

## Chapitre 6

### PHYSIOLOGIE DE LA RESPIRATION

### *PHYSIOLOGY OF RESPIRATION*

Y. Moreau

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.

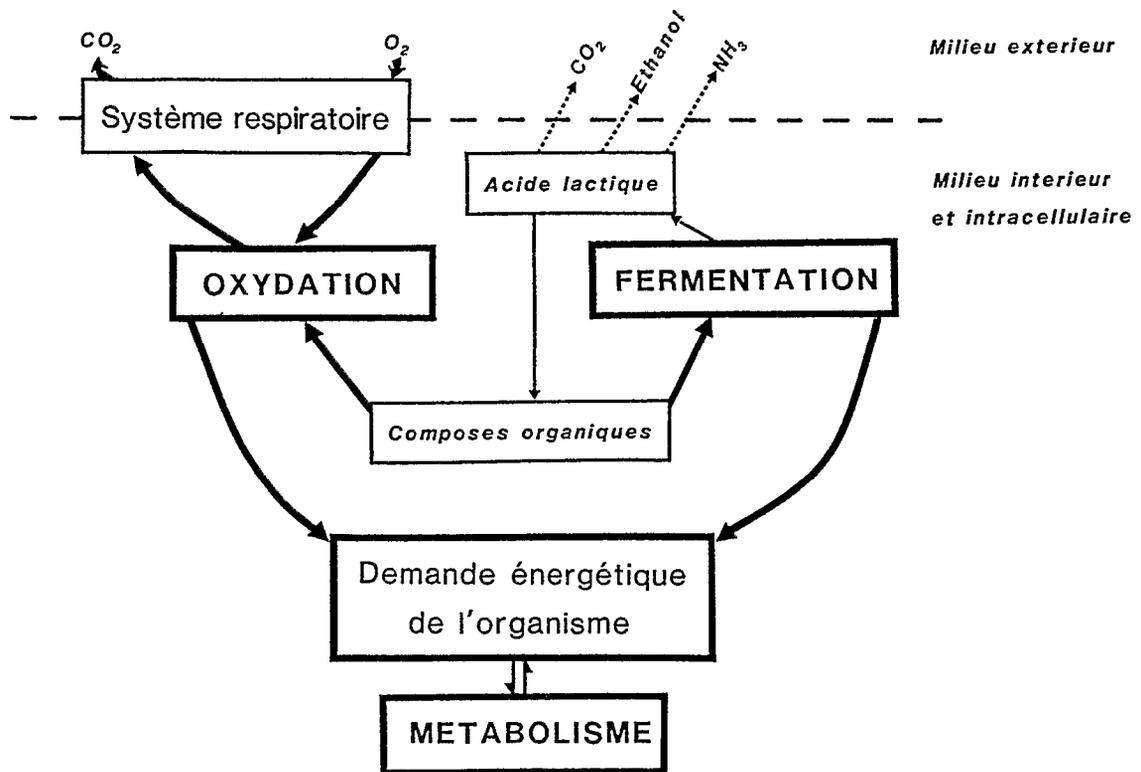


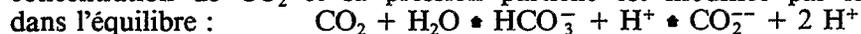
Fig. 1 : Schéma général des processus respiratoires chez les poissons.

## 1 - RAPPELS THÉORIQUES

La respiration aérobie nécessite l'échange d' $O_2$  et de  $CO_2$  entre le milieu intracellulaire et le milieu extérieur. L' $O_2$  et le  $CO_2$  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 & 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  $P_x$  et la variation de sa concentration  $C_x$  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  $CO_2$  est beaucoup plus élevé que celui de l'oxygène. D'autre part, en présence de carbonate, la relation entre la concentration de  $CO_2$  et sa pression partielle est modifiée par le fait que le  $CO_2$  entre dans l'équilibre :



En résumé, le milieu aqueux se caractérise par une forte capacité d'absorption du  $CO_2$  et une faible disponibilité de l'oxygène. Le milieu gazeux, par opposition, se caractérise par une grande disponibilité d'oxygène (Rahn, 1966 ; Dejours, 1981).

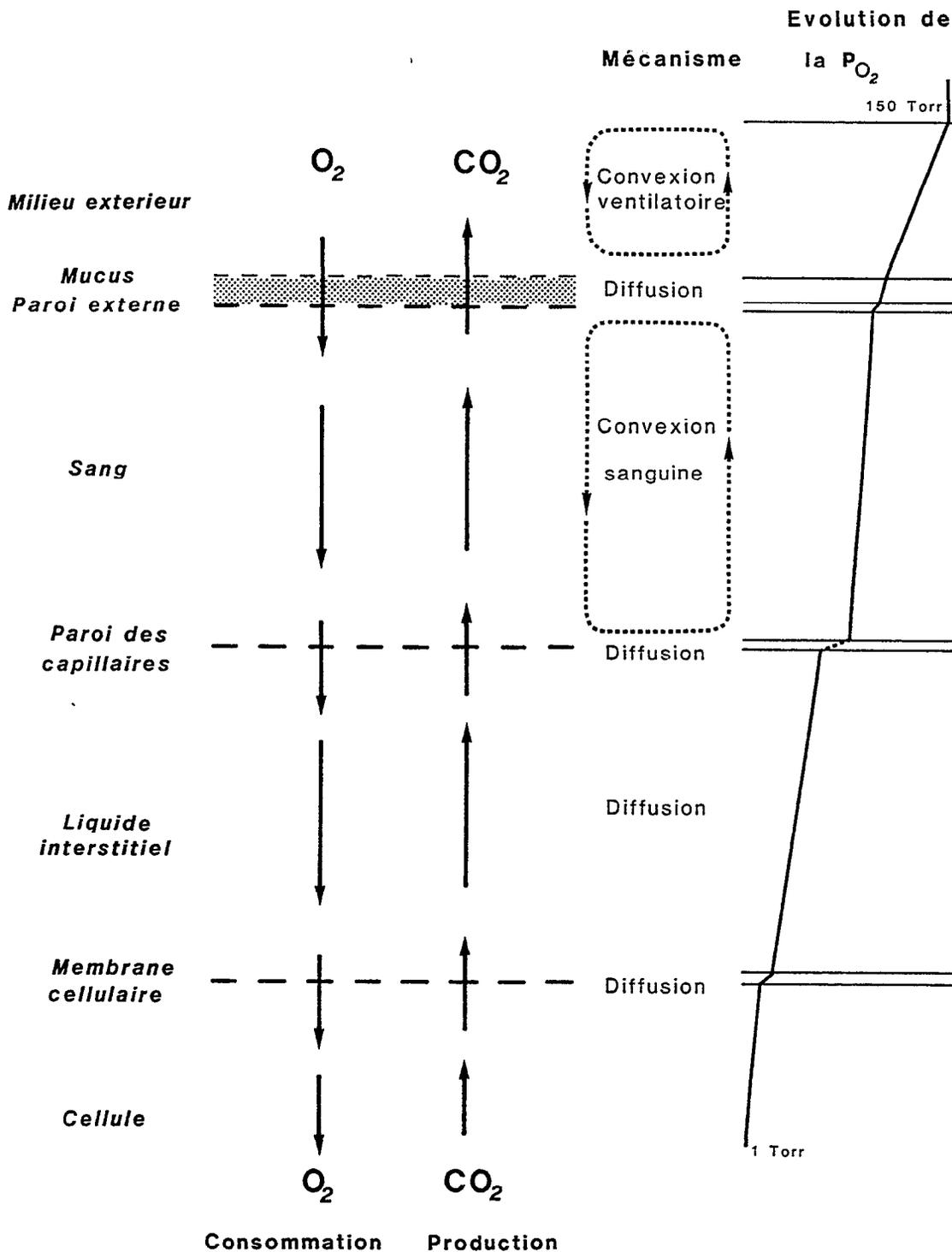
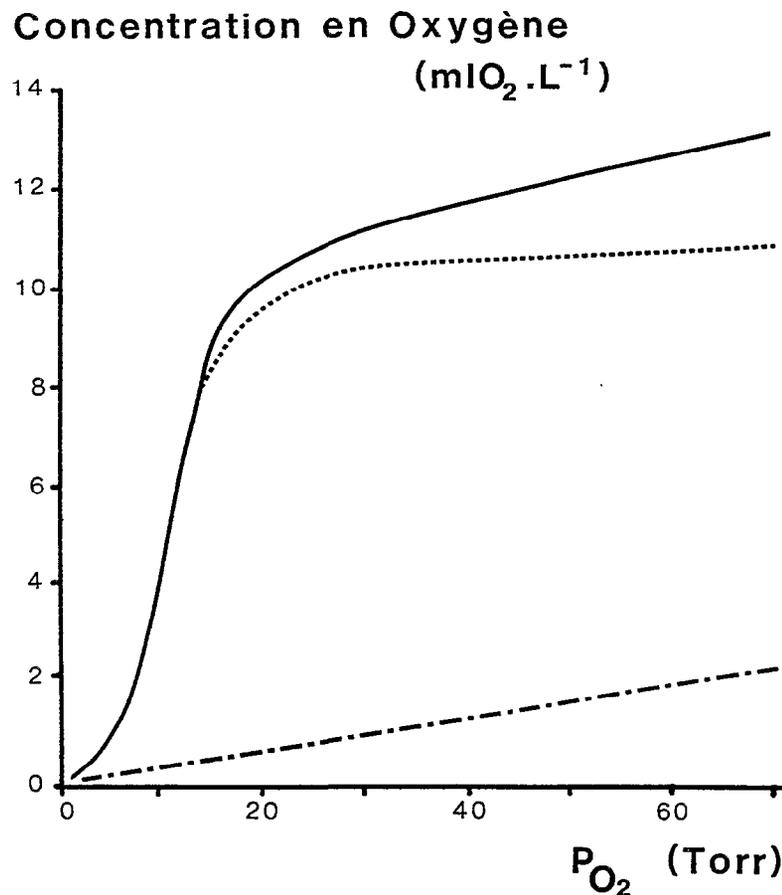


Fig. 2 : Schéma de la chaîne respiratoire chez les poissons (d'après Dejours, 1981 et Hugues, 1973). La partie droite indique l'évolution de la pression partielle en oxygène ( $P_{O_2}$ ) le long de la chaîne respiratoire.

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'O<sub>2</sub> présente dans le sang sous forme dissoute ou liée à un pigment et la P<sub>O<sub>2</sub></sub> est illustrée par la figure 3. L'aptitude du sang à la prise en charge de l'oxygène est 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<sub>50</sub> qui est la P<sub>O<sub>2</sub></sub> 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).



**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 Dejourns 1981).

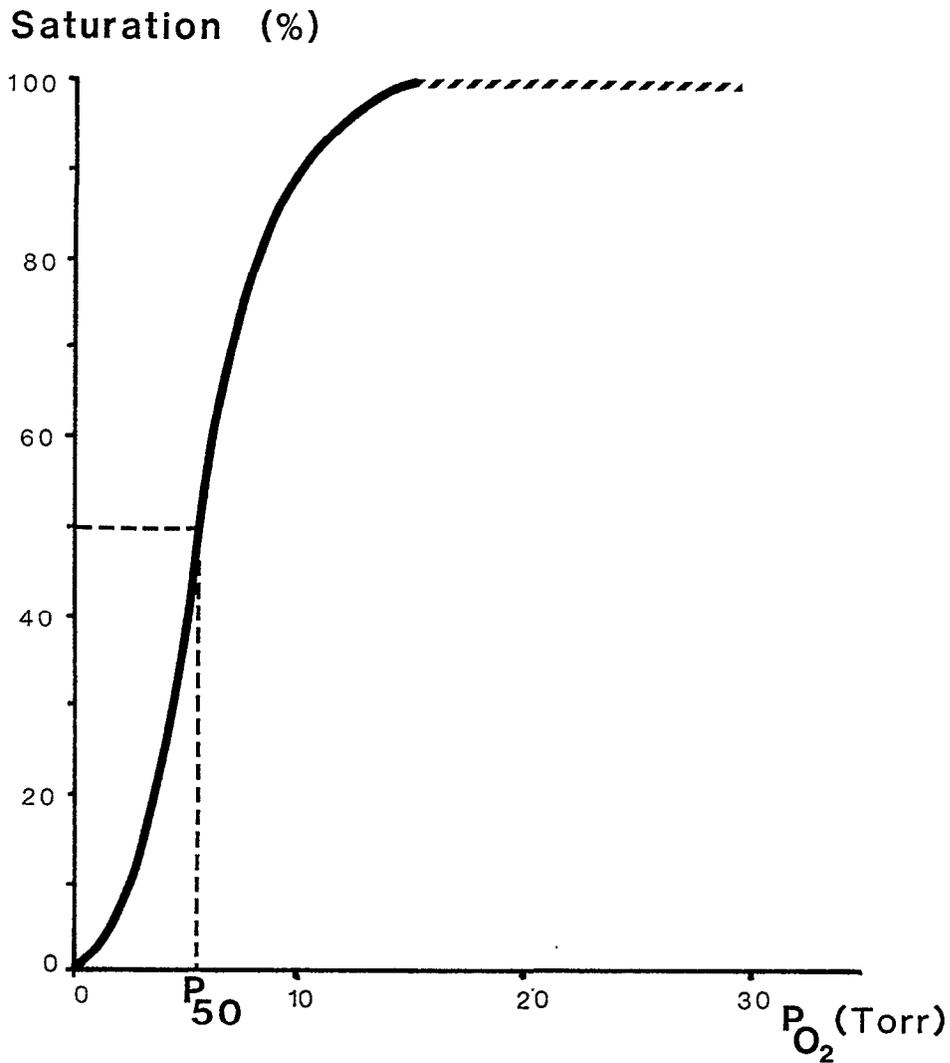


Fig. 4 : Courbe type de dissociation de l'hémoglobine chez *Clarias mossambicus* (d'après Fish, 1956).

## 2 - FACTEURS MODIFIANT LA DEMANDE ÉNERGÉTIQUE DU POISSON

**2.1 - Relation consommation d'oxygène et masse du poisson.** La relation généralement utilisée entre la consommation d'oxygène en  $ml\ STPD \cdot h^{-1}$  ( $V_{O_2}$ ) et la masse du poisson en g (B) est du type :  $V_{O_2} = a B^b$

Il est important de noter qu'une relation de ce type ne peut être établie que pour une température donnée (Winberg, 1960; Dejours, 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 :  $V_{O_2} = 0,3 B^{0,8}$

**Tableau 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<br>$V_{O_2} = aB^b$                       | $b$             | Température<br>(en C°) | Masse (en g) | Auteurs                |
|----------------------------------|--|-----------------|------------------------|--------------|------------------------|
| Cichlidae                        |  | 0,44            | 25                     |              | RUHLAND, 1965          |
| - <i>Hemichromis bimaculatus</i> |  | 0,75            | 25                     | 1,33 - 2,17  | RUHLAND, 1975          |
| - <i>Oreochromis niloticus</i>   |  | 0,33            |                        | 2,56 - 7     |                        |
| - <i>Oreochromis niloticus</i>   |  | 0,5117 à 0,9887 | 25                     | 27 - 165     | FARMER & BEAMISH, 1969 |
| - <i>Oreochromis mossambicus</i> |  | 0,658 - 0,999*  | 15 - 40                | 5 - 80       | JOB, 1969a             |
| "                                |  | 0,658 - 0,821   | 15 - 40                |              |                        |
| "                                | $V_{O_2} = 0,407 B^{0,73}$                           | 0,73            | 25                     | 0,016 - 99,3 | MIRONOVA, 1975         |
| "                                | $V_{O_2} = 4,41 \times 10^{-4} T^{2,0783} B^{0,652}$ | 0,652           | 16 - 37                | 10 - 150     | CAULTON, 1978          |

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

En fait, il apparaît que le coefficient  $b$  dépend à la fois de la température et de la salinité (Job, 1969; Farmer & Beamish, 1969). Chez *Oreochromis 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 *O. mossambicus* un exposant  $b$  indépendant de la température, en faisant intervenir dans la relation à la fois la masse et la température :  $V_{O_2} = 4,41 \times 10^{-4} T^{2,0783} B^{0,652}$  avec  $V_{O_2}$  en  $ml \cdot h^{-1}$ ,  $T$ , 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 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 ou 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 :

$$Q_{10} = \frac{V_{O_2}^{t_2+10}}{V_{O_2}^{t_1}}$$

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) :

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

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   |

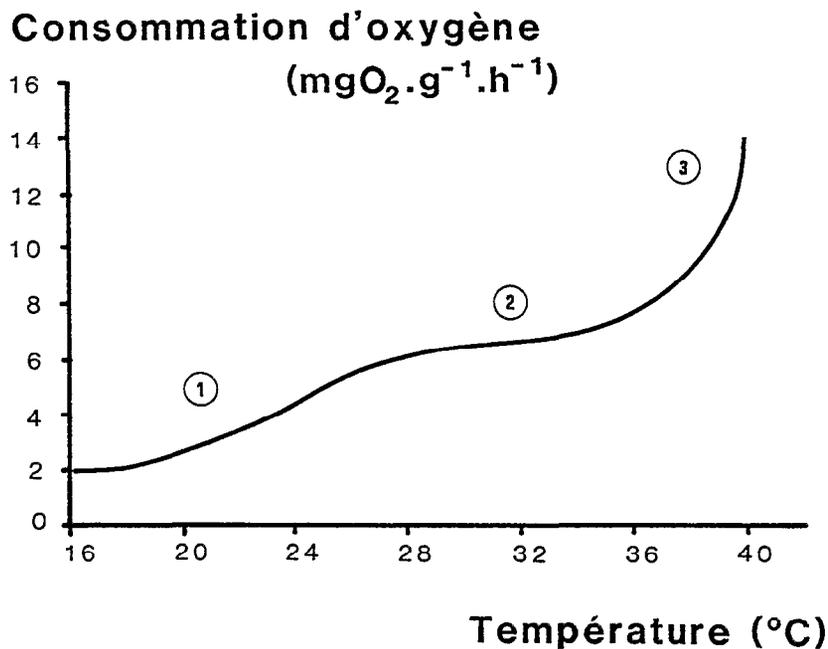
Winberg (1960) fait une revue des applications de cette relation métabolisme-température chez les poissons. D'une façon générale, il trouve une assez bonne correspondance entre les valeurs observées et le modèle que constitue la « courbe normale de Krogh ». Toutefois il signale des espèces où la relation 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 n'en déduit cependant pas 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, *Oreochromis mossambicus* et *Tilapia rendalli*. Job (1969 a et b) a montré l'effet de la température sur la consommation d'oxygène de *Oreochromis 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.



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

**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 *Oreochromis 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 & Beamish (1969) ont étudié la consommation d'oxygène de *Oreochromis niloticus* acclimatés à différentes salinités en fonction de la vitesse de nage (fig. 7). Les consommations

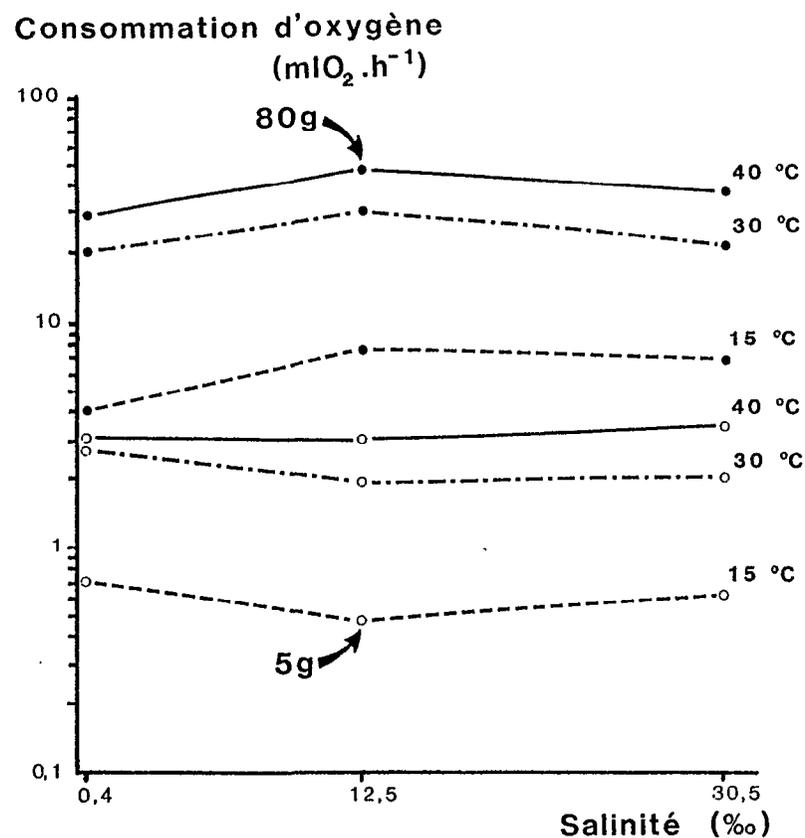


Fig. 6 : Consommation d'oxygène en fonction de la salinité et de la température chez *Oreochromis mossambicus* (d'après Job, 1969a) de 50 g (○) et de 80 g (●).

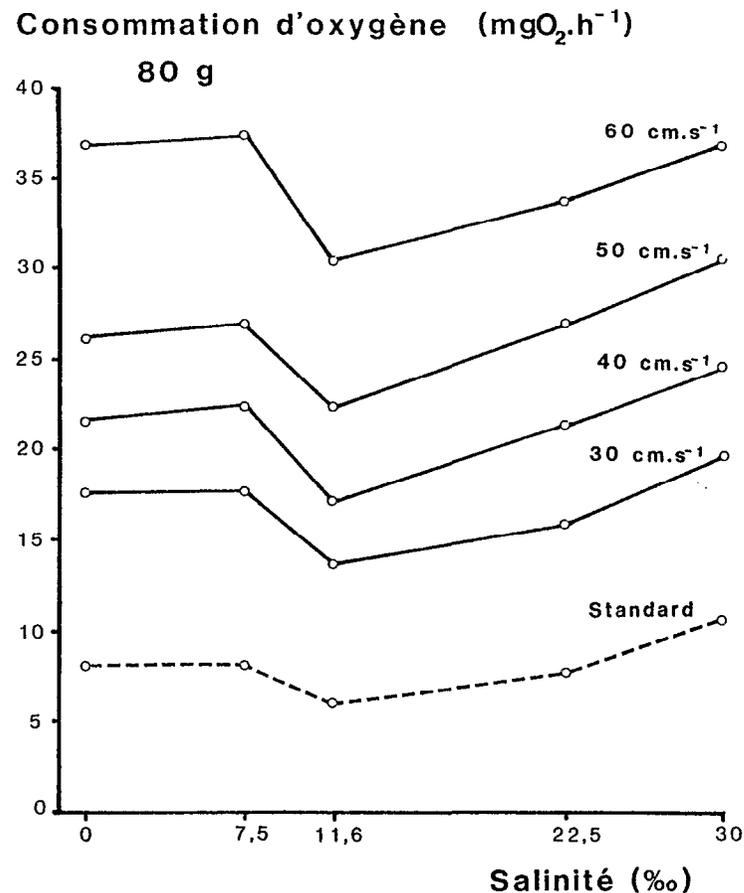


Fig. 7 : Consommation d'oxygène en fonction de la salinité et de la vitesse de nage chez *Oreochromis niloticus*. Les valeurs sont corrigées pour correspondre à un poisson de 80 g. (d'après Farmer et Beamish, 1969).

les plus faibles ont été obtenues pour une salinité de 11,6 ‰, qui correspond à la pression osmotique du plasma de *O. niloticus*, selon les auteurs. A cette salinité, le coût énergétique de l'osmorégulation serait donc minimal. A partir de ces résultats, Farmer & 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 ÉNERGIE : INFLUENCE DE LA PRESSION PARTIELLE EN OXYGÈNE P<sub>O<sub>2</sub></sub> ET RÉSISTANCE 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.

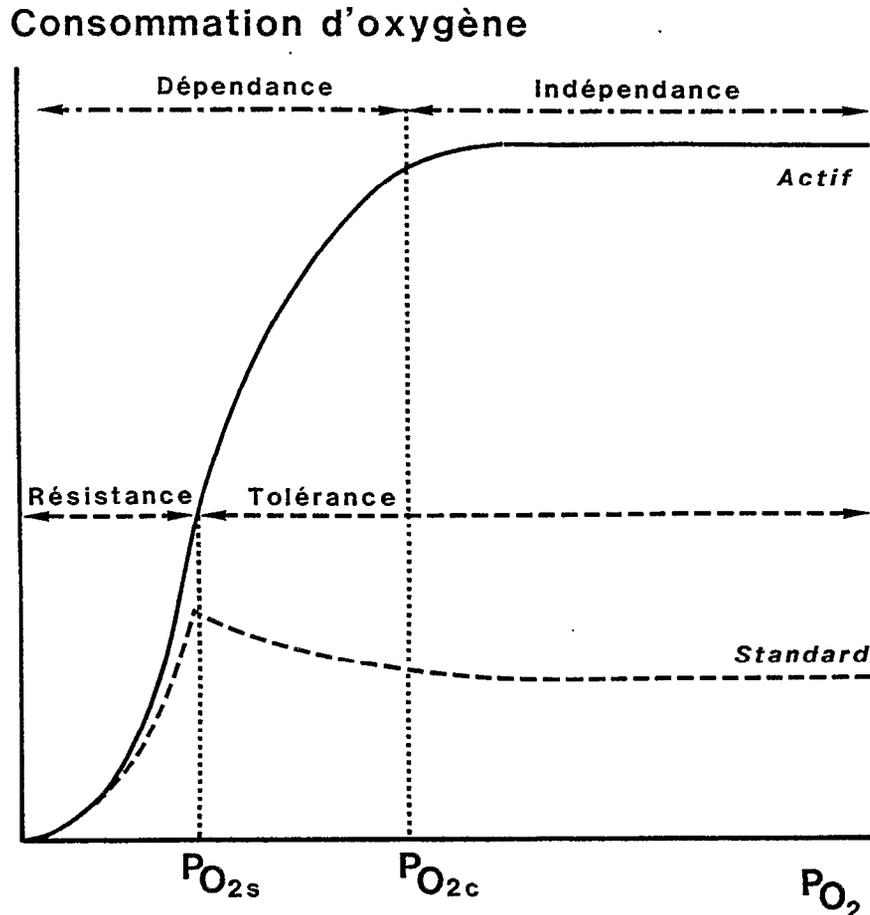
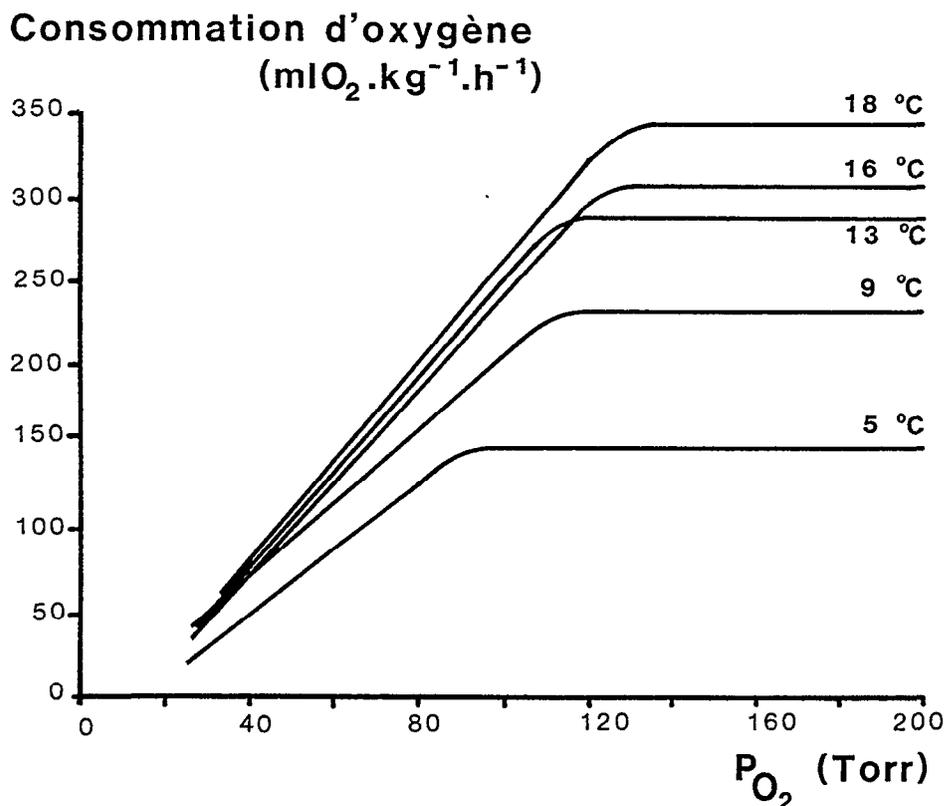


Fig. 8 : Diagramme général de la relation entre la consommation d'oxygène d'un poisson et la P<sub>O<sub>2</sub></sub> de l'eau. Consommation correspondant à un taux de métabolisme actif ( ) ou à un taux de métabolisme standard ( - - - ) (d'après Hugues, 1964).

La consommation d'oxygène du poisson est stable quelle que soit la  $P_{O_2}$  ambiante, jusqu'à une pression partielle critique en dessous de laquelle la consommation d'oxygène est dépendante de la  $P_{O_2}$ . La valeur de cette  $P_{O_2}$  critique ( $P_{O_{2c}}$ ) 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  $P_{O_{2c}}$  vers la droite (les plus fortes valeurs de  $P_{O_2}$ ) (Fig. 9). Une valeur de  $P_{O_{2c}}$  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).



**Fig. 9** : Relation entre la consommation d'oxygène et la  $P_{O_2}$  de l'eau pour différentes températures chez *Salvelinus fontinalis* (d'après 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  $P_{O_{2s}}$  ambiante inférieure à ce point, le poisson montre différents degrés de résistance à l'hypoxie et peut éventuellement utiliser une voie de métabolisme « anaérobie » (Hugues, 1964; Hochachka & 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 *Oreochromis mossambicus*, *O. niloticus*, *Haplochromis elegans* et *H. angustifrons* (Table 2). Pour ces dernières espèces, Galis & 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), selon 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 *O. 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, 1969 b).

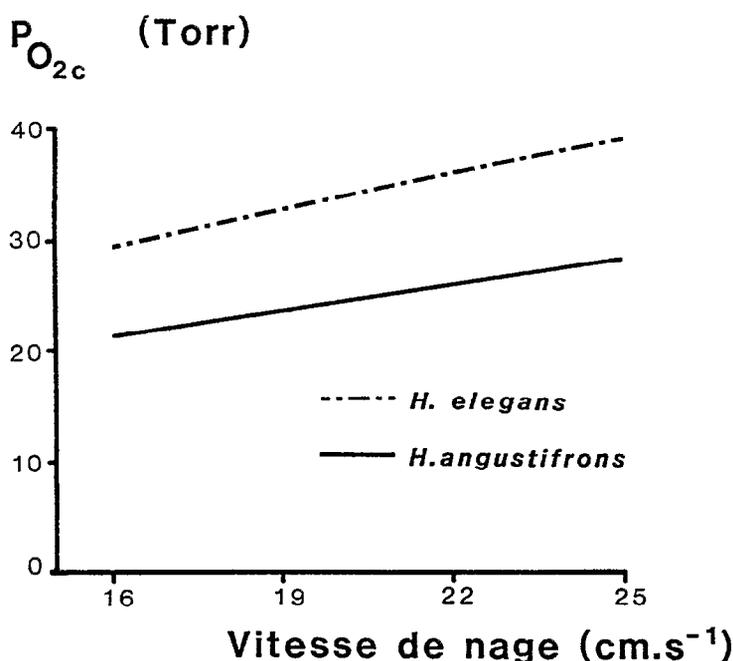


Fig. 10 : Évolution de la pression partielle en oxygène critique en fonction de la vitesse de nage, chez *Haplochromis elegans* et *H. angustifrons* (d'après Galis et Smit, 1979).

La résistance à l'hypoxie en milieu strictement aquatique, a été mesurée chez seize poissons du lac Tchad (Benech & Lek, 1981). La concentration critique d'oxygène mesurée dans un respiromètre clos est de l'ordre de 2 mg O<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup> pour *Oreochromis niloticus*, *Siluranodon auritus*, *Petrocephalus bovei*, *Marcusenius senegalensis*, *Distichodus rostratus*, *Alestes nurse* et *Brienomyrus niger*. Dans les conditions de l'expérience (T = 26°C), cette concentration correspond à une P<sub>O<sub>2</sub></sub> d'environ 40 Torr. Chez *Labeo senegalensis*, la dépendance de la consommation vis à vis de l'oxygène, semble apparaître pour une P<sub>O<sub>2</sub></sub> 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*, *Oreochromis 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

**Tableau 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.**

| Espèces                          | $P_{O_2C}$<br>(Torr)       | Température<br>(en °C) | Masse (en g) | Salinité        | Références                                   |
|----------------------------------|----------------------------|------------------------|--------------|-----------------|--|
| <i>Oreochromis mossambicus</i>   | 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  |  |
| <i>Oreochromis mossambicus</i>   | 40 à 60*                   | 30                     | x = 17       | ED              | KUTTY, 1972                                  |
| <i>Oreochromis niloticus</i>     | 78*                        | 25                     | -            | -               | FARMER &<br>BEAMISH, 1979                    |
| <i>Oreochromis niloticus</i>     | 25 à 3 mg. l <sup>-1</sup> | -                      | 180 à 425    | ED              | NASR EL DIEN<br>AHMED & ABDEL<br>MAGID, 1968 |
| <i>Haplochromis elegans</i>      | 25 à 47*                   | 25                     | 8,5 à 9,5    | ED              | GALIS & SMIT,<br>1979                        |
| <i>Haplochromis angustifrons</i> | 18 - 30                    | 25                     | 8,2 à 9,0    | ED              |  |

\* 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).

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  $P_{O_2}$  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  $P_{O_2}$  externe se traduit par une baisse du gradient de  $P_{O_2}$  le long du système respiratoire. Dans le compartiment sanguin, l'hypoxie entraîne une baisse de la  $P_{O_2}$  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).

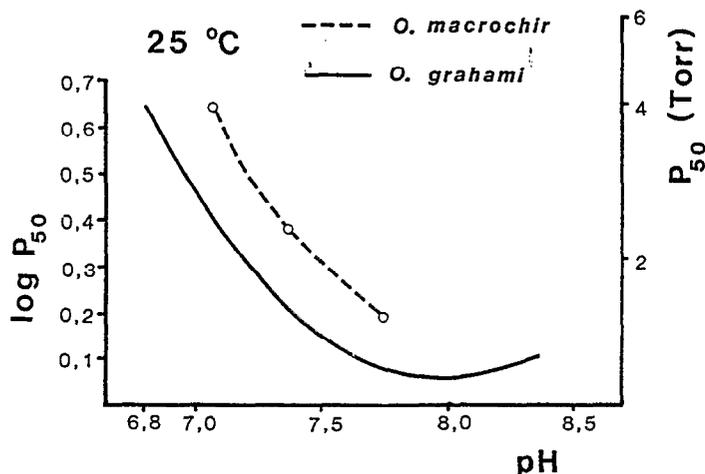
**Tableau 3 :** Affinité pour l'oxygène ( $P_{50}$ ) et effet Bohr pour six poissons d'eau douce africains provenant de différents biotopes (d'après Fish, 1956).  $P_{CO_2}$  en Torr.

| Espèces                        | $P_{50}$ (Torr)    |                     |                      | Oxygénation du milieu | Respiration aérienne |
|--------------------------------|--------------------|---------------------|----------------------|-----------------------|----------------------|
|                                | ( $P_{CO_2} = 0$ ) | ( $P_{CO_2} = 25$ ) | ( $P_{CO_2} = 250$ ) |                       |                      |
| <i>Lates albertianus</i>       | 17                 | 34                  | -                    | élevée                | non                  |
| <i>Oreochromis esculentus</i>  | 2,5                | 15                  | -                    | moyenne               | non                  |
| <i>Mormyrus kannume</i>        | 1                  | 3,5                 | -                    | faible                | non                  |
| <i>Bagrus docmac</i>           | 1                  | 2,5                 | -                    | faible                | non                  |
| <i>Clarias mossambicus</i>     | 5.5                | -                   | 13                   | -                     | oui                  |
| <i>Protopterus aethiopicus</i> | 11                 | -                   | 15.5                 | -                     | oui                  |

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'Amazonie (Powers *et al.*, 1979). L'influence du pH sur l'affinité a été étudiée chez deux *Oreochromis* : *O. macrochir* (Dusart, 1963) et *O. alcalicus grahami* (Lykkeboe *et al.*, 1975). On retrouve un effet Bohr à peu près de même ampleur chez les deux espèces (fig. 11). Toutefois chez *O. 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 *Oreochromis mossambicus*, on observe une chute de la teneur en ATP du sang (Smit & Hattingh, 1981). Pour Greaney & 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 *Oreochromis alcalicus grahami* (Lykkeboe *et al.*, 1975) l'augmentation de la quantité d'ATP entraîne une diminution de l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène.



**Fig. 11** : Influence du pH sur l'affinité pour l'oxygène de l'hémoglobine de deux *Oreochromis* : *O. macrochir* (d'après Dusart, 1963), *O. grahami* (d'après Lykkeboe *et al.*, 1975).

#### 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 & 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 que s'il répond à deux critères (Carter & 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 & 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).

**Tableau 4** : Différents types d'adaptations à la respiration aérienne chez des espèces africains 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 :
  - CHANNIDAE
- \* 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*

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.

**Tableau 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) | Respiration aquatique | Respiration aérienne | t (°C) | Références                   |
|--|-----------|-----------------------|----------------------|--------|------------------------------|
| POLYPTERIDAE<br><i>Calamoichthys calabaricus</i><br>normoxie | 20-29     | 60 %                  | 40 %                 | 27°    | SACCA & BURGGREN (1982)      |
| CLARIIDAE<br><i>Saccobranchus fossilis</i> *                 | 45,5      | 60 %                  | 40 %                 | 25°    | HUGHES & SINGH (1971)        |
| hypoxie  | 55,0      | 40 %                  | 60 %                 |        |                              |
| <i>Clarias batrachus</i> *                                   | 87-105    | 40 %                  | 60 %                 | 25°    | SINGH & HUGHES (1971)        |
| normoxie   | 30-71     | 10-20 %               | 90-80 %              | 25°    | JORDAN (1976)                |
| hypoxie  |           | 20-100 %              | 80-0 %               |        |                              |
| normoxie   | 150-210   | 10-20 %               | 90-80 %              | 25°    | JORDAN (1976)                |
| hypoxie  |           | 20-80 %               | 80-20 %              |        |                              |
| <i>Clarias lazera</i>  | < 150     | 70-95 %               | 30-5 %               | 28-32° | BABIKER (1979)               |
| normoxie   | > 300     | 40 %                  | 60 %                 |        |                              |
| OSTEOGLOSSIDAE<br><i>Arapaima gigas</i> *                    | 2000-3000 | 25 %                  | 75 %<br>100 %        | 27-29° | DON STEVENS & HOLETON (1978) |
| ANABANTIDAE<br><i>Trichogaster trichopterus</i> *            | 7,97      | 58 %                  | 42 %                 | 27°    | BURGGREN (1979)              |
| hypoxie  |           | 30 %                  | 70 %                 |        |                              |
| <i>Anabas testudineus</i> *                                  | 29-51     | 46 %                  | 54 %                 | 25°    | HUGHES & SINGH (1970)        |
| DIPNEUSTES<br><i>Protopterus aethiopicus</i>                 | > 500     | 10 %                  | 90 %                 | 20°    | LENFANT & JOHANSEN (1968)    |
| normoxie   | 80-100    | 85 %                  | 15 %                 | 28-32° | BABIKER (1979)               |
| <i>Protopterus annectens</i>                                 | > 400     | 20 %                  | 80 %                 |        |                              |

\* espèce non africaine.

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.

Légèrement moindre 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,  $\beta_{\text{CO}_2} \simeq 27\beta_{\text{O}_2}$  dans l'eau distillée). En supposant un quotient respiratoire RQ égal à 1, une diminution de  $P_{\text{O}_2}$  de 50 Torr entre l'eau inspirée et expirée, serait associée à une élévation de  $P_{\text{CO}_2}$  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 ( $P_{\text{O}_2} = 150$  Torr), la  $P_{\text{CO}_2}$  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  $P_{\text{O}_2}$  de 50 Torr devrait donc être associée à une élévation de  $P_{\text{CO}_2}$  de 50 Torr. En résumé, un animal respirant de l'eau, milieu pauvre en oxygène, ventile beaucoup et la  $P_{\text{CO}_2}$  de l'eau expirée est basse, alors qu'un animal respirant de l'air ventile peu et la  $P_{\text{CO}_2}$  de l'air expirée est élevée.

Cette augmentation de la  $P_{\text{CO}_2}$  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  $P_{\text{CO}_2}$ , le poisson peut augmenter la concentration sanguine de bicarbonates ou développer un système d'élimination du  $\text{CO}_2$  (Howell, 1970). Les deux mécanismes sont utilisés. Les valeurs de  $P_{\text{CO}_2}$  et  $[\text{HCO}_3^-]$  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  $P_{\text{CO}_2}$  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 & *et al.*, 1980) entraîne une chute du pH artériel. Chez un poisson amazonien, *Hoplerythrinus unitaeniatus*, l'augmentation de  $P_{\text{CO}_2}$  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  $[\text{HCO}_3^-]$  sont faibles chez ces espèces et semblent insuffisantes pour réguler le pH. Il semble que l'apparition d'une augmentation significative de  $[\text{HCO}_3^-]$  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  $P_{\text{CO}_2}$  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  $\text{CO}_2$  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 du  $\text{CO}_2$  par échange avec l'air, augmente. *Trichogaster trichopterus* peut même maintenir son quotient respiratoire en n'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  $\text{CO}_2$  lors de l'exposition à l'air. Chez *Clarias batrachus*, l'exposition à un système identique ne modifie pas le quotient respiratoire de la respiration aérienne. Dans ce cas, l'organe de respiration aérienne peut être le seul organe participant à l'élimination du  $\text{CO}_2$  en exposition à l'air.

**Tableau 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><br>(Torr) | (HCO <sub>3</sub> )<br>(mMol.l <sup>-1</sup> ) | Références                      |
|---|-----------|--------|------|----------------------------|--|---------------------------------|
| <i>Lepisosteus osseus</i> *<br>hiver<br>été   | eau       | 10     | 7,83 | 3,2                        | 8,9  | RAHN <i>et al.</i><br>(1971)    |
|   | eau + air | 25     | 7,44 | 13,2                       | 10,2   |                                 |
| <i>Protopterus aethiopicus</i><br>saison humide<br>saison sèche<br>(estivation)<br>- après 2 semaines<br>- après 3-7 mois                         | eau + air | 25     | 7,60 | 26,4                       | 31,4   | DELANEY <i>et al.</i><br>(1977) |
|   | air       | 25     | 7,37 | 49,8                       | 34,0   |                                 |
|   |           | 25     | 7,44 | 52,0                       | 41,0   |                                 |
| <i>Hypostomus sp.*</i><br>(SILUROIDEI)<br>normoxie<br>(P <sub>O2</sub> = 125 Torr)<br>hypoxie<br>(P <sub>O2</sub> = 25 Torr)<br>- après 4-7 jours | eau       | 30     | 7,41 | 3,0                        | 2,0  | WOOD <i>et al.</i><br>(1979)    |
|   | eau + air | 30     | 7,39 | 20,0                       | 13,0   |                                 |
| <i>Symbranchus marmoratus</i> *<br>immergé<br>émergé (4 jours)  | eau       | 30     | 8,17 | 5,6                        | 24,2   | HEISLER (1977)                  |
|   | air       | 30     | 7,54 | 26,1                       | 24,4   |                                 |

\* espèce non-africaine.

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

| Espèces  | Respiration aquatique  | Respiration aérienne   | Total                  | t (°C)        | Références                          |
|--|------------------------|------------------------|------------------------|---------------|-------------------------------------|
| <i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i><br>eau + air<br>air   | 1,01*<br>-             | 0,21<br>0,40           | 0,80*<br>?             | 27-28°        | RANDALL<br><i>et al.</i> (1978 a)   |
| <i>Protopterus aethiopicus</i><br>eau + air<br>air   | 4,99<br>-              | 0,27<br>?              | 0,77<br>0,52           | 20°           | LENFANT<br>& JOHANSEN<br>(1968)     |
| <i>Polypterus senegalus</i><br>eau + air   | ?                      | 0,31 <sup>§</sup>      | ?                      | 26°           | ABDEL MAGID<br><i>et al.</i> (1970) |
| <i>Clarias batrachus</i><br>eau + air<br>air<br>eau anoxique<br>+ air                          | 2,25*<br>-<br>-        | 0,11<br>?<br>0,51      | 1,00*<br>0,52<br>?     | 25°<br>-<br>- | SINGH<br>& HUGHES (1971)            |
| <i>Saccobranchus fossilis</i><br>eau + air<br>air<br>eau anoxique<br>+ air                     | 1,58*<br>-<br>-        | 0,17<br>?<br>0,38      | 1,00*<br>0,58<br>?     | 25°<br>-<br>- | HUGHES<br>& SINGH (1971)            |
| <i>Anabas testudineus</i><br>eau + air<br>air<br>eau + N <sub>2</sub><br>eau anoxique<br>+ air | 2,29<br>-<br>1,08<br>- | 0,20<br>?<br>?<br>0,15 | 1,17<br>0,71<br>?<br>? | 25°<br>-<br>- | HUGHES<br>& SINGH (1970)            |
| <i>Trichogaster trichopterus</i><br>eau + air<br>air   | 1,57<br>-              | 0,18<br>?              | 0,89<br>0,79           | 27°<br>-      | BURGGREN<br>& HASWELL (1979)        |
| <i>Electrophorus electricus</i><br>eau + air   | 3,65                   | 0,25                   | 1,01                   | 25-27°        | FARBER<br>& RAHN (1970)             |
| <i>Arapaima gigas</i><br>eau + air   | 2,26*                  | 0,38                   | 0,80*                  | 28-30°        | RANDALL<br><i>et al.</i> (1978 b)   |

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

§ valeur calculée à partir des différences de P<sub>O<sub>2</sub></sub> et de P<sub>CO<sub>2</sub></sub> (RAHN, 1966).

La capacité d'élimination du CO<sub>2</sub> de l'organe de respiration aérienne semble liée à la présence d'anhydrase carbonique dans l'épithélium respiratoire de ces 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 & 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*.

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 les 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).

## SUMMARY

Respiration of african freshwater fishes has not been largely studied. Main works deal with species of interest to aquaculture (mainly Cichlids) or species with some physiological peculiarities such as euryhalinity, from alkaline biotopes or which are air-breathing (Cichlids, catfishes, lungfishes, etc.). Two groups of factors may affect fish respiration. The first, including temperature, salinity and body mass, changes oxygen consumption rates by varying the energy requirements of the fish. The second, mainly oxygen tension, limits the ability of fish to ensure the maintenance of basic oxygen requirements. A generalisation of the expression which models the relationship between oxygen consumption and body mass, has been proposed by Winberg (1960) and is of the type,  $Y = a X^b$ . The value of the allometric coefficient,  $b$ , seems to be related to temperature and salinity. However, a formulation in which body mass and temperature effects are independant, has been obtained for *Sarotherodon mossambicus*. An increase of water temperature is generally followed by an increase in oxygen consumption of fish, but the rate of oxygen consumption increase falls with temperature. A relative homeostasy of the oxygen consumption has been observed with *Tilapia rendalli*, for a temperature range naturally encountered by the fish. Low oxygen consumption rates are obtained in salinities which approximate blood osmolarity and it appears that the variations of oxygen consumption with salinity, are related to the energy cost of osmoregulation (up to 30% of total oxygen consumption).

Resistance to hypoxia by fishes can be appraised by the critical oxygen tension; i.e. the oxygen tension below which a fish cannot sustain its oxygen uptake. Values obtained for several cichlids range from 20-80 Torr, for the range 25-30°C. An extensive study on several species from lake Chad shows a lower resistance to hypoxia for bi-modal breathing than for fish without access to air. Adaptation to hypoxia can be related to an increase affinity of the blood for oxygen. With a decrease in the oxygen tension, an increase in affinities for oxygen is associated with an increase in hemoglobin concentration. Several kinds of air breathing organs exist among african freshwater fishes with the partition of oxygen uptake between water and air depending on species and on the age of the fish. Generally, when water oxygen tensions decrease oxygen uptake from air is improved. The transition from water to air breathing leads to important physiological adaptations, as a response to an increase in blood carbon dioxide tension. Two adaptations are used: buffer compensation by increase of the plasmatic bicarbonate concentration, and improvement of  $CO_2$  elimination. Modification of  $HCO_3^-$  in the plasma appears with a delay. Most of the air breathing organs are less efficient for  $CO_2$  excretion than are water breathing organs. The ability of a respiratory organ to excrete  $CO_2$ , could depend on the activity of the carbonic anhydrase in the epithelium. Contrary to the adaptation to hypoxia, the increase of air-breathing dependance is associated with a fall in oxygen affinity of blood. This fall occurs with an improved oxygen carrying capacity of blood, and a lower magnitude of the Bohr effect. The last can be interpreted as another adaptation to  $CO_2$  tension increase in blood.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABDEL MAGID A.M. & BABIKER M.M., 1975 - Oxygen consumption and respiratory behaviour of three Nile fishes. *Hydrobiologia*, 46 : 359-367.
- ABDEL MAGID A.M., VOKAC Z. & NASR EL DIEN AHMED, 1970 - Respiratory function of the swim-bladders of the primitive fish *Polyterus 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. & 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. & 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. & BEADLE L.C., 1931 - The fauna of the swamps of Paraguayan Chaco in relation to its environment - II. Respiratory adaptations in fishes. *J. Linn. Soc. (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. & 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. Amsterdam.
- DELANEY R.G., LAHIRI S., HAMILTON R. & 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. & MALOIJ G.M.O., 1980 - Sodium and chloride balance in the african catfish *Clarias mossambicus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 66 A : 637-641.
- FARBER J. & 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. & 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. & 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. & 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 erythrocyte ATP concentrations. *J. Exp. Zool.*, 203 : 339-349.
- GREEN J., 1977 - Haematology and habits in catfish of the genus *Synodontis*. *J. Zool.*, 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. & 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. *Fed. Proc. Fed. Am. Soc. Exp. Biol.*, 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. & 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. & 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. *Mar. Biol.*, 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. *Mar. Biol.*, 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. & 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 the air breathing fish *Clarias batrachus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 53 A : 305-310.
- KRAMER D.L. & Mc CLURE M., 1982 - Aquatic surface respiration, a widespread adaptation to hypoxia in tropical freshwater fishes. *Environ. Biol. Fish.*, 7 : 47-55.
- KUTTY M.N., 1972 - Respiratory quotient and ammonia excretion in *Tilapia mossambica*. *Mar. Biol.*, 16 : 126-133.
- LENFANT C. & 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. & 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 & ABDEL MAGID A.M., 1968 - Oxygen consumption in *Tilapia nilotica*. *Hydrobiologia*, 33 : 513-521.
- NONNOTTE G., 1981 - Cutaneous respiration in six freshwater teleosts. *Comp. Biochem. Physiol.*, 70 A : 541-543.
- PETTIT M.J. & BEITINGER T.L., 1981 - Aerial respiration of the brachiopterigian fish, *Calamoichthys calabaricus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 68 A : 507-509.
- POWERS D.A., FYHN H.J., FYHN U.E.H., MARTIN J.P., GARLICK R.L. & 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. & 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. & HASWELL M.S., 1978a - Carbon dioxide excretion in the jeju, *Hoplerythrinus unitaeniatus*, a facultative air-breathing teleost. *Can. J. Zool.*, 55 : 970-973.
- RANDALL D.J., FARRELL A.P. & HASWELL M.S., 1978b - 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. Fr.*, 90 : 347-353.
- SACCA R. & 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. & HUGHES G.M., 1971 - Respiration of an air breathing catfish *Clarias batrachus* (Linn.). *J. Exp. Biol.*, 55 : 421-434.
- SMIT G.L. & 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. & 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. & 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. & MALOIJ 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 pp..
- WOOD S.C., WEBER R.E. & DAVIS B.J., 1979 - Effects of air-breathing on acid-base balance in the catfish, *Hypostomus sp.*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 62 A : 185-187.