

**LES BESOINS EN OXYGÈNE DES POISSONS MARINS  
ET LEUR COMPORTEMENT EN CONDITIONS HYPOXIQUES**

**Revue bibliographique**

---

*Jeannine PERSON-LE RUYET*

*DRV/Aquaculture*

**Juin 1986**



IFREMER  
 Centre de BREST  
 S.D.P.  
 B.P. 337  
 29273 BREST CEDEX  
 Tél. : 98.45.80.55  
 Télex 940 627

DIRECTION RESSOURCES VIVANTES

DEPARTEMENT AQUACULTURE - PECHE  
 Laboratoire Nutrition

AUTEUR(S) : Jeannine PERSON-LE RUYET		CODE : N° 86.04
TITRE LES BESOINS EN OXYGENE DES POISSONS MARINS ET LEUR COMPORTEMENT EN CONDITIONS HYPOXIQUES REVUE BIBLIOGRAPHIQUE		Date : JUIN 86 Tirage nb : 100 Nb pages : 22 Nb figures : 5 Nb tableaux : 5
CONTRAT (intitulé) N° _____		DIFFUSION Libre <input checked="" type="checkbox"/> Restreinte <input type="checkbox"/> Confidentielle <input type="checkbox"/>
<u>RESUME</u>		
<p>Les données expérimentales relatives aux besoins en oxygène des poissons marins (pélagiques et démersaux) sont rappelées. Les variations de la consommation d'oxygène en fonction du poids (w) sont généralement décrites par l'équation</p> $MO_2 \text{ (ml/h)} = 0,33 w^{0.80}$ <p>Le comportement général des poissons en conditions hypoxiques et leurs limites de tolérance sont de même considérés en fonction du stade de développement.</p>		
Mots-clés : Consommation d'O <sub>2</sub> , hypoxie, poissons marins		
Key words :		



Ifremer Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer

## AVANT - PROPOS

Suite à des mortalités massives de poissons survenues dans la baie de Vilaine durant l'été 1982, il a été lancé en 1983 une série de travaux scientifiques destinés à comprendre les mécanismes et les causes du phénomène et, dans la mesure du possible, à proposer des mesures visant à en prévenir le retour. Depuis lors, l'apparition plus ou moins régulière dans cette zone de l'espèce phytoplanctonique Dinophysis acuminata, responsable d'intoxications diarrhéiques par l'intermédiaire des moules, a conduit à élargir le champ des investigations.

Les travaux ont été financés initialement par le Secrétariat d'Etat à la Mer, auquel d'autres partenaires se sont joints depuis lors (Secrétariat d'Etat à l'Environnement, Agence Financière de Bassin Loire-Bretagne, Etablissements Publics Régionaux de Bretagne et des Pays de Loire, Conseils Généraux du Morbihan et de Loire Atlantique). La coordination des travaux a été confiée à l'Association Halieutique du Mor Bras qui a été créée à cette occasion.

De par sa mission, l'IFREMER était directement concerné par les événements précités, et il a été amené à autofinancer la plus grande partie des travaux qu'il a effectués. C'est le cas du présent travail.

Il a été exécuté par la Direction des Ressources Vivantes à la demande de la Direction de l'Environnement et des Recherches Océaniques (Département Environnement Littoral). Il répond en effet à deux préoccupations, puisqu'il constitue à la fois une contribution au problème d'anoxie évoqué plus haut, et une revue de la question destinée à aider la réflexion des aquaculteurs dans ce domaine.

## SOMMAIRE

-0-

### INTRODUCTION

#### I - CONSIDERATIONS GENERALES

- 1.1 - Rappel des différents niveaux métaboliques 1
- 1.2 - Variations de la consommation d'oxygène 3

#### II - L'HYPOXIE CHEZ LES POISSONS MARINS

- 2.1 - Les oeufs 6
- 2.2 - La larve de l'éclosion à la métamorphose 8
- 2.3 - Le juvénile et l'adulte 11

#### III - CONCLUSION GENERALE 16

#### REFERENCES 19

#### ANNEXES

## INTRODUCTION

Il est bien connu que les poissons dans leur environnement naturel sont souvent confrontés pendant une période plus ou moins longue à une baisse de l'oxygénation du milieu. Les réponses comportementales, physiologiques et métaboliques sont toujours du même type mais varient beaucoup d'une espèce à l'autre et d'un stade à l'autre selon leur degré de tolérance respectif. Après un rappel des principaux paramètres utilisés pour définir les différents niveaux métaboliques et traduire le comportement des poissons lorsque la disponibilité en oxygène du milieu décroît, nous proposons une revue des principales données bibliographiques par stades de développement : oeuf, larve, juvénile et adulte. Les besoins en oxygène et les modifications du comportement par hypoxie seront successivement examinés. Dans la mesure du possible, les poissons marins seront considérés, les espèces d'eau douce et le groupe des Salmonidés servant de référence.

## I - CONSIDERATIONS GENERALES

### 1.1 - RAPPEL DES DIFFERENTS NIVEAUX METABOLIQUES

Il convient de rappeler que trois niveaux de consommation d'oxygène sont généralement distingués en relation avec le degré d'activité motrice du poisson (Fig. 1) :

- Métabolisme standard, correspond à la quantité minimale d'oxygène consommé, mesurée chez un poisson bien acclimaté aux conditions expérimentales et maintenu à jeun, au repos, en l'absence de stimuli visuels et sonores. Pour rappel, le métabolisme de base correspondant au maintien des fonctions vitales minimales ne peut être mesuré de façon très satisfaisante en raison d'une activité spontanée existant chez le poisson.

- Métabolisme de routine, représente la consommation d'oxygène d'un poisson qui présente uniquement une activité spontanée normale.

- Métabolisme d'activité, correspond à la consommation d'oxygène d'un poisson maintenu à son degré maximal d'activité par nage forcée.

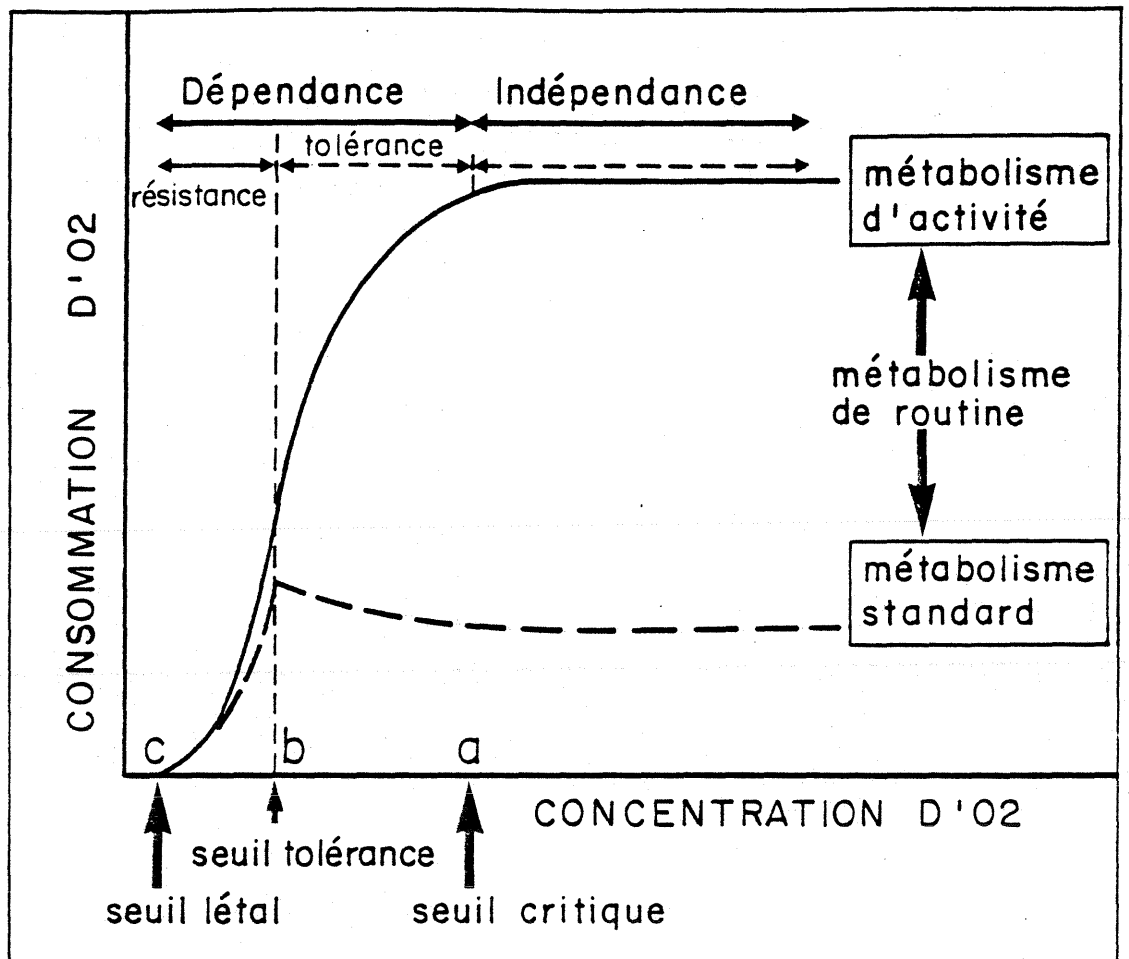


Figure 1 - Evolution du  $QO_2$ , en fonction du niveau d'oxygène dans le milieu pour une espèce "oxygen regulator". Le seuil a et le plateau adaptatif disparaissent chez les "oxygen conformer". (selon HUGHES, 1964)

Bien que plus difficile à mesurer que le métabolisme de routine et malgré sa valeur toute théorique, c'est le métabolisme standard qui est généralement adopté pour les comparaisons intra et interspécifiques. Par contre, c'est le métabolisme d'activité qui est le plus affecté par les modifications de l'environnement. La marge pour l'activité, c'est-à-dire la différence entre les niveaux d'activité et standard est parfois utilisée pour traduire l'état d'équilibre (conditions favorables) ou de déséquilibre (conditions critiques) du poisson.

Il ne nous semble pas inutile de rappeler que le  $QO_2$  représente la consommation d' $O_2$  (ou métabolisme spécifique, ou encore taux métabolique). Il est exprimé indifféremment en mg/h/g ou en ml/h/g ou encore en  $\mu$  mole/h/g sachant que :

$$\begin{aligned} 1 \text{ ml/l d}'O_2 &= 1,429 \text{ mg/l ou ppm} \\ &= 89,30 \mu \text{ mole/l} \end{aligned}$$

La  $MO_2$ , métabolisme total, désigne la consommation d' $O_2$  d'un organisme donné exprimée en  $\mu$  mole/h ou ml/h. La  $MO_2$  est liée au  $QO_2$  par la relation suivante :

$$QO_2 = \frac{MO_2}{W}$$

dans laquelle le poids  $W$  correspond au poids vif. Cependant, pour les jeunes stades, oeufs et larves, c'est le poids de matière sèche qui est généralement considéré.

La concentration en oxygène dans l'eau pour une température et une salinité donnée (Annexe I) dépend du coefficient de solubilité de l'oxygène dans l'eau ( exprimé en  $\mu$  mol/l/torr) et de la pression partielle de l'oxygène dans l'eau ( $PwO_2$ ) selon l'équation

$$CO_2 = PwO_2$$

La  $PwO_2$  de saturation est calculée selon l'équation

$$PwO_2 = (Patm - Ph_2O) \times \% O_2$$

dans laquelle

$P_{atm}$  = pression atmosphérique

$P_{H_2O}$  = pression de vapeur d'eau pour une température donnée  
(Annexe II)

%  $O_2$  = teneur en  $O_2$  dans l'atmosphère, soit 20,94% au niveau de l'eau

Si la consommation d'oxygène ( $QO_2$ ) a longtemps été mesurée en milieu confiné (chambre respiratoire étanche), les méthodes en milieu renouvelé (chambre respiratoire en circuit ouvert) sont de plus en plus recherchées. Elles permettent de suivre les variations du  $QO_2$  lors de modifications de l'environnement et sont relativement bien adaptées à des mesures de type prolongé. L'intervention de processus métaboliques anaérobies, fréquents en conditions d'hypoxie, peut être ainsi facilement évitée, alors que le stress dû au confinement (induisant même dans les conditions les plus favorables une légère modification du métabolisme) ne peut être complètement éliminé.

## 1.2 - VARIATIONS DE LA CONSOMMATION D' $O_2$

A niveau métabolique donné, le  $QO_2$  varie en fonction de l'espèce, de son stade de développement, de son poids, et aussi en fonction des facteurs du milieu : température, disponibilité en oxygène et en nourriture :

- Les besoins énergétiques, à un stade donné, sont très variables d'une espèce à l'autre. Il y a de gros consommateurs et des consommateurs plus modestes. Très schématiquement avec DUTHIE, 1982, on peut distinguer deux groupes : les poissons ronds, espèces pélagiques actives, et les poissons plats, espèces démersales ayant un métabolisme standard sensiblement moins élevé, comme l'illustre la figure 2.

- D'une manière générale, les variations de la consommation d'oxygène en fonction du poids ( $w$ ) sont décrites par la relation d'Huxley, 1932 :

$MO_2 = aw^b$  dans laquelle  $a$  est le coefficient d'intensité et  $b$  l'exposant de masse. La valeur de  $a$  détermine le niveau métabolique et varie donc avec la température. L'exposant de la masse corporelle,  $b$ , est indépendant de la température et prend des valeurs comprises entre 0,5 et 1,05 selon l'espèce considérée (HEUSNER, 1982 ; DUVAL, 1983). Néanmoins, la valeur de 0,80 est généralement admise chez les poissons Téléostéens, et la  $MO_2$  standard répond assez bien à l'équation générale définie par WINBERG, (1956) pour une température de 20°C :

$$MO_2 \text{ st (ml. } O_2 \text{/h)} = 0,336 w^{0,80}$$



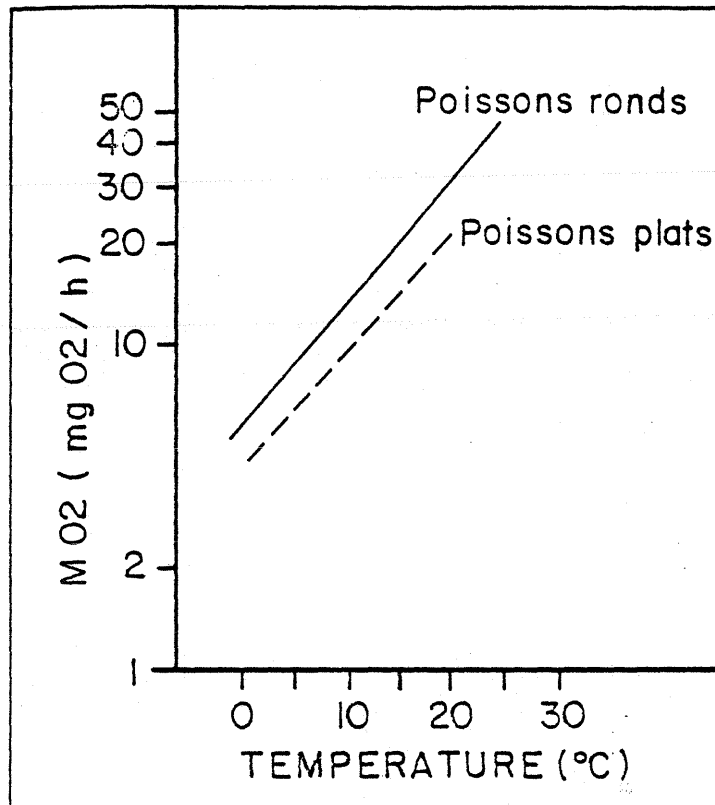


Figure 2 - Niveau de consommation d'oxygène standard pour les poissons ronds (dominante salmonidés) et les poissons plats, selon DUTHIE, 1982 - poissons de 250 g auparavant acclimatés -

- Par ailleurs, il est admis par tous qu'une espèce donnée prise à un stade donné a un niveau métabolique déterminé par la température. Très grossièrement, à l'intérieur d'une plage thermique donnée, une variation de température de 10°C est susceptible de doubler, tripler, voire même quadrupler très temporairement ou à plus long terme, la demande en O<sub>2</sub> en fonction de la capacité d'adaptation de l'espèce. Celle-ci, définie par le Q<sub>10</sub> varie pour une espèce donnée en fonction de nombreux paramètres : niveau thermique, optimal ou au contraire critique, intensité du choc thermique, histoire antérieure du poisson ... Dans tous les cas, il y a très peu d'espèces qui peuvent maintenir une activité métabolique normale dans une gamme thermique très étendue. On considère (BRETT and GROVES, 1979 ; DUTHIE and HOULHIAN, 1982) que la capacité d'adaptation de l'espèce est toute relative lorsque le Q<sub>10</sub> est compris entre 1 et 2 et qu'il n'y a pas de compensation métabolique lorsque le Q<sub>10</sub> est supérieur ou égal à 2.

- Plusieurs zones correspondant à des niveaux métaboliques différents ont été schématiquement définies pour traduire les relations entre la consommation d'oxygène et un paramètre donné, la disponibilité en oxygène dans le milieu, par exemple (Fig. 1) :

Selon HUGHES (1964), on parle d'indépendance respiratoire lorsque le QO<sub>2</sub> est indépendant de la teneur en oxygène du milieu. Un tel comportement reflète une certaine capacité de régulation des animaux face aux variations du milieu (oxygen regulator). On parle de dépendance respiratoire lorsqu'il y a une correspondance directe entre la consommation et la disponibilité en oxygène (oxygen conformer). C'est un comportement très fréquent à partir d'une concentration d'oxygène (seuil critique) qui varie selon la température, l'activité et l'espèce de poisson. S'il y a eu acclimatation progressive du poisson à une basse pression d'oxygène, le seuil critique est abaissé, du moins si les autres conditions environnementales sont optimales. Si celles-ci sont critiques, au contraire, ce seuil est augmenté. Selon HUGHES, la pression partielle d'oxygène correspondant au point où le sang cesse d'être saturé à 100% donne une très bonne indication du seuil d'oxygène critique déterminant le passage en zone de dépendance respiratoire.

D'une manière générale, le QO<sub>2</sub> standard s'accroît progressivement pour des concentrations en oxygène relativement faibles, et atteint un maximum (correspondant à une augmentation de l'activité ventilatoire du poisson)

avant de chuter brutalement. Ce maximum correspond au seuil de tolérance et définit les zones de tolérance (survie indéfinie du poisson) et de résistance (survie limitée). Le seuil létal correspond à la mortalité de l'ensemble de la population (LD 100). La LD 100 est la "Lethal Dose" provoquant la mortalité de l'ensemble du lot après un temps d'exposition donné, soit 24 h en général. Classiquement on distingue la LD 50 et parfois la LD 10 qui correspondent à la concentration létale moyenne provoquant respectivement 50% et 10% de mortalité dans une population au bout de 6 à 48h d'exposition. Le temps de résistance de 50 ou de 10% de la population à un niveau d'oxygène donné est de même exprimé par le LT 50 et le LT 10 (LT = "Lethal Time").

- Plusieurs types de réponses, comportementales, physiologiques et biochimiques sont mises en oeuvre lorsque le poisson se trouve en situation de détresse physiologique, ce qui est le cas lors du passage de la normoxie à l'hypoxie, par exemple. Les modifications du comportement sont les plus apparentes. A une brève excitation, assimilée à un réflexe de fuite, fait suite d'ordinaire une phase de calme transitoire qui précède une phase de surexcitation générale accompagnée de mouvements vers la surface. Ces sursauts ultimes, interprétés souvent comme une tentative de passage à la respiration aérienne (phénomène fréquent chez les espèces tropicales) précèdent de peu la mort. Bien évidemment en situation de stress le comportement alimentaire est immédiatement modifié. Le niveau d'oxygène correspondant à une réduction de la prise de nourriture de 10 ou de 50% après un temps d'exposition de 24 h est parfois évalué.

Les premières réponses physiologiques apparaissent après un délai de quelques secondes et sont suivies, au fur et à mesure que les différents seuils de sensibilité de l'espèce sont atteints, par des modifications de type adaptatif d'intensité très variable d'une espèce à l'autre (HOLETON, 1979). Le schéma classiquement admis est le suivant :

- vif accroissement instantané et transitoire de la glycémie avec décharge d'adrénaline et de corticoïdes (indicateurs de stress) et premières accumulations de lactate ;

- accroissement des échanges respiratoires par accélération du rythme respiratoire et du taux d'extraction (hyperventilation) ;

- accroissement de la pression sanguine et du flux cardiaque largement compensé par une bradycardie ;

- modifications des échanges sanguins au niveau tissulaire.

D'autre part, une des principales adaptations de type biochimique en conditions hypoxiques est une augmentation de l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène.

## II - L'HYPOXIE CHEZ LES POISSONS MARINS

Face à une agression du milieu extérieur, baisse d'oxygène, par exemple, le poisson développe une "stratégie adaptative" dont l'efficacité varie, pour une espèce donnée, en fonction du stade de développement. Les jeunes stades apparaissent d'autant plus vulnérables qu'ils sont peu mobiles et qu'ils ont des besoins élevés.

### 2.1 - LES OEUFS

#### 2.1.1 - Les besoins

La comparaison des données existant dans la littérature est d'autant plus délicate que le  $QO_2$  n'est pas toujours rapporté à l'oeuf entier, mais très souvent au poids de matière sèche de l'oeuf, soit débarrassé du chorion, soit amputé de la vésicule vitelline pour les oeufs embryonnés. De plus, la méthodologie et les conditions expérimentales sont extrêmement variées, et le mode d'expression des résultats n'est pas standardisé.

Les besoins en oxygène de l'oeuf augmentent progressivement au cours du développement embryonnaire. Selon les auteurs, entre la fécondation et le stade préclosion, les besoins en oxygène sont en moyenne multipliés par deux ou par trois chez les poissons marins. Ce coefficient multiplicateur pourrait même momentanément atteindre dix ou même plus. Le tableau 1 regroupe quelques valeurs moyennes du  $QO_2$  ( $\mu\text{g}/\text{mg sec}/\text{h}$ ) obtenues chez les oeufs de poisson marin.

En première approximation on peut retenir que :

- le  $QO_2$  "standard" est multiplié par trois entre le début et la fin de l'incubation, du moins lorsque celle-ci a lieu à la température moyenne de ponte ;

Tableau 1 - Estimation du  $QO_2$  standard moyen au stade embryonné ou préclosion et en conditions thermiques naturelles (8-17°C selon les espèces).

Espèce	$QO_2$ standard ( $\mu\text{g}/\text{mg sec/h}$ )	Auteurs
Plie ( <u>Pleuronectes platessa</u> )	6,1 6,2	DE SILVA & TYTLER, 1973 BURFIELD, 1928
Sole ( <u>Parophrys vetulus</u> )	6,7	ALDERDICE & FORRESTER, 1968
Sardine ( <u>Sardinops sagax</u> )	2,2	LASKER & THEILACKER, 1962
Bar ( <u>Dicentrarchus labrax</u> )	2,2	PIONETTI, 1983
Hareng ( <u>Clupea harengus</u> )	6,4	HOLLIDAY & al., 1964 DE SILVA & TYTLER, 1973
Sebaste ( <u>Sebastes rhodochloris</u> )	2,5	THEILACKER & DORSEY, 1980
( <u>Sebastes eos</u> )	2,8	"
Anchois ( <u>Engraulis mordax</u> )	1,4-2	"

- les  $QO_2$  "standard" relevés dans la littérature pour 8 espèces marines et une température d'incubation comprise entre 8 et 17°C se situent entre 2 et 6  $\mu\text{g}$  d'oxygène/mg M.S./h (M.S. = matière sèche).

### 2.1.2 - Comportement en conditions hypoxiques

Les effets de l'hypoxie sur l'embryogenèse ont été peu étudiés chez les poissons marins. Par contre, ils sont bien connus chez les espèces d'eau douce (DOUDOROFF and SHUNWAY, 1970 ; DAVIS, 1975). D'une manière générale, selon le niveau d'hypoxie et sa durée moyenne, on observe :

- un simple retard dans le développement embryonnaire et l'obtention de larves anormalement petites et faibles ;

- un retard important dans le développement embryonnaire entraînant une réduction du taux d'éclosion et un accroissement du taux de malformations larvaires ;

- dans les cas extrêmes, un arrêt du développement embryonnaire lorsque la concentration en oxygène atteint des valeurs critiques voisines de 2,5 ppm en conditions thermiques favorables.

Chez les Salmonidés, l'incubation est retardée en-dessous de 9 ppm, et le seuil critique moyen est de 2,5 - 3 ppm. Chez la morue du Pacifique (Gadus macrocephalus) il est de 2 ppm, chez le fondule (Fundulus sp) et le bar rayé (Morone saxatilis) il serait plus élevé : 4-5 ppm. D'autre part, des oeufs de sole ont été observés en estuaires dans les zones très peu oxygénées (1,5 à 2 ppm), sans autre indication (ALABASTER, 1973). Même si le seuil critique est en moyenne bas, il faut avoir à l'esprit qu'il doit être majoré d'au moins 2 ppm en fin d'incubation, le stade prééclosion étant particulièrement fragile.

### 2.1.3 - Conclusion

Les besoins en oxygène de l'oeuf de poisson augmentent très sensiblement au cours de l'embryogenèse pour atteindre un maximum de l'ordre de 20 à 60 g/kg de poids frais/h à l'éclosion. Comme chez les salmonidés, on peut considérer que le développement embryonnaire commence à être affecté dès que l'on s'éloigne de la saturation et que le seuil critique (arrêt du développement) moyen est relativement bas. En première approximation, on peut le situer vers 2,5 ppm pour les oeufs pélagiques et vers 2 ppm, voire moins, pour les oeufs démersaux globalement plus tolérants. En-dessous de ce

seuil, même en situation thermique favorable, on peut considérer que le rendement de l'éclosion et surtout la viabilité des larves seront faibles. Il semble que l'oeuf soit très dépendant du milieu et que les oeufs des espèces côtières se trouvent assez facilement en situation hypoxique en fin de développement, en particulier lorsque celui-ci s'achève en zone estuarienne.

## 2.2 - LA LARVE DE L'ECLOSION A LA METAMORPHOSE

### 2.2.1 - Les besoins

Le tableau 2 regroupe les valeurs du  $QO_2$  observées chez les premiers stades larvaires de 8 espèces de poisson marin. Globalement le  $QO_2$  de routine se situe entre 2 et 8  $\mu\text{g}/\text{mg M.S.}/\text{h}$ . Comme l'ont montré DE SILVA et TYTLER (1973) pour le hareng et la plie, LAURENCE (1978) pour la morue et la le lieu, CETTA et CAPUZZO (1982) pour la plie américaine, etc..., il dépend du stade de développement. Ainsi le  $QO_2$  de la plie ne représente à la métamorphose que le 1/3 du  $QO_2$  de la larve vésiculée. Cette variation interstade est moins prononcée chez le hareng dont les changements anatomo-morphologiques sont moins spectaculaires lors de la métamorphose. Par contre, lorsque l'on considère le métabolisme total, le volume d'oxygène nécessaire au bon développement d'une larve augmente au cours de sa croissance (Fig. 3). Fort heureusement la larve devient de plus en plus mobile, ses réflexes de chasse s'affinent et le volume d'eau exploré par unité de temps augmente considérablement au cours de l'ontogenèse. A noter aussi que selon DE SILVA et TYTLER (1973) l'écart entre le  $QO_2$  des larves anesthésiées (assimilé ici au  $QO_2$  standard) et de larves non anesthésiées s'atténue avec l'âge.

### 2.2.2 - Le comportement de la larve en conditions hypoxiques

Les jeunes larves sont généralement considérées comme extrêmement sensibles à toute variation de l'environnement et, en particulier, les perturbations comportementales observées sont étroitement dépendantes du niveau d'oxygène dans le milieu.

Tableau 2 - QO<sub>2</sub> (µg/mg m.s/h) et limites de tolérance connus chez la larve de poissons marins

Auteur	Espèce	Stade	T°	Age (jours)	12H LD 50 (ppm)	LT 50 (2 ppm)	QO <sub>2</sub> µg/mg/ m.s./h	
DE SILVA & TYTLER, 1973	<u>Clupea harengus</u>	l. vésiculée	10	1-8	2.75	155'	1.55	3.73
		post-larve		21-28	4.40	345'	1.71	3.42
		"		42-49	5.10	20'	1.90	3.16
		"		56-63	4.16	24'	-	-
		métamorphosée		70-80	3.10	74'	1.35	1.95
DE SILVA & TYTLER, 1973	<u>Pleuronectes platessa</u>	l. vésiculée	10	1-8	3.90	61'	3.57	5.87
		post-larve		21-28	3.80	41'	2.78	4.72
		"		42-49	3.60	40'	1.48	1.60
		métamorphosée		77-84	2.41	135'	1.05	1.81
LASKER & THEILACKER, 1963	<u>Sardinops saga</u>	(sardine du Pacifique)	14	1-2				1.80
THEILACKER & DORSEY, 1980	<u>C. harengus</u>		8	1-10				3.30
"	<u>E. mordax</u>	(anchois)	17	1-30				5.0
"	<u>Theragra chalcogramma</u>	(morue du Pacifique)	4	11-14				2.43
DAVENPORT & LØNNING, 1980	<u>Gadus morhua</u>	(morue)	5	4-8				2.8
SOLBERG & TILSETH, 1984	"		5	4-8				1-1.4
LAURENCE, 1975	<u>Pseudopleuronectes americanus</u>	(flet américain)	5	7-50				7-8.5
HUNTER & KIMBRELL, 1980	<u>Scomber japonicus</u>	(maquereau)	18	1-20				8



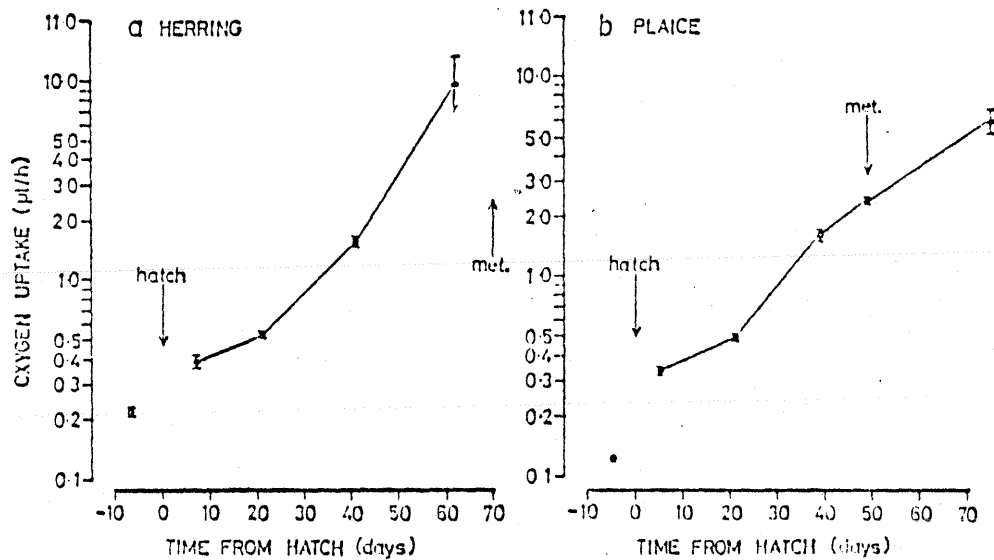


Figure 3 : Evolution de la  $MO_2$  de routine de la larve de hareng et de plie au cours de l'ontogenèse (DE SILVA & TYTLER, 1973). A  $10^\circ\text{C}$  la  $MO_2$  ( $\mu\text{l}$  d' $O_2$ /larve/h) est donnée par les équations suivantes, le poids  $W$  étant exprimé en mg sec.

$$MO_2r = 1.88 W^{0.82} \text{ pour le hareng}$$

$$MO_2r = 1.67 W^{0.65} \text{ pour la plie.}$$

- Il semble qu'il existe généralement dès ce stade un certain ajustement du  $QO_2$  en fonction de la disponibilité en oxygène du milieu, et que cette capacité de régulation dépend, pour une espèce donnée, du stade de développement de la larve : chez le hareng et la plie, DE SILVA et TYTLER (1973) ont montré qu'en dépit de variations importantes du  $QO_2$ , entre 100 et 50% de saturation, il existe un certain ajustement du  $QO_2$  moyen aux premiers stades larvaires. Puis la larve passe par une phase de dépendance étroite avec le milieu, même à des niveaux d'oxygène proches de la saturation qui se poursuit jusqu'à la métamorphose. Cette dépendance augmente avec l'âge. Un contrôle relatif du  $QO_2$  réapparaît seulement après la métamorphose, c'est-à-dire lorsque la capacité respiratoire de la larve réaugmente à nouveau. Les premières semaines de vie larvaire correspondent donc à une période de très grande fragilité, coïncidant avec le passage progressif à une alimentation exogène et la mise en place des principales fonctions.

- Il a été montré chez sept espèces de poisson marin (BROWNELL, 1980) qu'en conditions d'hypoxie prolongée (24 h), la prise de nourriture de jeunes larves peut être considérablement affectée. Après une courte phase d'alternance de période d'activité de chasse et de repos, on note une réduction notable d'activité. Ainsi, au stade considéré comme le plus critique (première alimentation) il y a une réduction sensible de la prise de nourriture à des niveaux d'oxygène relativement élevés, soit de l'ordre de 5 ppm. Celle-ci devient très importante (50%) à des concentrations de 3 à 4 ppm selon le degré de sensibilité de l'espèce concernée.

- Par ailleurs, il semble que dans la nature les larves ont tendance à fuir les zones mal oxygénées. Les expériences de DEUBLER et POSNER (1963) démontrent que la jeune larve de flet (Paralichthys lethostigma) est capable d'éviter, lorsque le choix est possible, les concentrations d'oxygène inférieures à 5 ppm. Cette fuite est totale à 1,5 ppm aux températures extrêmes, tandis qu'elle est légèrement retardée (1 ppm) à température ambiante.

- En terme de survie les larves apparaissent malgré tout très tolérantes en situation d'hypoxie accidentelle ou temporaire. Cette tolérance dépend de l'espèce et de son stade de développement (Tableau 3). A noter que celle-ci est déterminée expérimentalement pour des temps d'exposition relativement courts, variant entre 12 et 24 h selon les auteurs. Chez la

Tableau 3 - Relation entre la consommation d'oxygène (MO<sub>2</sub>) standard (st) ou de routine (r) exprimée en mg/h et le poids (W) exprimé en g de poids vif chez les poissons marins (juvéniles et adultes).

Espèce	Poids (g)	10°C	15°C	20°C	Auteurs
Flet <u>Platichthys flesus</u>	5-1000		MO <sub>2</sub> st = 0.11 W <sup>0.81</sup>		DUTHIE 1982
Limande <u>Limanda limanda</u>	5-500		MO <sub>2</sub> st = 0.14 W <sup>0.63</sup>		"
Limande sole <u>Microstomus kitt</u>	5-500		MO <sub>2</sub> st = 0.17 W <sup>0.78</sup>		"
Plie <u>Pleuronectes platessa</u>	5-6	MO <sub>2</sub> st = 0.31 W <sup>0.72</sup>			EDWARDS et al 1980
Cynoglosse <u>Cynoglossus brevis</u>	5-6			MO <sub>2</sub> st = 0.37 W <sup>0.734</sup>	"
Turbot <u>S. maximus</u>	5-20	MO <sub>2</sub> r = 0.17 W <sup>0.83</sup>	MO <sub>2</sub> r = 0.31 W <sup>0.69</sup>	MO <sub>2</sub> r = 0.42 W <sup>0.79</sup>	SCHERRER 1984
Bar <u>D. labrax</u>	1-20	MO <sub>2</sub> r = 0.19 W <sup>0.84</sup>	MO <sub>2</sub> r = 0.49 W <sup>0.68</sup>	MO <sub>2</sub> r = 0.66 W <sup>0.79</sup>	BICAL 1979
Mulet <u>Chelon labrosus</u>	1-3	MO <sub>2</sub> r = 0.24 W <sup>0.36</sup>	MO <sub>2</sub> r = 0.47 W <sup>0.95</sup>	MO <sub>2</sub> r = 0.97 W <sup>0.78</sup>	CLADAS 1984
Saumon atlantique <u>S. salar</u>	adulte		MO <sub>2</sub> r = 0.15 W <sup>0.84</sup>		KAZAKOV & KHALYAPINA 1981
	juvénile		MO <sub>2</sub> r = 0.53 W <sup>0.86</sup>		

larve de hareng et surtout celle de plie (DE SILVA and TYTLER, 1973), la résistance est élevée au stade larve vésiculée, elle décroît ensuite (phase correspondant au développement des branchies) pour réaugmenter au moment de la métamorphose (développement des pigments respiratoires). La plie métamorphosée a une LD 50 de 2,5 ppm, au même stade elle est de 3 ppm chez le hareng.

Chez 7 espèces de poissons marins (Soleidés, Gadidés, Sparidés) de un mois environ, et pour une durée d'exposition de 24 h, la LD 50 évolue entre 3,5 ppm pour les espèces les plus fragiles et 2,3 ppm pour les plus résistantes (BROWNELL, 1980). Chez la larve vésiculée, les données sont concordantes : LD 50 de 2,2 à 2,7 ppm chez le hareng, 3,9 chez la plie (BISHAY, 1960 ; DE SILVA et TYTLER, 1973), 2,50 chez la blennie (SASKENA et JOSEPH, 1972). A ce stade, le LT 50 est pour la plie et le hareng respectivement de 1 h et 2 h 30 à 2 ppm et simplement de l'ordre de 30 minutes à 0,8 ppm.

### 2.2.3 - Conclusion

La larve vésiculée vit sur ses propres réserves pendant au moins 1 semaine en moyenne. Elle est relativement exigeante mais un peu moins vulnérable que l'oeuf en cours d'éclosion. Le  $QO_2$  de la larve décroît relativement rapidement avec l'âge et ne représente guère à la métamorphose que le 1/3 de celui de la larve vésiculée. En première approximation le métabolisme de routine (larve au repos) de la larve métamorphosée se situe entre 20 et 80 g/kg de poids vif/h selon les espèces et les conditions d'élevage. A ce stade le métabolisme de routine correspond à environ 1,5 fois le métabolisme de base.

En définitive, même si des mécanismes adaptatifs plus ou moins évolués entrent en jeu très tôt chez la larve (ajustement métabolique, réflexe de fuite et d'évitement), en terme de croissance les conséquences peuvent devenir fâcheuses lors d'un séjour prolongé en-dessous de 5 ppm. On peut ainsi considérer que la croissance est réduite de moitié, environ 2 ppm au-dessus du seuil létal. Il semble cependant que les mortalités ne deviennent significatives qu'en-dessous de 2-3 ppm pour les espèces et les stades les plus sensibles, et en-dessous de 1-2 ppm pour les espèces et les stades les plus tolérants. Les auteurs s'accordent à reconnaître que le

passage à une alimentation exogène coïncide avec une période de plus grande fragilité de la larve. Par ailleurs, il est admis que la larve ne peut tolérer des bas niveaux d'oxygène que pendant une courte période estimée à 30-60 minutes à 2 ppm.

## 2.3 - LE JUVENILE ET L'ADULTE

### 2.3.1 - Les besoins

Comme pour les stades précédents, les besoins en oxygène ont été déterminés expérimentalement chez plusieurs poissons marins, les données étant plus fréquentes pour les petites tailles. Comme mentionné précédemment, la consommation spécifique suit la loi des tailles et diminue selon une relation allométrique lorsque le poids augmente. A titre indicatif, quelques équations traduisant les relations entre la  $MO_2$  et le poids sont regroupées dans le tableau 3. A ce stade du développement le  $QO_2$  est classiquement rapporté au poids vif.

La grande variabilité des conditions expérimentales et de la méthodologie rend les comparaisons interspécifiques délicates. Cependant, quelques tendances peuvent être dégagées :

- Les auteurs s'accordent à admettre que c'est surtout à partir du stade juvénile que les besoins métaboliques des poissons plats (démersaux) sont significativement plus faibles que ceux des poissons ronds (pélagiques). Selon DUTHIE (1982), le  $QO_2$  standard du juvénile de morue serait de l'ordre de 80 mg/kg/h au lieu de 30-40 chez la plie et 40-60 pour le groupe flet, limande et limande sole. Les mêmes auteurs proposent les deux équations suivantes pour traduire les relations entre la  $MO_2$  (Y exprimé en mg  $O_2$ /h) d'un poisson de 250 g et la température (T) :

$$\text{Log } Y = 0,036 T + 0,600 \text{ pour les poissons plats}$$

$$\text{Log } Y = 0,038 T + 0,743 \text{ pour les poissons ronds.}$$

- C'est aussi à partir du stade juvénile que les rapports entre les différents niveaux métaboliques s'affirment. En toute première approximation les rapports entre le  $QO_2$  standard et le  $QO_2$  de routine peuvent être schématisés par les deux équations suivantes :

$$QO_{2r} = 1,5 QO_2 \text{ st pour les Poissons Démersaux}$$

$$QO_{2r} = 3 QO_2 \text{ st pour les Poissons Pélagiques}$$

Bien que le  $QO_2$  correspondant au métabolisme actif soit extrêmement fluctuant, pour les poissons plats le  $QO_2$  standard et le  $QO_2$  actif seraient généralement dans un rapport de 1 à 5 et pour les poissons pélagiques ils seraient dans un rapport de 1 à 10.

- C'est à ce stade aussi que, dans un système intensif, l'éleveur tend, dans un souci de rentabilité, à utiliser les charges maximales compatibles avec une bonne survie et une bonne croissance. Dans ce but, le niveau de consommation d'oxygène brute d'un bassin est estimé et rapporté à la biomasse. La consommation d' $O_2$  (mg/g/h) apparente est assimilée à celle d'une population en activité ayant un comportement social donné et ne correspond pas strictement à celle d'un individu isolé. C'est une donnée indicative pour l'éleveur. Plusieurs auteurs ont montré qu'en conditions thermiques et halines contrôlées la consommation moyenne brute passe par un maximum quelques heures après le repas et est dépendante à la fois du régime alimentaire et du niveau d'alimentation (SOOFIANI et HAWKINS, 1980). Le tableau IV regroupe quelques valeurs du  $QO_2$  brut (métabolisme actif) déduit de simulations de coupure d'eau de courte durée dans des bassins en exploitation ou de mesure in situ. A titre de comparaison la figure 4 donne l'évolution de la consommation brute d'oxygène de la truite et du turbot pour deux températures d'élevage. Chez un turbot de 100 g le  $QO_2$  brut est à 10-12°C en moyenne de 100 mg/kg/h ; il est en moyenne au moins deux fois plus élevé chez la truite. Toutefois ce rapport se réduit notablement lorsque la température optimale de croissance est prise en compte.

Tableau 4 - Consommation d'oxygène brute déduite d'expériences de simulation de coupure d'eau de courte durée ou de mesures in situ.

Espèce	Poids (g)	Température	Etat nutritionnel	QO <sub>2</sub> mg/g/h	Auteurs
Bar	20	24	Normal	0.17 ± 0.03	DOSDAT, 1984
Daurade	40	24	Normal	0.26 ± 0.05	
Morue	50	15	Normal	0.22 ± 0.31	SOOFIANI & HAWKINS, 1980
Turbot	30	16	Normal	0.130 ± 0.250	BROWN et al., 1984
	100	19	Normal	0.13 ± 0.190	WALKER, 1985
Turbot	25	18	24 h à jeun	0.167 ± 0.053	PERSON-LE RUYET et ANSQUER, 1986

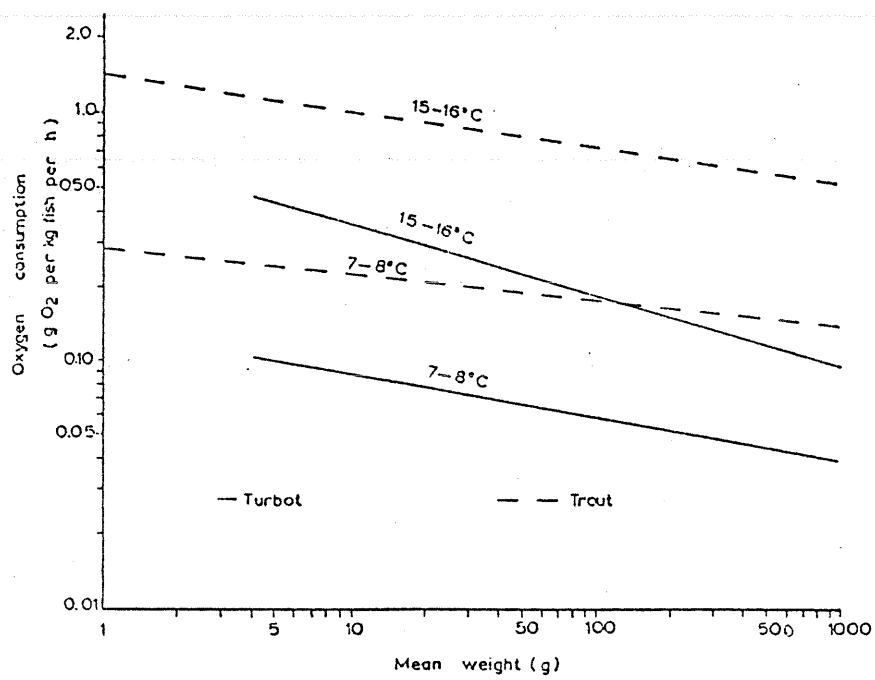


Figure 4 - QO<sub>2</sub> brut chez la truite et le turbot  
(selon BROWN et al., 1984)



### 2.3.2 - Le comportement du juvénile et de l'adulte en conditions hypoxiques

Comme mentionné précédemment (I) dès que le poisson quitte la normoxie il réagit immédiatement en augmentant son activité générale, puis après une période de transition plus ou moins longue il s'adapte à la nouvelle situation. Pour les "oxygen conformers" il y a compensation métabolique jusqu'au seuil critique.

- La phase d'excitation suivant immédiatement la baisse d'oxygène est généralement interprétée comme un comportement de fuite. Le niveau d'oxygène provoquant ce réflexe de fuite (ou d'évitement) vers des zones mieux oxygénées est très variable d'une espèce à l'autre, et pour une espèce donnée le seuil de sensibilité dépend de l'âge et de la saison. DEUBLER et PONSER (1963) ont montré que le flet américain détecte immédiatement des niveaux d'oxygène de 3 ppm et fuit ces zones sur le champ. Le jeune saumon chinook (*O. tshawytscha*) évite les zones où la concentration en oxygène est inférieure à 6 ppm. L'achigan (*Micropterus salmoides*) fuit faiblement les zones de 3 à 4 ppm mais évite nettement les niveaux de 1,5 ppm. Cette modification transitoire du comportement peut permettre au poisson de franchir des barrières et de traverser des zones hypoxiques. L'alose (*A. alosa*) peut ainsi traverser des poches de 2 ppm, et les saumons migrateurs doivent fréquemment franchir des barrières de l'ordre de 3 ppm d'oxygène. Dans des zones peu stables comme les estuaires, les espèces sédentaires apparaissent plus tolérantes que les espèces de passage qui fuient généralement lorsque le niveau d'oxygène approche 3 ppm. Les bas niveaux d'oxygène peuvent aussi modifier le comportement de bancs de poissons. Chez l'anchois (*Engraulis mordax*), le banc se disperse lorsque le niveau d'oxygène atteint 2 ppm. Ce même comportement a été observé pour d'autres espèces, par exemple chez l'alose canadienne (*Alosa fallax*) aux alentours de 4 ppm.

- Le niveau d'oxygène, ou plutôt la pression partielle correspondant au point où le sang cesse d'être saturé à 100% donne une très bonne indication du seuil d'oxygène critique déterminant le passage en zone de dépendance respiratoire. Chez la truite et chez les poissons amphibiotes, il est de l'ordre de 80-100 mm de Hg, soit approximativement 5-6 ppm (DAVIS, 1975). Si

peu de données précises existent pour les espèces marines (HUGHES and UMEZAWA, 1968), on peut noter que le seuil critique ne se situe jamais en-dessous de 4,5 ppm. Lors d'expériences de respirométrie (BICAL, 1979) montre bien que chez le bar le  $QO_2$  est indépendant de la teneur en oxygène du milieu jusqu'à 3-3,5 ppm. Chez le mulot (Chelon labrosus), CLADAS (1984) a obtenu des résultats comparables. Il observe aussi que le seuil critique est légèrement abaissé (de l'ordre de 1 ppm) chez les très jeunes stades qui s'adaptent mieux aux conditions limites (Tableau 5).

Indépendamment du niveau d'alimentation, à partir d'un certain seuil la croissance devient étroitement dépendante de la disponibilité en oxygène. Cette altération de la croissance a été abondamment mentionnée chez les poissons d'eau douce et amphibiotes : DOUDOROFF et WARREN (1965), CHIBA (1966), STEWART et al. (1967), BRETT et BLACK BURN (1981), etc... Lors d'une revue de synthèse se rapportant à la carpe, l'achigan, les saumons coho et nerka, ces derniers auteurs concluent que chez le juvénile la croissance et le taux de conversion ne sont pas affectés, après une période d'exposition relativement courte (6-8 semaines), à des taux d'oxygène supérieurs à 4-4,5 ppm (Fig. 5). La capacité respiratoire s'améliorerait même aux concentrations d'oxygène subcritiques (hématocrite plus élevée), et aucune altération des branchies n'est notée en-dessous de 3 ppm lors d'une exposition de six semaines. Chez les saumons du Pacifique (O. nerka et O. kisutch), à 15°C, la vitesse de croissance est réduite de 50% simplement vers 3-3,5 ppm, et il n'y a perte de poids que vers 2 ppm. Selon certains auteurs, le seuil d'oxygène limitant significativement la croissance se situerait plus haut, ce qui n'est pas surprenant d'autant plus que la taille, la température, le niveau d'alimentation et les autres paramètres physico-chimiques modifient la sensibilité d'une espèce donnée. Ainsi FRADKINE (1985) a mis en évidence chez la truite (S. gairdneri) les répercussions d'une diminution modérée (5,4 ppm à 15°C) du taux d'oxygène dissous sur la croissance et le métabolisme protéique. Selon cet auteur, la prise de nourriture subit une importante réduction (40% sur les quatre premières semaines et de 70% sur les quatre semaines suivantes), et le taux de transformation alimentaire devient peu satisfaisant. Il est clairement démontré que les perturbations de la croissance résultent d'une utilisation notable de l'apport alimentaire à des fins énergétiques, au détriment de l'anabolisme.

Tableau 5 - Valeurs du seuil de dépendance respiratoire et du seuil léthal pour quelques juvéniles de poissons marins.

Espèce	Seuil de dépendance respiratoire (ppm)	Seuil léthal	Auteurs
Flet	3-4		VOYER & MORRISSON, 1971
Morue	3		SAUNDERS 1963
Fondule		0,4	VOYER & HENNEKEY, 1972
Bar	3-3.5	0.8	BICAL, 1979 ; DOSDAT, 1983
Mulet	2.3	0.5-0.8	CLADAS, 1984
Turbot		0.8	PERSON-LE RUYET & ANSQUER 1986

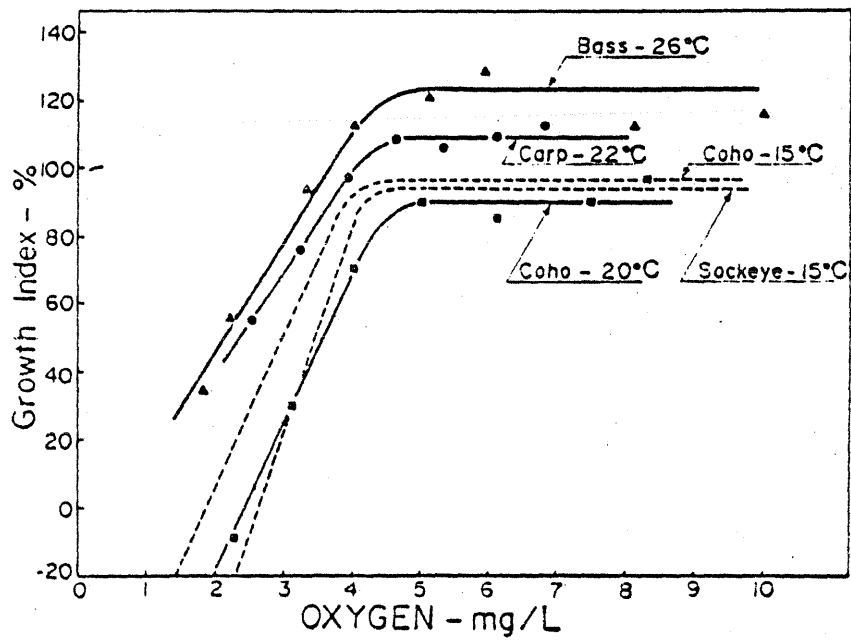


Figure 5 - Relation entre le taux de croissance et le niveau d'oxygène dans le milieu (d'après BRETT & BLACKBURN, 1981).

- D'autre part, la fécondité d'une espèce étant dépendante des conditions trophiques et environnementales, un séjour prolongé accidentel (impossibilité de fuite) des reproducteurs en condition hypoxique perturbe la maturation et réduit le volume et la qualité des pontes. ALABASTER (1973) note que la ponte de sole peut avoir lieu à des concentrations en oxygène excessivement bas, de l'ordre de 1 ppm, et qu'in situ la densité des prélèvements d'oeufs est en rapport avec la disponibilité en oxygène du milieu. Par ailleurs chez Pimephales promelas, BRUNGS (1971) a montré qu'après un séjour de onze mois à 1 ppm il n'y a pas de ponte, et entre 2 et 5 ppm la fécondité est corrélée au niveau d'oxygène. Les conséquences au niveau recrutement sont d'autant plus évidentes que les chances de survie de larves fragilisées sont amoindries.

- En terme de survie, les juvéniles et les adultes de poisson sont généralement extrêmement résistants, que l'hypoxie soit progressive ou accidentelle. Des simulations de coupure d'eau ont montré que les juvéniles de turbot, bar et daurade ont un seuil létal de 0,8 ppm, et que selon la charge ce niveau d'oxygène peut être toléré pendant quelques heures. Même si la LD 50 et le LT 50 n'ont pas été évalués, il semble que, à charge équivalente, le bar et la daurade résistent moins longtemps que le turbot à des niveaux d'oxygène de 0,8 ppm. Le tableau 5 donne les valeurs du seuil létal rapportées dans la littérature. Le seuil létal des poissons marins est ainsi excessivement bas : 0,4 à 0,8 ppm. Il est du même ordre chez le fondule (F. heteroclitus) : LD 50 à 0,8 ppm et LD 100 à 0,4 ppm (VOYER et HENNEKEY, 1972). Il semble légèrement plus élevé chez les salmonidés : 1,5 - 1,7 ppm chez le saumon atlantique (KAZAKOV & KHALYAPINA, 1981).

- Une acclimatation à des bas niveaux d'oxygène augmente la tolérance du poisson et ses chances de survie d'autant plus qu'elle est très progressive. SHEPARD (1965) a montré que l'omble de fontaine (Salvelinus fontinalis) acclimatée à des taux d'oxygène correspondant à 50% de la saturation tolère 1 ppm alors que sans acclimatation la LD 50 est de 1,8 ppm. On considère en général que pour des concentrations en oxygène supérieures au seuil létal, dix jours d'acclimatation suffisent à réduire de moitié le seuil de tolérance d'une espèce donnée. Il est aussi généralement admis que les variations nyctémérales fréquentes atteignant des niveaux de 2-3 ppm d'oxygène affectent autant la croissance que de bas niveaux d'oxygène stables.

### 2.3.3 - Conclusion

- La consommation d'oxygène suivant la loi des tailles on peut, en première approximation se baser pour un poisson démersal en activité sur une consommation en oxygène de l'ordre de 200 mg/kg/h à 100 g et de 100 mg/kg/h à 1 kg. Ces normes doivent être au minimum doublées, voire même triplées pour approcher les besoins d'un poisson pélagique ayant un optimum thermique équivalent. Le rapport du  $QO_{2st}$  et du  $QO_{2r}$  sont globalement dans un rapport de 1 à 5 pour les poissons plats et de 1 à 10 pour les poissons pélagiques.

- Le réflexe de fuite est bien développé chez le juvénile et l'adulte qui peuvent éviter les zones peu propices avec un maximum d'efficacité dès que le niveau d'oxygène baisse et avec plus ou moins de succès lorsque l'activité de nâge commence à être affectée. En terme de survie, les poissons marins apparaissent relativement résistants, tout particulièrement lorsque l'hypoxie est progressive. Cependant une hypoxie sévère ne peut être tolérée que pour de courtes périodes. Ainsi une exposition de courte durée à 1 ppm ou moins est généralement tolérée par le juvénile ou l'adulte, la mortalité n'intervenant qu'au bout de quelques minutes ou quelques heures. Par contre, les conséquences sur la croissance et l'état général du poisson sont trop généralement sous-estimées, voire même négligées. Or, il apparaît clairement que toutes les fonctions métaboliques sont perturbées en conditions d'hypoxie même légères. S'il y a généralement une bonne régulation jusqu'au seuil critique (extrêmement fluctuant) c'est au prix d'une dépense énergétique supplémentaire, et donc aux dépens de la croissance, voire même de la survie de la population à moyen ou à long terme.

### III - CONCLUSION GENERALE

Comme nous l'avons déjà rappelé, il est d'autant plus difficile de cerner l'action d'un facteur dans les conditions naturelles qu'il ne varie pas isolément. Il existe ainsi des interactions entre le taux d'oxygène, la température et la salinité. De plus, il n'est pas commode de reproduire au laboratoire des modèles sinon conformes, du moins proches de la réalité. Les conclusions proposées ici sont donc à prendre avec réserve.

### - Besoins en oxygène

Tout d'abord, il apparaîtrait excessivement prétentieux de faire une synthèse critique des besoins en oxygène du poisson à partir des données fragmentaires parfois divergentes relevées dans la littérature (Tableaux 1, 2, 3 et 4). On se contentera de rappeler que :

1. Les variations de la consommation d'O<sub>2</sub> (ml/h) en fonction du poids (W) sont généralement décrites par l'équation générale de WINBERG (1956) :  $MO_2 = aW^b$ . On admet généralement pour les coefficients a et b respectivement les valeurs de 0,33 et 0,80 à 20°C, bien que les études intraspécifiques révèlent en fait une grande variabilité chez les poissons (HEUSNER, 1982 ; DUVAL, 1983).

2. Les poissons démersaux sont effectivement de plus faibles consommateurs que les poissons pélagiques qui peuvent être rapprochés des Salmonidés reconnus oxyphiles et très sensibles aux variations de la teneur en oxygène de l'eau (Fig. 2).

3. Les besoins en oxygène, pour une espèce donnée d'une taille donnée, sont extrêmement fluctuants et étroitement dépendants de facteurs environnementaux et nutritionnels. Une augmentation de température de 10°C, par exemple, est susceptible de doubler, de tripler, voire même de quadrupler la demande en oxygène en fonction de la capacité d'adaptation de l'espèce qui est estimée par le Q<sub>10</sub>.

### - Tolérance

D'une manière générale, les poissons sont susceptibles de tolérer des conditions hypoxiques pendant de courtes périodes. Cette tolérance varie avec l'espèce, l'âge et les facteurs environnementaux dont le niveau d'alimentation et la température. Des mécanismes de régulation ou de compensation entrent en jeu, souvent très précocement. Comme le rappelle DAVIS (1975), consommateurs d'énergie ils réduisent d'autant l'énergie disponible pour la croissance et le poisson devient de plus en plus vulnérable (activité de nâge réduite, protection contre les prédateurs et autres agressions amoindries ...).

En ce qui concerne les poissons marins, selon POXTON et ALLOUSE (1982), des concentrations moyennes de 5 ppm sont généralement considérées comme suffisantes pour couvrir l'ensemble du cycle, mais elles ne sont pas nécessairement compatibles avec une croissance optimale, en particulier pour les jeunes stades. En l'absence d'autres facteurs limitants (températures anormalement élevées, présence de substances toxiques, etc...) on peut avancer qu'il n'y a pas, en cas d'exposition prolongée, de mortalité au-dessus de 3 ppm chez les poissons sensibles. A des températures modérément basses, toutes conditions favorables par ailleurs, des concentrations de 1 ppm, voire même moins, peuvent être tolérées pendant de courtes périodes non seulement par les espèces les plus résistantes, mais aussi par les espèces ou les stades plus sensibles lorsqu'ils sont acclimatés à des niveaux d'oxygène faibles.

En fait pour une espèce donnée, la notion de seuil de risque moyen est critiquable. Tout particulièrement pour les zones instables, il serait plus réaliste de considérer pour une variable donnée (oxygène) la moyenne annuelle, sa fourchette de variation et le temps moyen d'exposition par niveau. Pour les espèces les plus tolérantes (eau douce) ou les stades les plus résistants des espèces sensibles (amphibiotiques et marins) il semble qu'on puisse considérer que la situation n'est pas critique lorsqu'en moyenne annuelle le temps d'exposition à 4 ppm n'excède pas 50%. Il y a risque pour la survie de la population si le temps moyen annuel d'exposition à 2 ppm excède 5%. Pour les jeunes stades de poissons marins il semble plus prudent de considérer qu'une exposition moyenne annuelle à 4 ppm pendant 5% du temps devient dangereux à moyen ou long terme (ALABASTER, 1973).

En d'autres termes, selon POXTON et ALLOUSE (1982), la survie des espèces marines et des salmonidés serait menacée à plus ou moins court terme en-dessous de 4-4,5 ppm, contre 2 ppm pour les espèces d'eau douce. Les conséquences à moyen et à long terme sont à tort trop souvent sous-estimées, alors que les premiers symptômes d'hypoxie apparaissent généralement très tôt, soit fréquemment vers 6-7 ppm. Les conséquences sur la croissance et sur le recrutement sont évidentes même si elles ne sont pas généralement quantifiées et même si, à long terme, la survie de l'espèce n'est pas en danger.



## REFERENCES

- ALABASTER J.S., 1973. Oxygen in estuaries : requirements for fisheries. In Mathematical and hydraulic modelling of estuarine pollution. Water Pollut. Res. Tech. Pap. London 13, 16-23.
- ALDERDICE D.F. and C.R. FORRESTER, 1968. Some effects of salinity and temperature on the early development and survival of English sole (Parophrys vetulus). J. Fish. Res. Bd Can. 25 : 495-521.
- ALDERDICE D.F. and C.R. FORRESTER, 1971. Effects of salinity, temperature and dissolved oxygen on early development of the Pacific Cod (Gadus macrocephalus). J. Fish. Res. Board Can., 28 : 883-902.
- BICAL, C., 1979. Contribution à l'étude de l'activité respiratoire du bar juvénile, Dicentrarchus labrax (L.) : influence de la température, de la salinité et de la teneur en oxygène du milieu. Thèse 3ème cycle. Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 112 pp.
- BISHAI M.M., 1960. The effect of the gas content of water on larval and young fish. Z. Wiss. Zool. 163 : 37-64.
- BRETT J.R. and T.O.D. GROVES, 1979. Physiological Energetics. In Fish physiology, Academic Press-N.Y.. Ed. HERR, RANDALL and BRETT, Vol. VIII : 280-352.
- BRETT J.R. and J.M. BLACKBURN, 1981. Oxygen requirements for growth of young coho (Onchorhynchus kisutch) and sockeye (O. nerka) salmon at 15°C. J. Fish. Aquat. Sci. 38 : 399-404.
- BROWN J.A.G., A. JONES and A.J. MATTY, 1984. Oxygen metabolism of farmed turbot (Scophthalmus maximus). I - The influence of fish size and water temperature on metabolic rate. Aquaculture 36 : 273-281.
- BROWNELL C.L., 1980b. Water quality requirements for first feeding in marine fish larvae. II - Ph, oxygen and carbon dioxide. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 44 : 285-298.
- BRUNGS W.A., 1971. Chronic effects of low dissolved oxygen concentrations on the fathead minnow (Pimephales promelas). J. Fish. Res. Bd Can. 28 (8):119.
- BURFIELD S.T., 1928. The absorption of oxygen by plaice eggs. J. Exp. Biol., 5 : 177-184.
- CETTA C.M. and J.M. CAPPUZZO, 1982. Physiological and biochemical aspects of embryonic and larval development of the winter flounder Pseudopleuronectes americanus. Mar. Biol., 71, 327-337.
- CHIBA K., 1966. A study on the influence of oxygen concentration on the growth of juvenile carp. Bull. Freshwater Fish. Res. Lab. Tokyo, 15 : 35-47.
- CLADAS Y., 1984. Contribution à l'étude écophysiological de la respiration de poissons téléostéens mugilidés : Liza ramada (Risso) and Chelon labrosus (Risso) en fonction de variations expérimentales de température et de salinité. Thèse 3ème cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6ème, 119 p.

- DAVENPORT J. and LONNING S., 1980. Oxygen uptake in developing eggs and larvae of Cod (Gadus morhua L.). J. Fish. Biol. 16 : 249-256.
- DAVIS J.C., 1975. Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on canadian species : a review. J. Fish. Res. Board Can., 32, 2295-2332.
- DE SILVA C.D. and P. TYTLER, 1973. The influence of reduced environmental oxygen on the metabolism and survival of herring and plaice larvae. Neth. J. Sea Res., 7, 345-362.
- DEUBLER E.E. and G.S. PONSER, 1963. Response of post-larval flounder (Paralichthys lethostigma) to water of low oxygen concentration. Copeia 2, 312-317.
- DOSDAT A., 1983. Prégrossissement et consommation d'oxygène de loups et de daurades en élevages intensifs. In L'aquaculture du Bar et des Sparidés. G. BARNABE et R. BILLARD Ed., INRA Paris, 351-359.
- DOUDOROFF P. and C.E. WARREN, 1965. Environmental requirements of fishes and wild life. Dissolved oxygen requirement of fishes. In Biological problems in water pollution, TRAZWELL C.N. Ed., pp. 145-155.
- DOUDOROFF P. and D.L. SHUNWAY, 1970. Dissolved oxygen requirement of freshwater fishes. FAO Fisheries Technical Paper n° 86, 275 p.
- DUTHIE G., 1982. The respiratory metabolism of temperature adapted flatfish at rest and during swimming activity and the use of anaerobic metabolism at moderate swimming speeds. J. Exp. Biol. 97 : 359-373.
- DUTHIE G.G. and D.F. HOULIHAN, 1982. The effect of single step and fluctuating temperature changes on the oxygen consumption of flounders, Platichthys flesus (L.) : lack of temperature adaptation. J. Fish. Biol. 1 : 215-226.
- DUVAL L., 1983. Variations de la consommation d'oxygène liée au métabolisme aérobie chez un organisme à respiration aquatique. Etude en fonction de la masse corporelle chez Salmo gairdneri Richardson des modifications apportées par le changement de certaines caractéristiques du milieu extérieur (température, salinité). Thèse 3ème cycle. Université de Bretagne Occidentale, 127 p.
- EDWARDS R.R.C., J.H.S. BLAXTER, U.K. GOPALAN and C.V. MATHEW, 1970. A comparison of standard oxygen consumption of temperature and tropical bottom-living marine fish. Comp. Biochem. Physiol., 34 : 491-495.
- FRADKINE J.M., 1985. Influence d'une réduction du taux d'oxygène de l'eau pendant une période prolongée, sur l'activité protéosynthétique chez la truite arc-en-ciel (Salmo gairdneri RICH.). Thèse 3ème cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse, 75 p.
- HEUSNER, A.A., 1982. Energy metabolism and body size. I - Is the 0.75 mass exponent of KLEIBER's equation a statistical artefact ? Resp. Phys. 48 : 1-12.
- HOLETON G.F., 1979. Oxygen as an environmental factor of fishes. In Environmental Physiology of Fishes. ALI Ed., Plenum press : 7-31 (723 p).

- HOLLIDAY F.G.T., J.H.S. BLAXTER and R. LASKER, 1964. Oxygen uptake of developing eggs and larvae of the herring (Clupea harengus). J. Mar. Biol. Ass. U.K., 44 : 711-723.
- HUGHES G.M., 1964. Fish Respiratory homeostatis. Symp. Soc. Exp. Biol., 18 : 81-107.
- HUGHES G.M. and S.I. UMEZAWA, 1968. On respiration in the dragonet Callionymus lyra L. J. Exp. Biol., 49 : 565-582.
- HUNTER J.R., KIMBRELL C.A., 1980. Early life history of Pacific mackerel, Scomber japonicus. Fish. Bull. U.S. 78 : 89-101.
- KAZAKOV R.V. and L.M. KHALYAPINA, 1981. Oxygen consumption of adult atlantic salmon (Salmo salar L.) males and females in fish culture. Aquaculture 25 : 289-292.
- LASKER R. and G.H. THEILACKER, 1962. Oxygen consumption and osmoregulation by single Pacific sardine eggs and larvae (Sardinops caerulea Ginard). J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, 27 (1) : 25 - 33.
- LAURENCE G.C., 1975. Laboratory growth and metabolism of the winter Flounder Pseudopleuronectes americanus from hatching through metamorphosis at three temperatures. Mar. Biol. 32 : 223 -229.
- LAURENCE G.C., 1978. Comparative growth, respiration and delayed feeding abilities of larval Cod (Gadus morhua) and haddock (Melanogrammus aeglefinus) as influenced by temperature during laboratory studies. Mar. Biol. 50 : 1-7.
- PERSON-LE RUYET J. et D. ANSQUER, 1986. Résistance du jeune turbot (Scophthalmus maximus) à l'hypoxie. ICES CM 1986/F .
- PIONETTI J.M., C. DUCIEL et J.J. VERSINI, 1983. La consommation d'oxygène au cours du développement embryonnaire du loup Dicentrarchus labrax. Oceanis 9 : 219-224.
- POXTON M.G. and S.B. ALLOUSE, 1982. Water quality criteria for marine fisheries. Aquacultural Engineering 1 : 153-191.
- SAKSENA V.P. and E.B. JOSEPH, 1972. Dissolved oxygen requirements of newly hatched larvae of the striped blenny (Chasmode bosquianus), the naked goby (Gobiosoma strumosus). Chesapeake Sci. 13 (1) : 23-28.
- SAUNDERS R.L., 1963. Respiration of the Atlantic Cod, J. Fish. Res. Bd. Canada, 20 (2) : 373-386.
- SCHERRER P., 1984. Influence de la température et de la salinité sur la croissance et la consommation d'oxygène du juvénile de turbot, Scophthalmus maximus L. (phase nurserie). Thèse 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale, 151 p.
- SHEPARD M.P., 1955. Résistance and tolerance of young speckled trout (Salvelinus fontinalis) to oxygen lack, with special reference to low oxygen acclimatation. J. Fish. Res. Board Can. 12 : 387-446.
- SOLBERG T. and S. TILSETH, 1984. Growth, energy consumption and prey density requirements in first feeding larvae of Cod (Gadus morhua L.). In the propagation of Cod (Gadus morhua L.). Ed. Dahl et al. : 145-167.

- SOOFIANI N.M. and A.D. HAWKINS, 1980. Energy costs at different levels of feeding in juvenil Cod. ICES CM 1980/G:36, 12 p.
- STEWART N.E., D.L. SHUMWAY and P. DOUDOROFF, 1967. Influence of oxygen concentration on the growth of juvenile large mouth bass. J. Fish. Res. Board Can. 24 : 475-494.
- SUBRAHMANYAM, C.B., 1980. Oxygen consumption of estuarine fish in relation to external oxygen tension. Comp. Biochem. Physiol. 67A : 129-133.
- THEILACKER G. and K. DORSEY, 1980. Larval fish diversity, a summary of laboratory and field research. In FAO Workshop Report n° 28 : 105-142.
- VOYER R.A. and MORRISON G.E., 1971. Factors affecting respiration rates of winter flounder (Pseudopleuronectes americanus) (WALBAUM), J. Fish. Res. Board Can. 28 (12) : 1907-1911.
- VOYER R.A. and R.J. HENNEKEY, 1972. Effects of dissolved oxygen on two life stages of the mummichog. Prog. Fish. Cult. 34 : 222-225.
- WALLER U., 1985. The metabolism of juvenile turbot, S. maximus, with respect to temperature, salinity and feeding. ICES CM 1985/F:56, 5 p.
- WICKINS J.F., 1980. Water quality requirements for intensive aquaculture : a review. EIFAC/80/Symp.: R/2, NAY 1980.

Annexe 1

Solubilité de l'oxygène dans l'eau en fonction de la température et de la salinité. Les valeurs sont en ml.l<sup>-1</sup> (ou cm<sup>3</sup>.dm<sup>-3</sup>).

SALINITÉS

TEMPÉRATURES	SALINITÉS																				
	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40
0	10,22	10,08	9,94	9,81	9,67	9,54	9,41	9,29	9,16	9,04	8,91	8,79	8,67	8,56	8,44	8,32	8,21	8,10	7,99	7,88	7,77
1	9,94	9,80	9,67	9,54	9,41	9,28	9,16	9,04	8,91	8,79	8,68	8,56	8,44	8,33	8,22	8,11	8,00	7,89	7,78	7,68	7,58
2	9,67	9,54	9,41	9,28	9,16	9,04	8,92	8,80	8,68	8,56	8,45	8,34	8,22	8,11	8,01	7,90	7,79	7,69	7,59	7,48	7,38
3	9,41	9,28	9,16	9,04	8,92	8,80	8,68	8,57	8,45	8,34	8,22	8,12	8,01	7,91	7,80	7,70	7,60	7,50	7,40	7,30	7,20
4	9,16	9,04	8,92	8,81	8,69	8,57	8,46	8,35	8,24	8,13	8,02	7,92	7,81	7,71	7,61	7,51	7,41	7,31	7,22	7,12	7,03
5	8,93	8,81	8,70	8,58	8,47	8,36	8,25	8,14	8,03	7,93	7,83	7,72	7,62	7,52	7,42	7,33	7,23	7,14	7,04	6,95	6,86
6	8,70	8,59	8,48	8,37	8,26	8,15	8,05	7,94	7,84	7,74	7,64	7,54	7,44	7,34	7,25	7,15	7,06	6,97	6,88	6,79	6,70
7	8,49	8,38	8,27	8,16	8,06	7,95	7,85	7,75	7,65	7,55	7,45	7,36	7,26	7,17	7,08	6,98	6,89	6,81	6,72	6,63	6,55
8	8,28	8,17	8,07	7,97	7,86	7,76	7,66	7,57	7,47	7,37	7,28	7,19	7,09	7,00	6,91	6,82	6,74	6,65	6,57	6,48	6,40
9	8,08	7,98	7,88	7,78	7,68	7,58	7,48	7,39	7,30	7,20	7,11	7,02	6,93	6,84	6,76	6,67	6,59	6,50	6,42	6,34	6,26
10	7,89	7,79	7,69	7,60	7,50	7,41	7,31	7,22	7,13	7,04	6,95	6,86	6,78	6,69	6,61	6,52	6,44	6,36	6,28	6,20	6,12
11	7,71	7,61	7,52	7,42	7,33	7,24	7,15	7,06	6,97	6,88	6,80	6,71	6,63	6,54	6,46	6,38	6,30	6,22	6,14	6,07	5,99
12	7,53	7,44	7,35	7,26	7,17	7,08	6,99	6,90	6,82	6,73	6,65	6,56	6,48	6,40	6,32	6,24	6,17	6,09	6,01	5,94	5,87
13	7,37	7,27	7,18	7,10	7,01	6,92	6,84	6,75	6,67	6,59	6,50	6,42	6,34	6,27	6,19	6,11	6,04	5,96	5,89	5,82	5,74
14	7,20	7,12	7,03	6,94	6,86	6,77	6,69	6,61	6,53	6,45	6,37	6,29	6,21	6,14	6,06	5,99	5,91	5,84	5,77	5,70	5,63
15	7,05	6,96	6,88	6,79	6,71	6,63	6,55	6,47	6,39	6,31	6,24	6,16	6,08	6,01	5,94	5,87	5,79	5,72	5,65	5,58	5,52
16	6,90	6,81	6,73	6,65	6,57	6,49	6,41	6,34	6,26	6,18	6,11	6,03	5,96	5,89	5,82	5,75	5,68	5,61	5,54	5,48	5,41
17	6,75	6,67	6,59	6,51	6,44	6,36	6,28	6,21	6,13	6,06	5,99	5,91	5,84	5,77	5,70	5,64	5,57	5,50	5,43	5,37	5,31
18	6,61	6,54	6,46	6,38	6,31	6,23	6,16	6,08	6,01	5,94	5,87	5,80	5,73	5,66	5,59	5,53	5,46	5,40	5,33	5,27	5,21
19	6,48	6,40	6,33	6,25	6,18	6,11	6,03	5,96	5,89	5,82	5,75	5,69	5,62	5,55	5,49	5,42	5,36	5,29	5,23	5,17	5,11
20	6,35	6,28	6,20	6,13	6,06	5,99	5,92	5,85	5,78	5,71	5,64	5,58	5,51	5,45	5,38	5,32	5,25	5,20	5,14	5,07	5,02
21	6,22	6,15	6,08	6,01	5,94	5,87	5,80	5,74	5,67	5,60	5,54	5,47	5,41	5,35	5,28	5,22	5,16	5,10	5,04	4,98	4,93
22	6,11	6,04	5,97	5,90	5,83	5,76	5,69	5,63	5,56	5,50	5,44	5,37	5,31	5,25	5,19	5,13	5,07	5,01	4,95	4,89	4,84
23	6,00	5,92	5,85	5,79	5,72	5,65	5,59	5,52	5,46	5,40	5,34	5,28	5,21	5,15	5,10	5,04	4,98	4,92	4,87	4,81	4,75
24	5,88	5,81	5,74	5,68	5,61	5,55	5,49	5,42	5,36	5,30	5,24	5,18	5,12	5,06	5,01	4,95	4,89	4,84	4,78	4,73	4,67
25	5,77	5,70	5,64	5,58	5,51	5,45	5,39	5,33	5,27	5,21	5,15	5,09	5,03	4,98	4,92	4,86	4,81	4,75	4,70	4,65	4,59
26	5,66	5,60	5,54	5,48	5,41	5,35	5,29	5,23	5,17	5,12	5,06	5,00	4,95	4,89	4,83	4,78	4,73	4,67	4,62	4,57	4,52
27	5,55	5,50	5,44	5,38	5,32	5,26	5,20	5,14	5,08	5,03	4,97	4,92	4,86	4,81	4,75	4,70	4,65	4,60	4,54	4,49	4,44
28	5,46	5,40	5,34	5,28	5,23	5,17	5,11	5,05	5,00	4,94	4,89	4,83	4,78	4,73	4,67	4,62	4,57	4,52	4,47	4,42	4,37
29	5,37	5,31	5,25	5,19	5,14	5,08	5,02	4,97	4,91	4,86	4,81	4,75	4,70	4,65	4,60	4,55	4,50	4,45	4,40	4,35	4,30
30	5,29	5,22	5,16	5,10	5,05	4,99	4,94	4,89	4,83	4,78	4,73	4,68	4,62	4,57	4,52	4,47	4,43	4,38	4,33	4,28	4,24
31	5,19	5,13	5,07	5,02	4,96	4,91	4,86	4,80	4,75	4,70	4,65	4,60	4,55	4,50	4,45	4,40	4,36	4,31	4,25	4,22	4,17
32	5,10	5,04	4,99	4,94	4,88	4,83	4,78	4,73	4,68	4,63	4,58	4,53	4,48	4,43	4,38	4,33	4,29	4,24	4,20	4,15	4,11
33	5,01	4,96	4,91	4,86	4,80	4,75	4,70	4,65	4,60	4,55	4,50	4,46	4,41	4,36	4,31	4,27	4,22	4,18	4,13	4,09	4,04
34	4,93	4,88	4,83	4,78	4,73	4,68	4,63	4,58	4,53	4,48	4,43	4,39	4,34	4,29	4,24	4,20	4,16	4,11	4,07	4,03	3,98
35	4,85	4,80	4,75	4,70	4,65	4,60	4,55	4,51	4,46	4,41	4,36	4,32	4,27	4,23	4,18	4,14	4,10	4,05	4,01	3,97	3,93

1 m/ ≅ 1,429 mg

d'après AMINOT et CHAUSSEPIED (1983)

## Annexe 2

TABLE 1. Saturated water vapor pressure and oxygen partial pressures in relation to water temperature in water exposed to fully oxygen-saturated air at 760 mm Hg air pressure.

Temp (C)	Saturated water vapor pressure (in mm Hg)	Oxygen partial pressure for 100% air saturation at 760 mm Hg pressure in water (in mm Hg)
-5	3.0	158.6
-4	3.4	158.5
-3	3.7	158.4
-2	4.0	158.4
-1	4.3	158.3
0	4.6	158.3
+1	4.9	158.2
+2	5.3	158.1
+3	5.7	158.0
+4	6.1	157.9
+5	6.5	157.9
+6	7.0	157.8
+7	7.5	157.6
+8	8.0	157.5
+9	8.6	157.4
+10	9.2	157.3
+11	9.8	157.2
+12	10.5	157.0
+13	11.2	156.9
+14	12.0	156.7
+15	12.8	156.5
+16	13.6	156.4
+17	14.5	156.2
+18	15.5	156.0
+19	16.5	155.8
+20	17.5	155.6
+21	18.6	155.3
+22	19.8	155.1
+23	21.0	154.8
+24	22.4	154.5
+25	23.7	154.3
+26	25.2	153.9
+27	26.7	153.6
+28	28.3	153.3
+29	30.0	152.9
+30	31.8	152.6