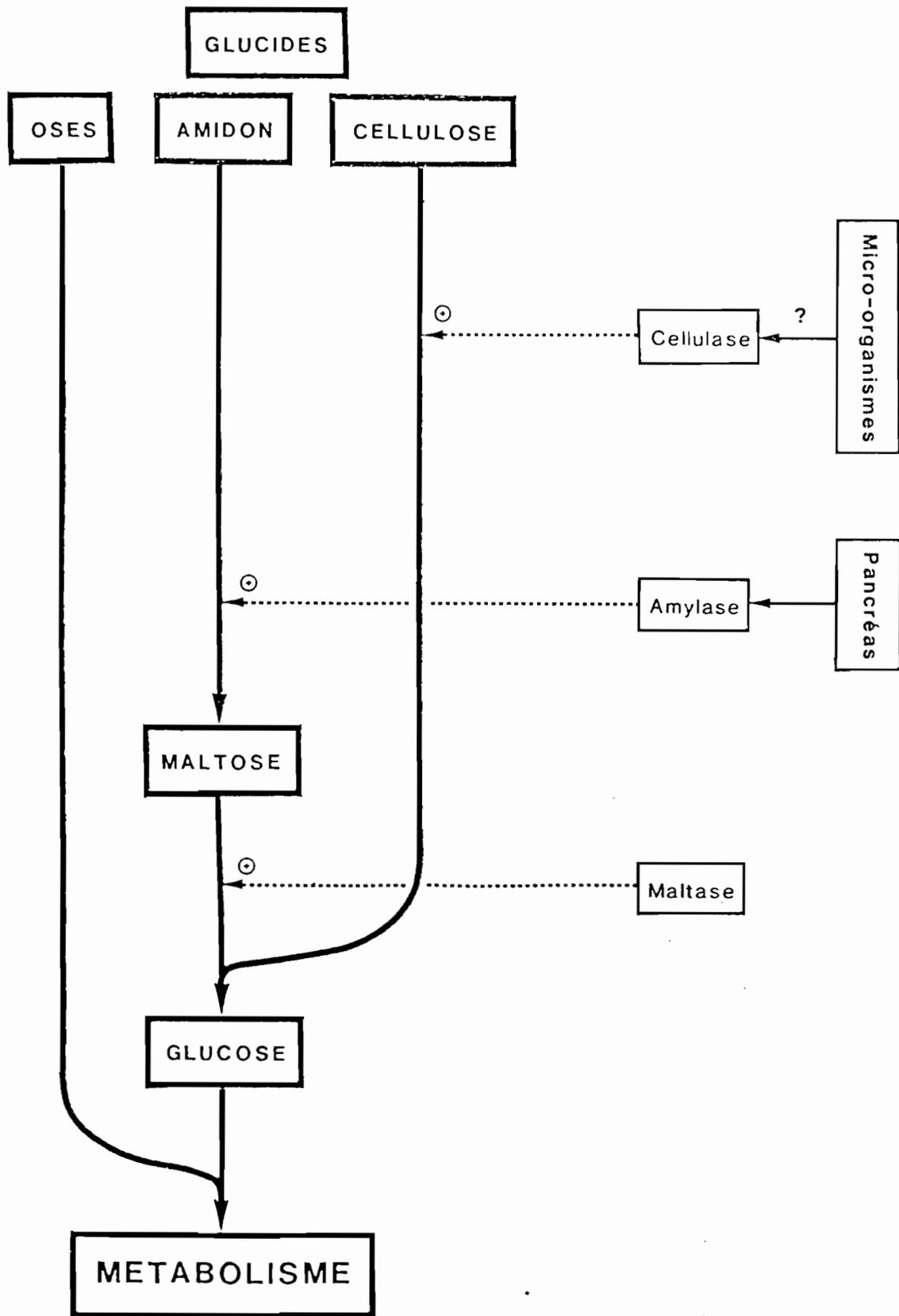


Fig. 3. - Schéma des mécanismes de la digestion de quelques glucides.

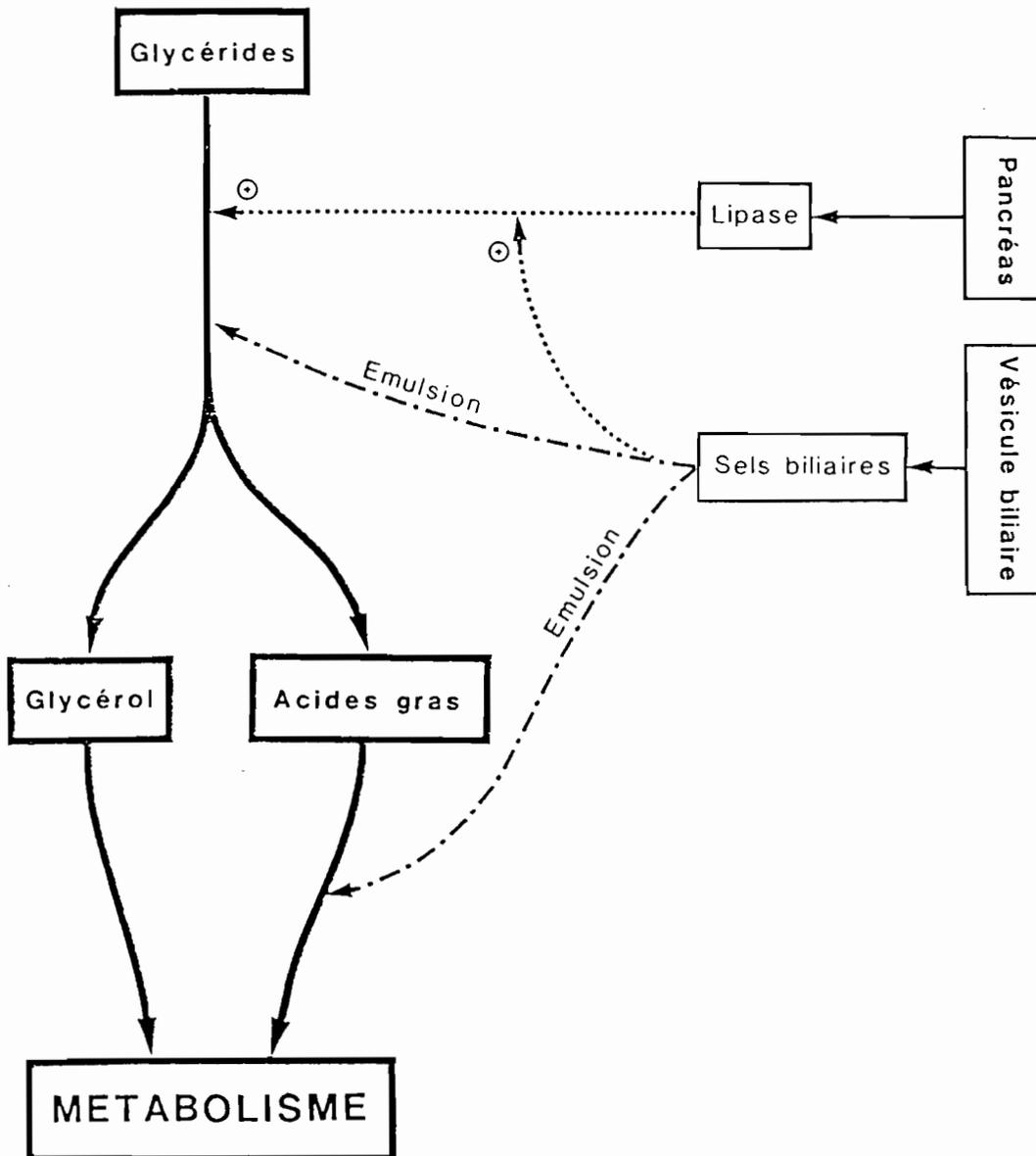


Fig. 4. - Schéma des mécanismes de la digestion des glycérides.

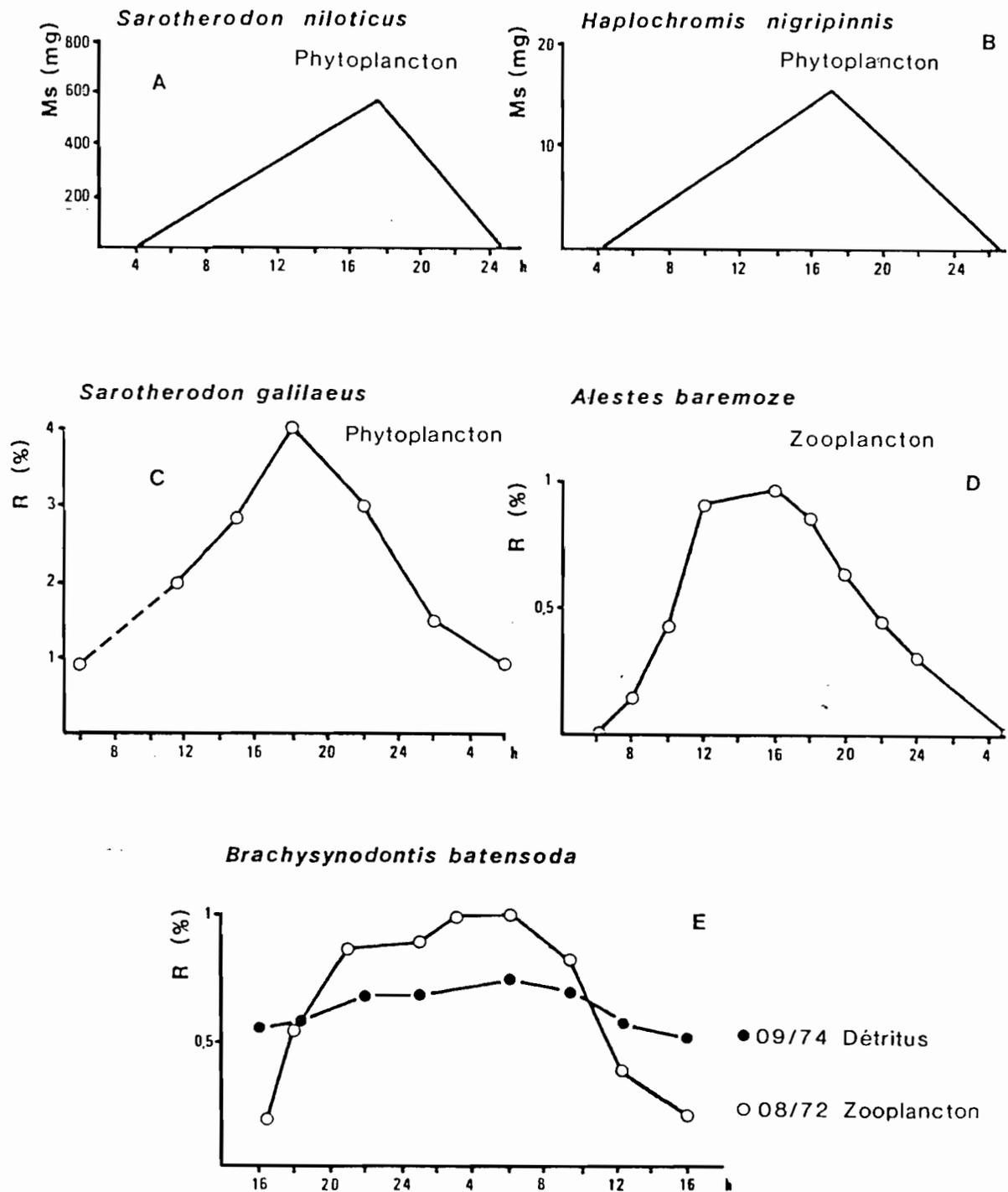


Fig. 5. - Courbe de réplétion des estomacs en fonction de l'heure de la journée chez cinq espèces africaines:

a. *Sarotherodon niloticus*, b. *Haplochromis nigripinnis* (MORIARTY C. et MORIARTY D. 1973); c. *Sarotherodon galilaeus*, d. *Alestes baremoze* (LAUZANNE 1977); e. *Brachysynodontis batensoda* (IM BUN HORT 1977).

La réplétion des deux premières espèces est représentée par la masse sèche du contenu stomacal. Lauzanne et Im Bun Hort utilisent le coefficient de réplétion stomacal R%, égal au rapport masse du contenu stomacal / masse du poisson.

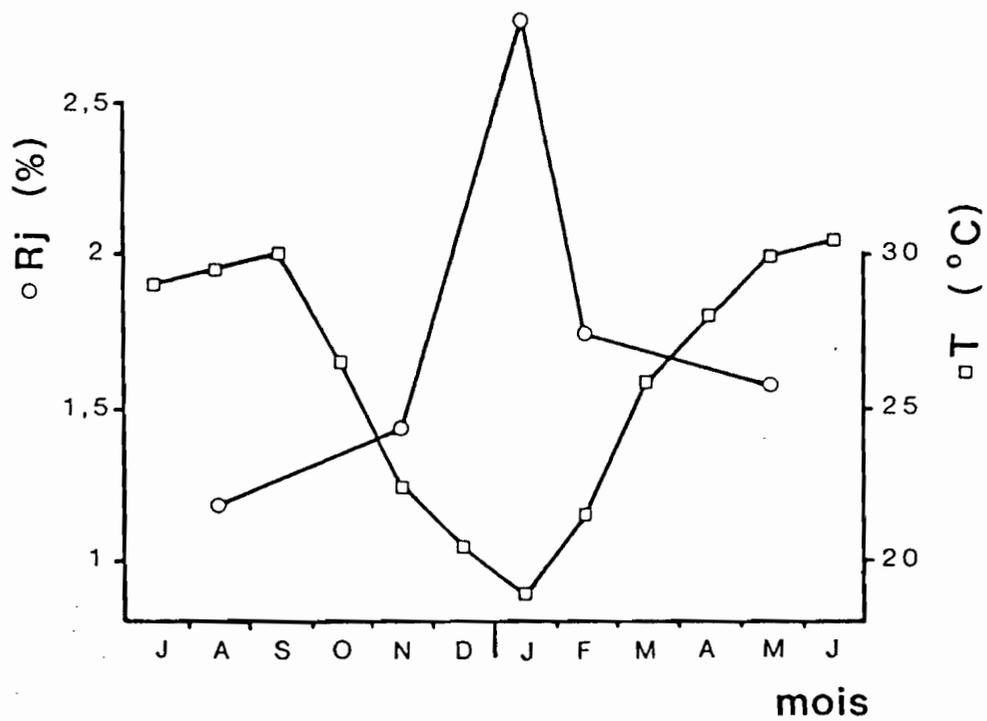


Fig. 6. - Evolution de la ration journalière d'Alestes baremoze (Rj) et de la température de l'eau. (D'après LAUZANNE 1977).

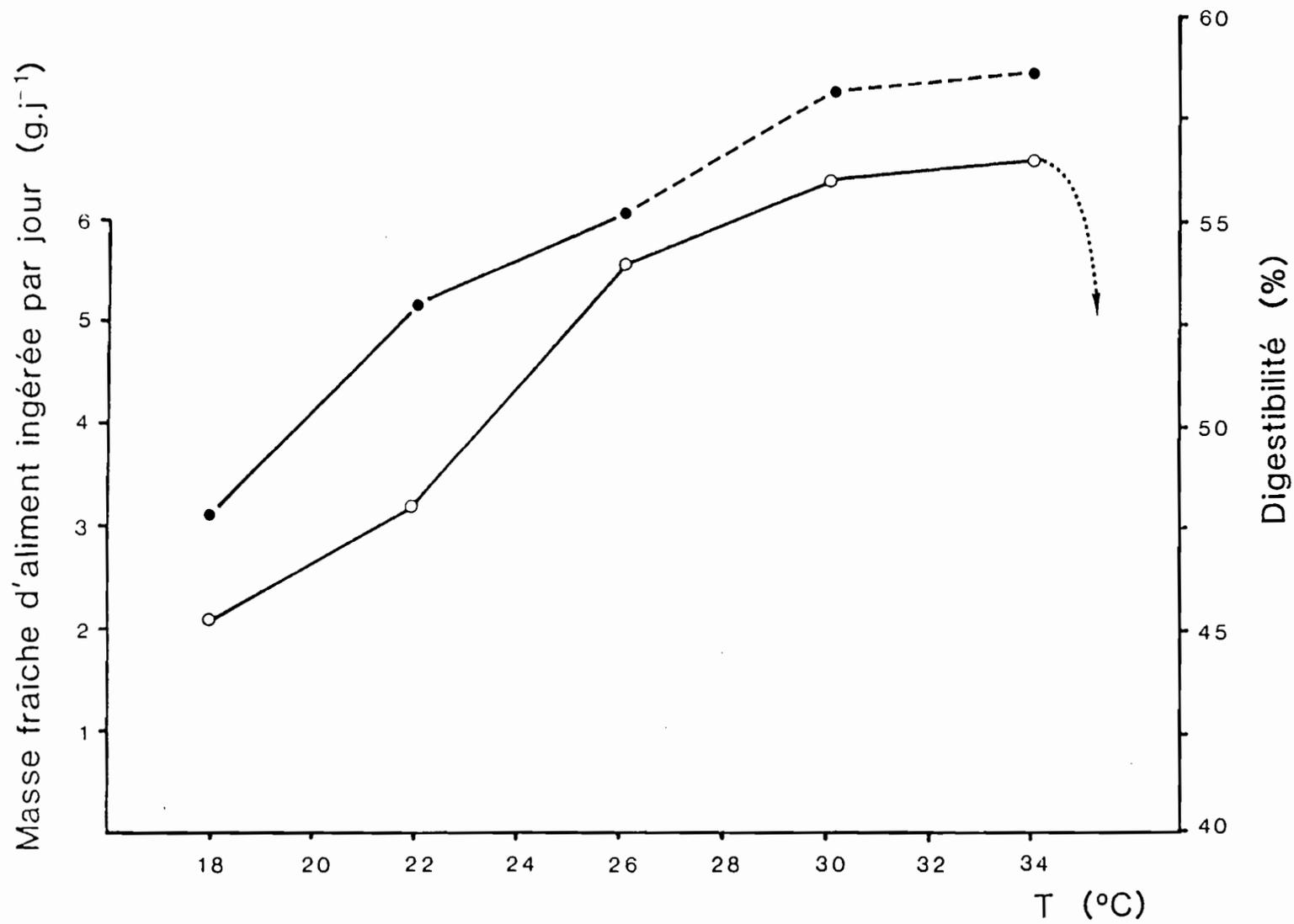


Fig. 7. - Effet de la température sur la consommation journalière et la digestibilité de *Ceratophyllum demersum* chez *Tilapia rendalli* nourri ad libitum - calculées pour un poisson de 50g -. (D'après CAULTON 1978).

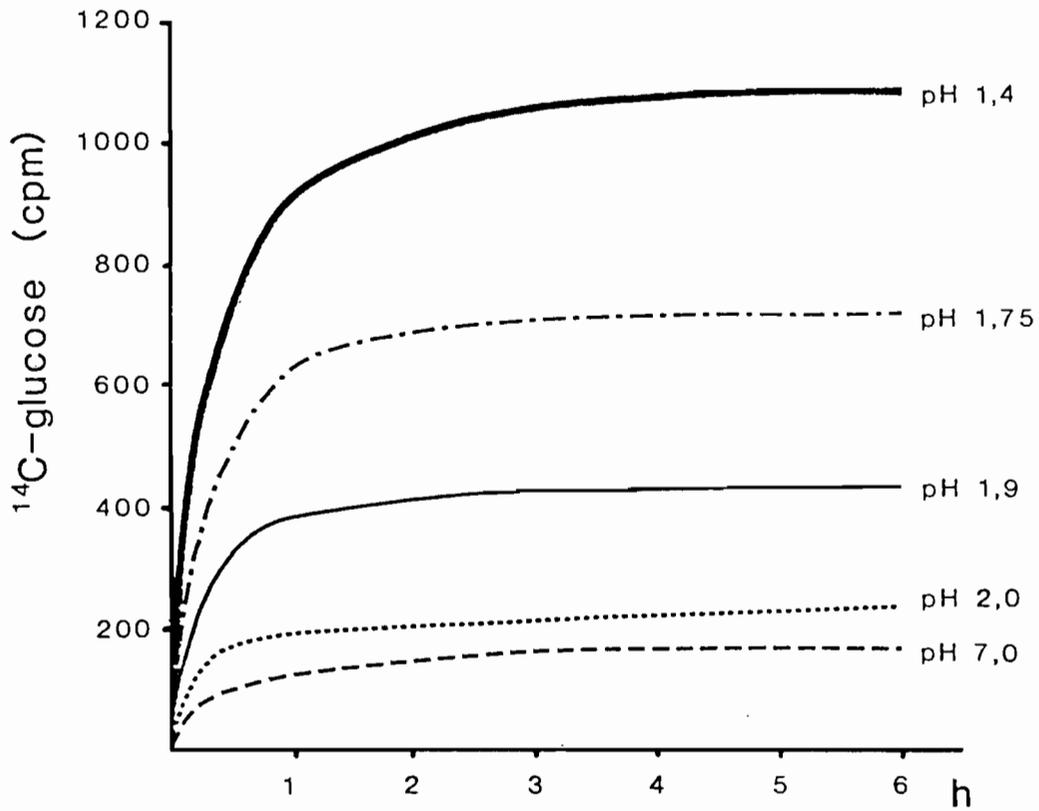


Fig. 8. - Digestion de l'algue bleue Microcystis par le jus intestinal de Sarotherodon niloticus après traitement avec des acides de différents pH. (D'après MORIARTY 1973).