

CONSOMMATION D'OXYGENE DE LA CREVETTE JAPONAISE, *Penaeus japonicus*,  
EN FONCTION DE L'OXYGENATION DU MILIEU : EFFETS DE LA TEMPERATURE ET DE  
L'ACCLIMATATION A DES CONDITIONS AMBIANTES HYPOXIQUES.

J.-P. TRUCHOT et A. JOUVE-DUHAMEL

(1) Laboratoire de Physiologie des Etres marins, Institut  
Océanographique, 195 rue Saint Jacques, 75005 Paris, France.

R E S U M E

La consommation d'oxygène de crevettes juvéniles, *Penaeus japonicus*, a été mesurée en phase diurne à 4 températures (23, 26, 30 et 33 °C) et à différents niveaux d'oxygénation de l'eau. Pour des animaux enfouis dans le sable et pratiquement inactifs, l'intensité du métabolisme respiratoire est maintenue approximativement constante en hypoxie, au-dessus d'une pression critique d'oxygène d'environ 30-40 Torr. L'analyse des données selon un modèle hyperbolique indique que ce pouvoir de régulation métabolique présente un optimum thermique aux environs de 26-30 °C. Les animaux acclimatés à 20 °C pendant 1-2 semaines à des conditions modérément hypoxiques ( $P_{O_2}$  50-55 Torr) montrent un renforcement de cette capacité de régulation de la consommation d'oxygène.

A B S T R A C T

Oxygen consumption of juvenile prawns, *Penaeus japonicus*, was measured during the day at 4 temperatures (23, 26, 30 and 33 °C) and at various oxygenation levels. For inactive prawns burrowed into sand, respiratory metabolism was maintained almost constant in hypoxia above a critical oxygen pressure of about 30-40 Torr. Data analysis according to an hyperbolic model indicates that the capacity for metabolic regulation was optimal between 26 and 30 °C. Prawns acclimated 1-2 weeks at 20 °C in moderate hypoxia ( $P_{O_2}$  around 50-55 Torr) showed a reinforced regulation of oxygen consumption when compared to normoxic controls.

M O T S - C L E S : Métabolisme respiratoire, Hypoxie, Température, Crevettes Pénéaïdes.

K E Y W O R D S : Respiratory metabolism, Hypoxia, Temperature, Penaeid Prawns.

(1) E.R.A. CNRS n° 947 : "Fonction respiratoire chez les animaux aquatiques"

## INTRODUCTION

L'étude du métabolisme respiratoire et des adaptations de cette fonction aux conditions du milieu présente des intérêts multiples en ce qui concerne les espèces susceptibles de faire l'objet d'une exploitation en aquaculture marine. D'une part, la mesure de la consommation d'oxygène apporte une estimation indirecte mais précise et commode de la dépense énergétique de maintenance et elle constitue donc un paramètre indispensable à l'établissement d'un bilan énergétique. En particulier, la connaissance des variations de la part d'énergie dissipée par la respiration en fonction de divers facteurs internes et externes est essentielle pour évaluer les conditions d'exploitation dans lesquelles le rendement optimum de l'élevage pourra être atteint. D'autre part, le niveau ambiant d'oxygène disponible peut souvent devenir un facteur limitant du métabolisme en milieu aquatique, du fait de la faible solubilité de l'oxygène dans l'eau. Dans les enceintes d'élevage intensif, une charge élevée d'animaux ainsi que des processus actifs de nitrification des déchets azotés ou des restes d'aliments peuvent aisément provoquer une déplétion de l'oxygène ambiant. Dans de nombreux sites potentiellement utilisables pour des exploitations extensives, une productivité biologique élevée est la cause de fluctuations nycthémérales et saisonnières considérables de l'oxygénation des eaux.

De ce fait, la tolérance à l'hypoxie et les réponses physiologiques adaptatives des espèces exploitables sont importantes à connaître pour évaluer au mieux les conditions (charges en animaux, qualité des eaux, etc..) dans lesquelles l'élevage pourra être conduit de façon satisfaisante. Ces informations sont de toute évidence particulièrement cruciales pour des espèces dont la croissance requiert des températures élevées. En effet, la solubilité des gaz dans l'eau étant une fonction inverse de la température, la disponibilité de l'oxygène diminue aux températures élevées alors même que le métabolisme énergétique et donc la demande en oxygène sont augmentés. Dans ces conditions de plus, les risques d'eutrophisation et donc de stress hypoxiques sont particulièrement élevés.

La Crevette japonaise, Penaeus japonicus, est une espèce d'eaux chaudes à croissance rapide, ce qui en fait un sujet d'élevage intéressant. Alors que de nombreux travaux ont été consacrés à la nutrition et à la reproduction de cette espèce, nos connaissances sont extrêmement limitées en ce qui concerne son métabolisme respiratoire (Egusa, 1961 ; Kulkarni et Joshi, 1980) ainsi que les variations de celui-ci en fonction des facteurs ambiants. Les résultats de Kulkarni et Joshi (1980) suggèrent en particulier que la consommation d'oxygène de P. japonicus s'abaisse proportionnellement à la diminution de l'oxygène ambiant. S'il en est ainsi, la tolérance à l'hypoxie de cette espèce pourrait être très limitée, en particulier aux températures élevées favorables à la croissance.

Dans ce travail, nous avons étudié, à 4 températures différentes, la relation existant entre la consommation d'oxygène de P. japonicus et la concentration d'oxygène dissous dans l'eau. Par ailleurs, nous avons aussi testé la tolérance de cette espèce à l'hypoxie ambiante lors d'acclimations à long terme.

## MATERIEL ET METHODES

Les Crevettes utilisées sont des juvéniles, de poids frais 1 à 6 g, provenant des élevages du Centre Océanologique de Bretagne. Elles ont été maintenues au laboratoire en eau de mer naturelle (salinité 35 ‰) à 22-23 °C dans un système d'élevage en circuit fermé. Les bacs utilisés comportent un

fond de sable sur lequel l'eau est recirculée à l'aide d'une pompe qui la ramène à une colonne centrale où elle est équilibrée au mélange gazeux voulu, en général de l'air ambiant. Les Crevettes, introduites à raison de 30-60 individus par m<sup>2</sup> de surface de sable, ont été nourries de moules en général une fois par jour.

La plupart des mesures ont été réalisées en conditions d'oxygénation pratiquement constantes à l'aide d'un dispositif fonctionnant en circuit ouvert (fig. 1). L'animal est enfermé dans un respiromètre muni d'un fond de sable où l'eau est brassée en permanence par agitation magnétique. Une électrode à oxygène (YSI 5739 ou 5750) commande, par l'intermédiaire d'un système à point de consigne réglable et d'une électrovanne, l'admission discontinue dans le respiromètre d'une eau équilibrée dans une colonne thermostatée à une valeur de P<sub>O<sub>2</sub></sub> supérieure au point de consigne. Cette admission d'eau est automatiquement stoppée dès que la valeur consigne est à nouveau atteinte. Des réglages appropriés du débit d'entrée et de la différence de P<sub>O<sub>2</sub></sub> entre la colonne et le point de consigne permettent de limiter les oscillations de P<sub>O<sub>2</sub></sub> mesurées par l'électrode à un intervalle en général inférieur à 1 Torr, de sorte que les mesures se déroulent à P<sub>O<sub>2</sub></sub> pratiquement constante sur des durées d'environ 0,5 h.

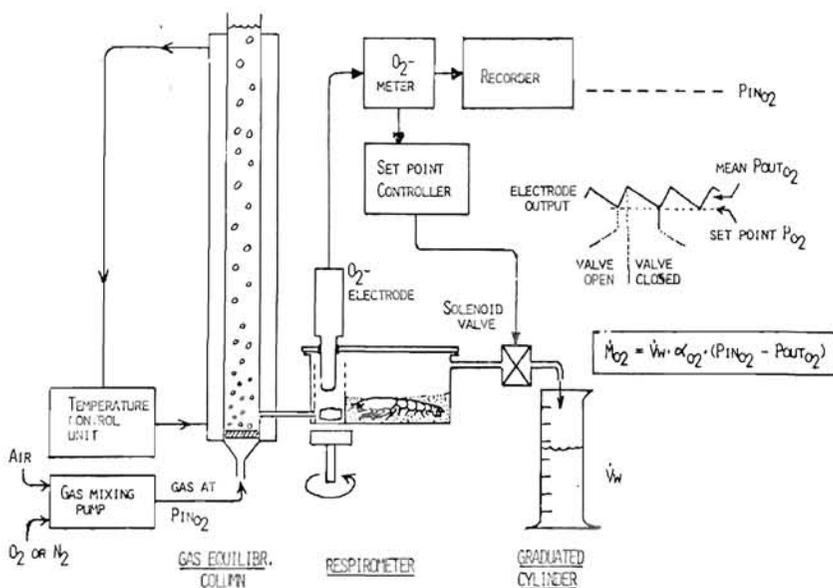


Figure 1.- Schéma du dispositif en circuit ouvert utilisé pour la mesure de la consommation d'oxygène dans différentes conditions d'oxygénation ambiante. L'abaissement de P<sub>O<sub>2</sub></sub> produit dans le respiromètre par la consommation d'oxygène de l'animal est automatiquement compensé par l'admission d'eau à P<sub>O<sub>2</sub></sub>, P<sub>inO<sub>2</sub></sub>, supérieure à une valeur de consigne réglable, grâce à une électrovanne pilotée par le signal de l'électrode à oxygène. Les fluctuations de P<sub>O<sub>2</sub></sub> dans le respiromètre sont en général inférieures à 1 Torr. La consommation d'oxygène, M<sub>O<sub>2</sub></sub>, mesurée à P<sub>O<sub>2</sub></sub> pratiquement constante, est obtenue à partir du débit d'eau, V<sub>w</sub> et des pressions partielles d'oxygène à l'entrée (P<sub>inO<sub>2</sub></sub>) et à la sortie (P<sub>outO<sub>2</sub></sub> très voisin du point de consigne).

La consommation d'oxygène, M<sub>O<sub>2</sub></sub>, est calculée en faisant le produit du débit d'eau admis dans le respiromètre par la différence de concentration d'oxygène

entre l'eau de la colonne et l'eau sortant du respiromètre, cette dernière étant pratiquement égale au point de consigne choisi. Pour obtenir la consommation propre de l'animal, il faut théoriquement déduire celle résultant du montage lui-même. Des tests répétés ont montré que cette dernière était négligeable dans les conditions utilisées. L'étalonnage de l'électrode à oxygène est simplement réalisé à la valeur de  $P_{O_2}$  de la colonne en conditions de débit élevé et continu. Ces conditions sont également employées durant la période d'adaptation préalable de l'animal au dispositif expérimental.

Les mesures ont été faites pendant la journée sur des animaux enfouis au moins partiellement dans le sable et n'ayant qu'une activité faible ou nulle. Des tests préliminaires ont montré que certaines précautions devaient être prises pour obtenir des valeurs représentatives du métabolisme normal de l'animal. En plus du substrat sableux mis à leur disposition, les crevettes étaient soustraites aux stimuli visuels ambiants et acclimatées en général une dizaine d'heures au dispositif expérimental avant toute mesure. De la sorte, on peut considérer que les valeurs obtenues se rapportent à un métabolisme de routine, après dissipation du stress expérimental, correspondant à celui prévalant en photophase du cycle nyctéméral.

## R E S U L T A T S

La consommation d'oxygène a été mesurée sur 4 lots de 8-11 crevettes respectivement à 23, 26, 30 et 33 °C, et, pour chaque animal, à 7 niveaux ambiants de  $P_{O_2}$  compris entre 155 et 10 Torr (soit respectivement 90-100 % et 6-7 % de la saturation atmosphérique). Les valeurs maximum mesurées en conditions normoxiques et corrigées de l'influence du poids (inégal dans les 4 lots) sont rapportées dans le Tableau I.

TABLEAU I.- Consommations d'oxygène,  $\dot{M}_{O_2}$ , mesurées en conditions normoxiques (valeurs moyennes et erreurs standard pour  $P_{O_2}$  supérieur à 80 Torr). Les valeurs rapportées dans la dernière ligne sont corrigées de l'influence du poids en admettant une relation allométrique où l'exposant du poids est de 0,75. Elles correspondent donc aux valeurs pour un animal fictif pesant 1 g.

Température (°C)	23	26	30	33
N	11	11	8	11
Poids frais (g)	1,84 ± 0,14	2,42 ± 0,30	4,30 ± 0,42	4,92 ± 0,34
$\dot{M}_{O_2}$ (µmol/h.g)	12,96 ± 0,94	10,20 ± 0,72	10,52 ± 0,67	12,53 ± 0,58
$\dot{M}_{O_2}/P^{-0,25}$	14,97 ± 1,03	12,51 ± 0,86	14,99 ± 0,89	18,55 ± 0,90

Ces valeurs montrent une influence relativement faible de la température sur le métabolisme dans l'intervalle considéré ( $Q_{10} = 1,24$  entre 23 et 33 °C ;  $Q_{10} = 1,76$  entre 26 et 33 °C).

La relation existant entre la consommation d'oxygène,  $\dot{M}_{O_2}$ , et la pression partielle d'oxygène ambiante,  $P_{O_2}$ , est représentée pour les 4 températures dans la figure 2. Les courbes  $\dot{M}_{O_2}/P_{O_2}$  ont sensiblement la même forme,  $\dot{M}_{O_2}$  étant relativement constant ou décroissant très peu entre  $P_{O_2} = 130-150$  Torr et une valeur critique  $P_C$  en dessous de laquelle  $\dot{M}_{O_2}$  diminue rapidement avec l'abaissement de  $P_{O_2}$ . Ceci témoigne d'un comportement "oxyrégulateur", divers mécanismes physiologiques permettant le maintien d'un métabolisme aérobie en hypoxie modérée.

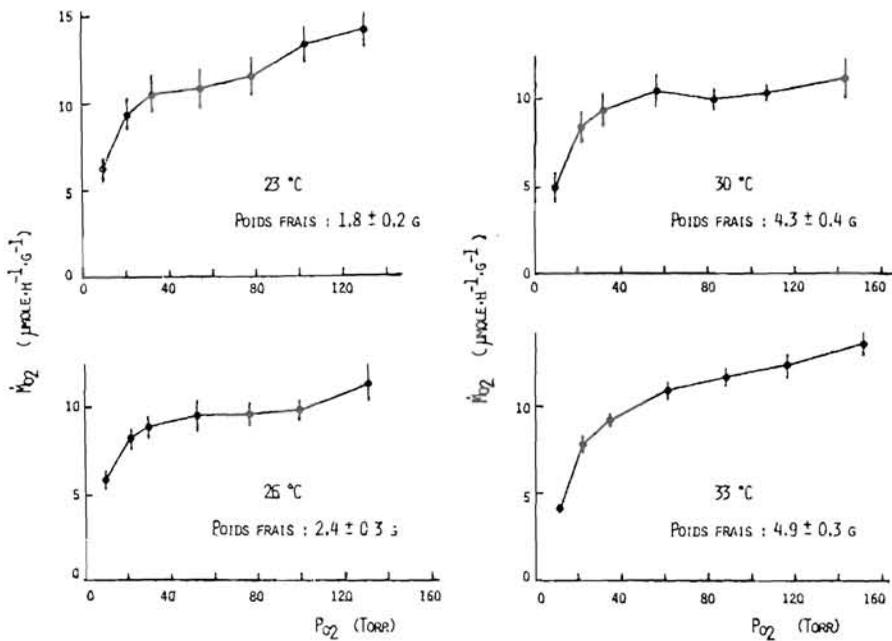


Figure 2.- Relation entre la consommation d'oxygène  $\dot{M}_{O_2}$  et la pression partielle d'oxygène  $P_{O_2}$  de l'eau ambiante à 4 températures chez la crevette *P. japonicus*. Chaque point correspond à la moyenne ( $\pm$  erreur standard) de mesures effectuées sur 8 à 11 animaux.

La valeur de  $P_C$ , difficile à définir avec précision, se situe au voisinage de 30-40 Torr.

L'évaluation de l'influence de la température sur ce "pouvoir de régulation métabolique" doit tenir compte de deux facteurs. D'une part, la demande métabolique d'oxygène des tissus dépend elle-même de la température et elle peut être assimilée à la valeur de  $\dot{M}_{O_2}$  maximale mesurée en normoxie,  $\dot{M}_{O_2}(\text{max})$ , correspondant à des conditions dans lesquelles l'oxygène disponible dans le milieu n'est pas limitant. L'influence de ce facteur peut être aisément prise en compte en exprimant les valeurs de  $\dot{M}_{O_2}$  en % du  $\dot{M}_{O_2}(\text{max})$ . D'autre part, le coefficient de solubilité de l'oxygène diminuant lorsque la température augmente, à une même valeur de  $P_{O_2}$  (ou de saturation en  $O_2$ ) correspondent des concentrations effectives d'oxygène disponibles dans l'eau différentes selon la température. En toute rigueur, le "pouvoir de régulation métabolique" doit donc être évalué en tenant compte des concentrations d' $O_2$ , et non des pressions partielles  $P_{O_2}$  ou des pourcentages de saturation de l'oxygène dans l'eau.

La figure 3 représente les relations entre  $\dot{M}_{O_2}$  (en % du max) et, d'une part, la concentration d' $O_2$  dissous,  $C_{O_2}$ , et, d'autre part, le pourcentage de saturation de l'eau en oxygène. Il apparaît nettement que, aux faibles concentrations d' $O_2$  ( $C_{O_2}$  inférieur à 50  $\mu\text{mol.L}^{-1}$ , ou saturation inférieure à 30%), la consommation d' $O_2$  est maintenue à des valeurs plus élevées pour les températures de 26 et 30 °C que pour celles de 23 et 33 °C. Pour obtenir une évaluation plus précise de l'influence de la température, les données ont été ajustées à un modèle hyperbolique (Tang, 1933 ; Bayne, 1971 ; Taylor et Brand, 1975 ; Van Winkle et

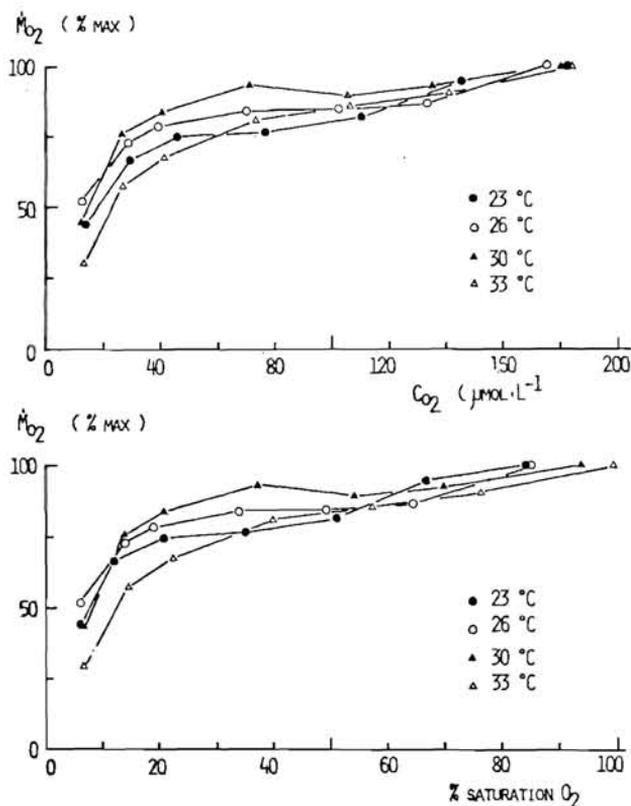


Figure 3.- Relation entre la consommation d'oxygène  $\dot{M}_{O_2}$  et, d'une part, la concentration d'oxygène  $C_{O_2}$ , d'autre part, le pourcentage de saturation d' $O_2$  dans l'eau, à 4 températures différentes chez la crevette *P. japonicus*. Les valeurs de  $\dot{M}_{O_2}$  ont été exprimées en % du maximum mesuré en normoxie. Seules les valeurs moyennes sont figurées.

Mangum, 1975 ; Bridges et Brand, 1980). Dans ce modèle, on considère que la consommation d'oxygène varie selon une cinétique michaélienne en fonction de la concentration ambiante d'oxygène assimilée à celle d'un substrat :

$$\dot{M}_{O_2} = \frac{\dot{M}_{O_2}(\max) \cdot C_{O_2}}{C_{O_2} + K_M}$$

où  $\dot{M}_{O_2}(\max)$  est la valeur de  $\dot{M}_{O_2}$  à concentration saturante d' $O_2$ , qui peut être assimilée à celle mesurée en conditions normoxiques ( $P_{O_2} = 150-155$  Torr ou 100% de saturation), et  $K_M$  représente la valeur de  $C_{O_2}$  pour laquelle  $\dot{M}_{O_2} = \dot{M}_{O_2}(\max)/2$ . La valeur de  $K_M$  est ainsi un index du pouvoir de régulation métabolique : plus  $K_M$  est faible, plus ce pouvoir de régulation est important.

L'expression ci-dessus peut être linéarisée sous la forme :

$$C_{O_2}/\dot{M}_{O_2} = K_2 \cdot C_{O_2} + K_1 \quad \text{avec } K_1 = K_M/\dot{M}_{O_2}(\max) \quad \text{et } K_2 = 1/\dot{M}_{O_2}(\max)$$

le rapport  $K_1/K_2$  étant égal à  $K_M$ .

L'ajustement des données à cette expression est acceptable, les coefficients de corrélation linéaire étant supérieurs à 0,99. Le Tableau II montre que les valeurs de  $K_M = K_1/K_2$  sont les plus faibles à 26 et 30 °C, ceci indiquant que le pouvoir de régulation métabolique est plus marqué à ces températures. Il est plus faible par contre aussi bien à 23 qu'à 33 °C.

TABLEAU II.- Ajustement des données de la figure 3 à une droite de la forme  $y = ax + b$ , où  $y = \dot{C}_{O_2}/\dot{M}_{O_2}$  et  $x = C_{O_2}$  ( $\dot{M}_{O_2}$  en % du max et  $C_{O_2}$  en  $\mu\text{mol/L}$ ) par régression linéaire. Les valeurs de  $b/a = K_1/K_2 = K_M$  ont été recalculées également en Torr et % saturation d'oxygène. Les résultats obtenus à 20 °C par une méthode de confinement ont été ajoutés à ce tableau à titre de comparaison. (1) Animaux acclimatés en normoxie ; (2) Animaux acclimatés 1-2 sem. en hypoxie.

t (°C)	y = $K_2x + K_1$	Coeff. de corrélation r	$K_1/K_2 = K_M$		
			$\mu\text{mol/L}$	Torr	% sat $O_2$
23	y = 0,00922x + 0,216	0,993	23,48	16,7	10,8
26	y = 0,00980x + 0,138	0,994	14,04	10,4	6,8
30	y = 0,00953x + 0,125	0,997	13,07	10,3	6,8
33	y = 0,00872x + 0,277	0,997	31,81	25,9	17,1
20 (1)	y = 0,00645x + 0,431	0,993	66,79	45,0	28,9
20 (2)	y = 0,00692x + 0,311	0,996	44,99	30,3	19,5

Les résultats qui viennent d'être exposés ont été obtenus au cours de traitements de courte durée (une heure au plus) en eau hypoxique. La régulation de la consommation d'oxygène pouvant être due à la mise en place de mécanismes physiologiques complexes, nous avons testé l'influence d'une acclimatation prolongée à une eau équilibrée à  $P_{O_2}$  d'environ 50-55 Torr, soit 35 % de la saturation atmosphérique, à la température de 20 °C. Un lot de Crevettes témoins était maintenu dans les mêmes conditions, mais en normoxie à  $P_{O_2}$  voisin de 150 Torr. Pendant 1 à 2 semaines, les Crevettes hypoxiques ont conservé un comportement normal, continuant à s'alimenter et à muer. La figure 4 compare les relations entre  $\dot{M}_{O_2}$  et  $P_{O_2}$  pour les animaux hypoxiques et les témoins normoxiques.

Mesurée en conditions normoxiques, la consommation d'oxygène des deux lots n'est pas significativement différente. L'acclimatation à une hypoxie modérée diminue sensiblement la valeur de la pression d'oxygène critique et, en dessous de celle-ci, la consommation d'oxygène des crevettes hypoxiques est significativement augmentée par rapport à celle des témoins. Ce renforcement du pouvoir de régulation métabolique après acclimatation hypoxique est confirmé par le calcul de l'index  $K_M = K_1/K_2$  qui montre des valeurs plus faibles pour le lot de crevettes hypoxiques (Tableau II).

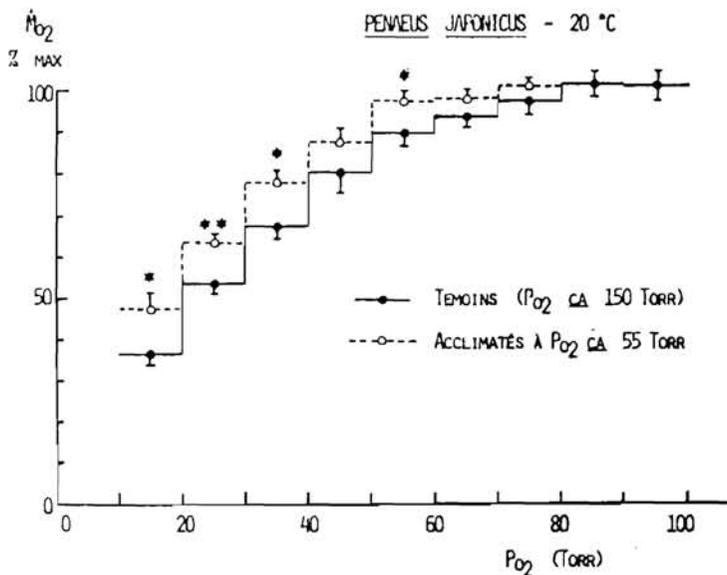


Figure 4.- Consommation d'oxygène  $\dot{M}_{O_2}$  en fonction de la pression partielle d'oxygène de l'eau ambiante  $P_{O_2}$  chez des crevettes *P. japonicus* élevées en eau normalement oxygénée (témoins) et après acclimatation pendant 1 à 2 semaines en eau modérément hypoxique. Méthode de confinement. Les valeurs moyennes ont été calculées par intervalles de 10 Torr et exprimées en % de la consommation maximale mesurée au dessus de la pression critique. Les astérisques indiquent des différences significatives entre lots témoins et acclimatés.

#### DISCUSSION ET CONCLUSION

Les résultats exposés dans ce travail apportent des informations quant aux capacités de régulation métabolique des individus juvéniles de la Crevette *Penaeus japonicus* face à un abaissement de l'oxygénation ambiante, à des températures comprises entre 20 et 33 °C. Ces résultats s'appliquent à des animaux placés dans des conditions permettant de reproduire au mieux le comportement naturel durant la photophase du cycle nyctéméral : animaux au repos, enfouis dans le sable et après dissipation du stress induit par l'environnement expérimental.

Contrairement aux données publiées par Kulkarni et Joshi (1980), nos mesures démontrent que *P. japonicus* se comporte comme un organisme "oxyrégulateur", présentant une zone d'indépendance respiratoire au-dessus d'une  $P_{O_2}$  critique de l'ordre de 30-50 Torr selon la température, et une zone de dépendance en-dessous de ces valeurs, où le métabolisme aérobie ne peut plus être maintenu. La discordance entre les deux séries de résultats peut très vraisemblablement être attribuée à des méthodologies et surtout à des conditions expérimentales très différentes. Les valeurs de consommation d'oxygène rapportées par Kulkarni et Joshi (1980) sont dans l'ensemble beaucoup plus élevées que celles que nous avons trouvées et il est probable que, faute d'un substrat sableux et d'une durée d'acclimatation expérimentale assez longue, leurs animaux étaient en état de stress important pendant les mesures. D'une façon analogue, Thomas (1954) avait conclu à un comportement "oxyconforme" chez le Homard à partir de données obtenues sur des animaux

attachés et stressés, alors que Spoek (1974), travaillant sur des Homards longuement acclimatés à l'ambiance expérimentale démontrait sans ambiguïté un comportement normal "oxyrégulateur".

L'un des points originaux de ce travail concerne l'influence de la température sur le comportement oxyrégulateur chez P. japonicus. Chez diverses espèces animales, il a été généralement trouvé que le pouvoir de régulation métabolique tendait à diminuer avec l'élévation de la température ambiante, peut-être en relation avec l'augmentation du métabolisme et les limitations dues à l'adaptabilité des systèmes de transport de l'oxygène depuis le milieu ambiant jusqu'aux cellules (Fry, 1957 ; Butler et Taylor, 1975 ; Taylor et al., 1977 ; Bridges et Brand, 1980). Chez P. japonicus, le pouvoir de régulation augmente au contraire jusqu'à des températures de l'ordre de 26-30 °C pour diminuer au-dessus, cette diminution correspondant d'ailleurs sans doute à l'approche de la température léthale. Il existe donc un optimum de régulation métabolique dans une zone thermique relativement élevée et il serait intéressant d'étudier la nature des réponses physiologiques associées. Ces réponses comportent sans doute d'abord une augmentation du débit d'eau ventilatoire branchial, réponse à l'hypoxie commune à toutes les espèces à respiration aquatique, mais aussi probablement une amélioration des performances du système de transport de l'oxygène par le sang aux tissus. Chez certains Crustacés, la liaison de l'oxygène à l'hémocyanine peut en effet être renforcée sous l'influence d'effecteurs allostériques (lactate et autres substances, Truchot, 1980) dont l'apparition ne saurait être immédiate. Nos résultats montrant que le pouvoir de régulation métabolique apparaît renforcé par une acclimatation prolongée à l'hypoxie chez P. japonicus suggèrent que des mécanismes de cet ordre pourraient intervenir. Ces mécanismes d'adaptation à plus ou moins long terme ont d'ailleurs été largement étudiés chez les Poissons (voir Truchot, 1982).

Quoiqu'il en soit, il doit cependant être noté que nos conclusions doivent être limitées aux conditions d'inactivité des animaux, dans lesquelles nos données ont été acquises. Il est bien connu que le pouvoir de régulation métabolique des Crustacés s'affaiblit aux niveaux métaboliques élevés induits par l'activité locomotrice (Taylor, 1976 ; Bridges et Brand, 1980). Il est possible qu'il en soit aussi ainsi chez P. japonicus durant la phase nocturne du cycle nyctéméral pendant laquelle les crevettes sont actives. On doit aussi réaliser que nos résultats ne sont strictement valides que pour les juvéniles, encore qu'en général on s'accorde à penser que le pouvoir de régulation métabolique est augmenté avec l'accroissement de la taille (voir Bridges et Brand, 1980).

Au total, les juvéniles de la Crevette japonaise, Penaeus japonicus, présentent une bonne tolérance à l'hypoxie ambiante, que celle-ci résulte d'une exposition accidentelle de courte durée, ou bien d'un traitement de longue durée qui semble d'ailleurs la renforcer. Cette tolérance, qui se manifeste par des capacités notoires de régulation métabolique, apparaît de plus particulièrement bien développée dans la gamme des températures élevées.

---

Bayne B.L., 1971 - Oxygen consumption by three species of lamellibranch mollusc in declining oxygen tension. Comp. Biochem. Physiol., 40A, p. 955-970.

Bridges C.R. et Brand A.R., 1980 - Oxygen consumption and oxygen-independence in marine crustaceans. Mar. Ecol. Progr. Ser., 2, p. 133-141.

Butler P.J. et Taylor E.W., 1975 - The effect of progressive hypoxia on respiration in the dogfish (Scyliorhinus canicula) at different seasonal temperatures. J. exp. Biol., 63, p. 117-130.

- Egusa S., 1961 - Studies on the respiration of the "Kuruma" prawn, Penaeus japonicus Bate. II. Preliminary experiments on its oxygen consumption. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., 27, p. 650-659.
- Fry F.E.J., 1957 - The aquatic respiration of fish. In : Brown M.E. (ed.), The physiology of fishes, vol. 1. Academic Press, New York, p. 1-63.
- Kulkarni G.K. et Joshi P.K., 1980 - Some aspects of respiratory metabolism of a penaeid prawn, Penaeus japonicus (Bate) (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). Hydrobiologia, 75, p. 27-32.
- Spoek G.L., 1974 - The relationship between blood haemocyanin level, oxygen uptake, and the heart-beat and scaphognathite-beat frequencies in the lobster Homarus gammarus. Neth. J. Sea Res., 8, p. 1-26.
- Tang P.S., 1933 - Oxygen consumption as a function of oxygen pressure. Quart. Rev. Biol., 8, p. 260-274.
- Taylor A.C., 1976 - The respiratory responses of Carcinus maenas to declining oxygen tension. J. exp. Biol., 65, p. 309-322.
- Taylor A.C. et Brand A.R., 1975 - Effect of hypoxia and body size on the oxygen consumption of the bivalve Arctica islandica L. J. exp. mar. Biol. Ecol., 19, p. 187-196.
- Taylor E.W., Butler P.J. et Al-Wassia A., 1977 - Some responses of the shore crab Carcinus maenas (L.) to progressive hypoxia at different acclimation temperatures and salinities. J. comp. Physiol., 122, p. 391-402.
- Thomas H.J., 1954 - The oxygen uptake of the lobster Homarus vulgaris Edw. J. exp. Biol., 31, p. 228-251.
- Truchot J.P., 1980 - Lactate increases the oxygen affinity of crab hemocyanin. J. exp. Zool., 214, p. 205-208.
- Truchot J.P., 1982 - Action de l'oxygène et du dioxyde de carbone ambiants sur le transport des gaz respiratoires par le sang chez les animaux aquatiques (essentiellement marins). Oceanis, 8, p. 1-13.
- Van Winkle W. et Mangum C., 1975 - Oxyconformers and oxyregulators : a quantitative index. J. exp. mar. Biol. Ecol., 17, p. 103-110.