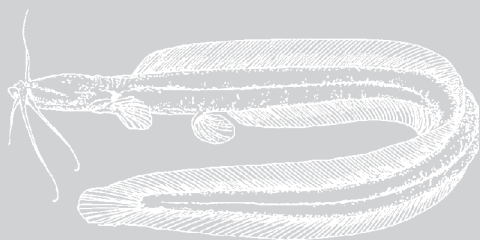


# Réponses aux conditions extrêmes.....



**L**es conditions écologiques qui prévalent dans les habitats aquatiques permettent le plus souvent à différentes espèces de poissons de coexister. Cependant, dans certaines conditions, un facteur écologique peut évoluer de telle manière qu'il constitue une contrainte intolérable et conduise à l'élimination de la plupart des espèces. Quelques-unes cependant, dans la mesure où elles ont développé des solutions d'adaptation à ces contraintes, sont susceptibles de supporter des conditions extrêmes, tout au moins dans certaines limites et (ou) durant une période déterminée qui leur permet d'attendre le retour de conditions plus favorables.

### Adaptations au manque d'oxygène

À quelques exceptions près, les poissons ont une respiration essentiellement aquatique. Mais, en raison de la faible solubilité de l'oxygène dans l'eau, la quantité dont dispose le poisson est toujours très limitée et peut encore décroître considérablement (on dit alors qu'il y a hypoxie) sous l'effet de divers facteurs : réchauffement de l'eau, pollution, stratification des eaux... En particulier, il n'est pas rare que la teneur en oxygène constitue un facteur limitant dans les eaux stagnantes, notamment lorsqu'elles sont chargées en matière organique dont la dégradation provoque généralement une grande consommation d'oxygène.

Lorsque la disponibilité en oxygène diminue, le poisson augmente son rythme de ventilation branchiale. Il peut alors au choix, ou selon les possibilités, essayer de rejoindre des zones mieux oxygénées, ou mettre en œuvre des adaptations physiologiques, comportementales ou morphologiques pour faire face à cette désoxygénation. Dans le pire des cas, il meurt d'asphyxie.

### Adaptations morphologiques et physiologiques

Certains poissons sont capables d'utiliser l'oxygène de l'air lorsque la concentration de ce gaz dans l'eau devient critique. La plupart possèdent des organes adaptés à ces deux modes de respiration. Ainsi, les Protoptères (*Protopterus* spp.) et les Polyptères (*Polypterus* spp.) possèdent un véritable poumon, alors que *Gymnarchus*, *Heterotis*, *Papyrocraus*, *Phractolaemus* ont une vessie natatoire modifiée (vessie gazeuse) qui leur permet, lorsque cela est

nécessaire, une respiration aérienne. Il existe un organe arborescent dans la cavité branchiale chez les *Clarias* et un organe labyrinthiforme chez *Ctenopoma* (Anabantidae).

La modalité aérienne représente parfois 90 à 95 % de la respiration normale chez *Protopterus aethiopicus*, même dans des eaux bien oxygénées (LENFANT et JOHANSEN, 1968), alors qu'elle n'est qu'un mécanisme compensatoire lorsque la respiration branchiale est insuffisante chez *Clarias gariepinus* et *Polypterus senegalus* (BABIKER, 1979, 1984). Les Protoptères respirent par la bouche, avalant de l'air dans leur cavité buccale pour l'envoyer dans le poumon. Dans l'eau, un Protoptère respire toutes les cinq à sept minutes, alors que dans l'air il respire toute les une à trois minutes.

Les tilapias, de manière générale, sont résistants aux faibles teneurs en oxygène, ce qui explique que certaines espèces puissent vivre et se reproduire dans des marais ou des lacs peu profonds, qui peuvent devenir temporairement anoxiques. D'après BÉNECH et LEK (1981), par exemple, *O. niloticus*, qui a la capacité d'extraire de l'oxygène dans des eaux faiblement oxygénées, est capable de survivre quelques heures dans des conditions très hypoxiques (moins de 0,5 mg/l), mais son comportement est modifié et le poisson devient léthargique. Replacé dans des conditions d'oxygénation favorables, il retrouve rapidement un comportement normal.

## Adaptations comportementales face à la réduction de la disponibilité en oxygène

Certains poissons habitant les milieux pauvres en oxygène ont développé des comportements qui leur permettent de faire face à des périodes d'hypoxie et d'attendre que les conditions s'améliorent.

Ainsi, certaines espèces habitant les milieux marécageux utilisent le film d'eau superficiel qui est comparativement plus riche en oxygène que le reste de la colonne d'eau, à cause des échanges avec l'atmosphère. C'est le cas, semble-t-il, pour *Hemisynodontis membranaceus* et *Brachysynodontis batensoda* (GREEN, 1977), ainsi que pour *Sarotherodon* spp. (BÉNECH et LEK, 1981). L'exploitation de la couche superficielle est certainement facilitée par la forme de la tête et la situation de la bouche (KRAMER, 1983). Ainsi les Cyprinodontiformes qui ont une tête plate et une bouche tournée vers le haut sont-ils également adaptés à ce type de comportement.

D'autres espèces n'utilisent pas seulement la couche d'eau superficielle, mais prennent des bulles d'air dans leur bouche, comme *Hemisynodontis membranaceus* (ROBERTS, 1975) et *Brienomyrus niger* (BÉNECH et LEK, 1981).

### ADAPTATIONS À LA RESPIRATION AÉRIENNE

#### Adaptation de la cavité branchiale ou pharyngienne :

- ◆ modifications branchiales : Synbranchidae (*Monopterus*) ; Mastacembelidae (*Mastacembelus*) ;
- ◆ épithélium vascularisé dans la chambre suprabranchiale : Channidae (*Parachanna*) ;
- ◆ organe labyrinthique : Anabantidae (*Ctenopoma*) ;
- ◆ organe arborescent : Clariidae (*Clarias*).

#### Vessie natatoire modifiée :

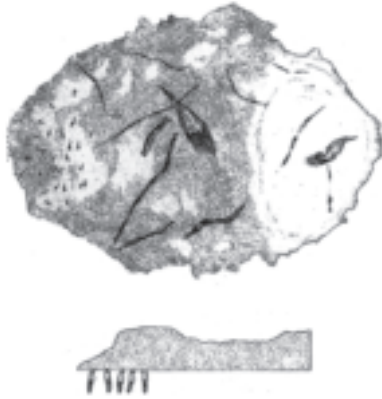
- ◆ Osteoglossidae : *Heterotis niloticus* ;
- ◆ Notopteridae : *Papyrocranus afer* ;
- ◆ Gymnarchidae : *Gymnarchus niloticus* ;
- ◆ Phractolaemidae : *Phractolaemus ansorgii*.

#### Vrais poumons :

- ◆ Polypteridae : *Polypterus senegalus*, *Calamoichthys calabaricus* ;
- Dipnoi : *Protopterus*.

**FIGURE 81**

Nid d'écume  
d'*Hepsetus odoe*,  
avec alevins.  
Vues de dessus  
et en coupe  
transversale  
(d'après MERRON  
*et al.*, 1990).



Une autre adaptation aux milieux hypoxiques consiste à pondre les œufs dans des nids flottants. *Hepsetus odoe* dépose ses œufs à l'interface air-eau, dans un nid flottant formé d'écume, et les jeunes larves sont pourvues de dispositifs qui leur permettent de se maintenir collées au nid (fig. 81) (voir p. 147). *Ctenopoma damesi* pond également dans des nids d'écume flottants gardés par le mâle qui assure l'oxygénation des œufs, alors que *C. muriei* produit des œufs flottants.

## Adaptations à la salinité

Beaucoup de poissons vivent en eau douce ou en eau de mer, mais de nombreuses espèces dites amphihalines (ou euryhalines) sont capables de passer de l'eau douce en eau de mer et inversement. Tous les poissons d'eau douce ont des fluides internes plus concentrés que l'eau douce, de telle sorte qu'ils ont une tendance à perdre des ions ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{Mg}^{++}$ ,  $\text{Cl}^-$  notamment) et à gagner de l'eau par toutes les surfaces perméables comme les branchies ou les muqueuses buccales. Inversement, dans de l'eau de mer, ils auront tendance à gagner des ions et à perdre de l'eau. L'osmorégulation est le phénomène qui permet aux animaux de réguler la concentration du plasma en ions et en eau, et de maintenir constante la pression osmotique de leurs fluides intérieurs face aux variations du milieu ambiant.

L'épithélium branchial, qui est soumis à un flux ininterrompu d'eau, est le site majeur de transfert des sels. Par exemple, chez *O. mossambicus*, le taux d'échange s'accroît de près de 200 fois lorsque l'espèce est transférée directement de l'eau douce à l'eau de mer. Mais on connaît encore mal les mécanismes physiologiques permettant l'adaptation à la salinité (PRUNET et BORNANCIN, 1989). On sait néanmoins que l'adaptation à la salinité peut être modulée par de nombreux facteurs environnementaux. Une exposition aussi précoce que possible à des salinités élevées augmenterait la résistance des adultes à la salinité (WATANABE *et al.*, 1985).

Les poissons susceptibles de vivre dans les milieux salés continentaux sont rares et beaucoup appartiennent à la famille des Cichlidae d'origine marine, ce qui expliquerait leur grande euryhalinité. Plusieurs Tilapias comme *Tilapia guineensis* et *Sarotherodon melanotheron* vivent et se reproduisent dans les eaux côtières d'Afrique de l'Ouest, jusqu'à des salinités de 30 ‰. ALBARET (1987) a même observé en Casamance des populations de *Sarotherodon melanotheron* et de *Tilapia guineensis* dans des eaux d'une salinité de 90 ‰ au cours d'une période de sécheresse. Les espèces est-africaines, comme *Oreochromis mossambicus*, *O. hornorum* et *O. placidus*, ont également une grande tolérance à la salinité. On a même observé que *O. mossambicus* pouvait se reproduire

dans des eaux dont la salinité atteint 69 ‰, soit près de deux fois la salinité de l'eau de mer.

Quelques espèces de tilapias sont bien adaptées aux fortes salinités rencontrées dans certains lacs. C'est le cas pour *Oreochromis amphimelas* qui vit dans le lac Manyara (58 ‰), *O. alcalicus grahami* endémique du lac Magadi (40 ‰) et *O. alcalicus alcalicus* du lac Natron (30 à 40 ‰). *Tilapia zillii*, qui vit habituellement en eau douce, se reproduit dans le lac Quarun en Égypte dont la salinité varie de 10 à 26 ‰, et peut survivre dans des eaux atteignant une salinité de 44 ‰.

Chez les Cyprinodontiformes, *Cyprinodon fasciatus* fréquente des eaux en Afrique du Nord atteignant une salinité de 40 ‰. Les Mormyridae, en revanche, sont des poissons strictement dulçaquicoles qui ne supportent même pas les faibles salinités. Ainsi, dans le lac Tchad, les Mormyridae sont confinés aux eaux dont la conductivité ne dépasse pas 400  $\mu\text{S}/\text{cm}$  (BÉNECH *et al.*, 1983). Les Mormyridae sont également absents du lac Turkana dont la conductivité est d'environ 3 500  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , bien que le reste de l'ichtyofaune soit à forte affinité nilotique (LÉVÊQUE *et al.*, 1991). On pense également (LOWE-McCONNELL, 1987) que l'existence d'une seule espèce de Mormyridae dans le lac Tanganyika pourrait être le résultat d'événements passés, marqués par une augmentation de la salinité des eaux ayant entraîné l'élimination des autres espèces de cette famille.

## Adaptations à la sécheresse

Il existe en Afrique de nombreux milieux aquatiques temporaires qui s'assèchent saisonnièrement. En général, il y a un cycle saisonnier lié aux pluies et à l'inondation des fleuves, mais, dans certains cas extrêmes, la mise en eau peut être beaucoup plus épisodique. Inversement, en zone tropicale humide, les petites flaques, comme les empreintes des pieds d'éléphants ou de bétail, peuvent se former et disparaître plusieurs fois dans l'année (voir p. 135).

Un petit nombre d'espèces se sont adaptées pour survivre à la dessiccation complète. Depuis longtemps, on connaît l'aptitude du Protoptère (*Protopterus annectens*) à survivre aux longues périodes de dessiccation de ses habitats (JOHNELS et SVENSSON, 1954).

Les poissons-chats du genre *Clarias* ont également la réputation de survivre dans le sable ou la vase humide, mais pas dans des milieux complètement asséchés (BRUTON, 1979 b). Leur capacité à recoloniser des milieux récemment inondés vient probablement du fait qu'ils sont capables de parcourir quelques centaines de mètres dans des prairies humides.

Les poissons de l'ordre des Cyprinodontiformes sont particulièrement bien adaptés à la vie dans les habitats temporaires, et certaines espèces des genres *Nothobranchius* et *Aphyosemion* habitent les mares temporaires de l'Afrique tropicale. Les adultes ne vivent pas plus de quelques mois, c'est-à-dire la durée de la mise en eau, et le cycle de reproduction doit s'accomplir durant cette période. Les œufs, entourés d'une membrane épaisse, constituent ici la forme

LE PROTOPTÈRE

Lorsque l'eau baisse, le Protoptère (*Protopterus annectens*) creuse un terrier vertical dans la vase molle, ainsi qu'une chambre arrondie dans laquelle il sécrète d'importantes quantités de mucus.

Quand la vase s'assèche, le mucus se déshydrate également, formant un cocon autour du Protoptère qui entre en dormance. Le poisson reste sans bouger, replié sur lui-même, respirant l'air par une petite ouverture au sommet du cocon (fig. 82).

Dans la nature, *Protopterus annectens* peut estiver sept à huit mois, en fonction de la durée de la saison sèche.

Chez *Protopterus aethiopicus* en estivation, le taux de consommation en oxygène se réduit progressivement à 10 % de celui du poisson actif et le rythme du cœur tombe à environ trois battements par minute (BEADLE, 1981).

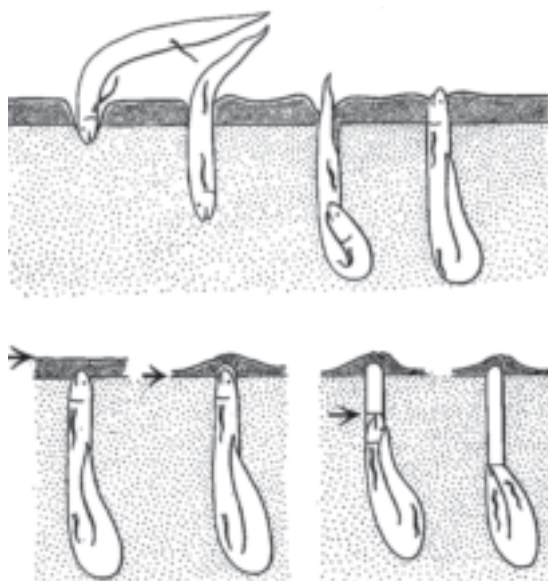


FIGURE 82

Schéma montrant, en coupe, la chambre d'estivation de *Protopterus annectens* (d'après JOHNELS et SVENSSON, 1954).

de résistance à la sécheresse. Enfoncés dans le sol, ils peuvent résister plusieurs années et se développer une fois que le milieu est remis en eau. La croissance après l'éclosion est très rapide et, pour les *Nothobranchius*, la maturité sexuelle peut être atteinte en moins d'un mois (HAAS, 1976 a). *Nothobranchius rachovii* peut ainsi pondre dès l'âge de 4 semaines à une taille de 9 mm (SIMPSON, 1979), alors que *N. guentheri* est mature 7 à 8 semaines après l'éclosion (BAILEY, 1972).

## Poissons aveugles

La vie dans des milieux perpétuellement obscurs, comme les grottes souterraines par exemple, peut entraîner une régression ou même la disparition des yeux. On admet généralement que ces organismes dits « troglobiontes » ont évolué à partir d'espèces de surface possédant des yeux et qui, pour des raisons diverses, se sont trouvées piégées dans les milieux souterrains. Il en est résulté la perte de la pigmentation, un métabolisme ralenti et une réduction des yeux d'autant plus importante que la colonisation des grottes est ancienne.

On connaît assez peu d'espèces de poissons aveugles en Afrique (tabl. XXXI). Dans un ensemble important de grottes de la région de Thysville en RDC, appar-

tenant au système du Kouilou, on a découvert *Caecobarbus geertsii*, *Chanallabes apus* et *Dolichallabes microphthalmus* (HEUTS, 1951 ; HEUTS et LELEUP, 1954). *Barbopsis devecchi* et *Uegitglanis zammaranoi* ont été capturés quant à eux dans des puits en Somalie et en Éthiopie (fig. 83). Deux espèces d'Eleotridae cavernicoles entièrement aveugles ont été découvertes à Madagascar dans les formations karstiques du sud-ouest de l'île (KIENER, 1963). On a également découvert des poissons aveugles dans des rapides et l'on a avancé l'hypothèse, qui mériterait d'être vérifiée, que la perte des yeux et de la pigmentation viendrait du fait qu'ils passent leur vie sous les cailloux. C'est le cas pour *Platyallabes tihoni* (fig. 83) et *Caecomastacembelus brichardi*, deux espèces du Stanley Pool vivant sous des roches ou dans des fissures.

Une nouvelle espèce de poisson aveugle (*Glossogobius anakaranensis* BANISTER, 1994) a été découverte dans une rivière souterraine du massif de l'Ankarana au nord de Madagascar. Il s'agit de la troisième espèce de poisson aveugle répertoriée de la Grand Île, les deux autres étant des Eleotridae découverts dans le sud-ouest de Madagascar.

## L'électrolocation

Les eaux des rivières africaines sont généralement turbides et les poissons ne peuvent utiliser la vision pour se repérer. Ils ont donc développé des adaptations qui leur permettent de se signaler lors de leurs déplacements.

Chez les poissons électriques, les décharges créent un champ électrique instantané autour du poisson (fig. 84). La présence d'un objet dans l'environnement immédiat du poisson concentre ou écarte les lignes de champ selon que sa conductibilité électrique est supérieure ou non à celle de l'eau. La perturbation du champ due à la présence de l'objet est perçue par le poisson grâce à l'analyse par son cervelet des messages transmis par les électrorécepteurs. Différentes expériences, menées notamment avec les *Gymnarchus*, ont prouvé qu'ils étaient capables d'utiliser ce sys-

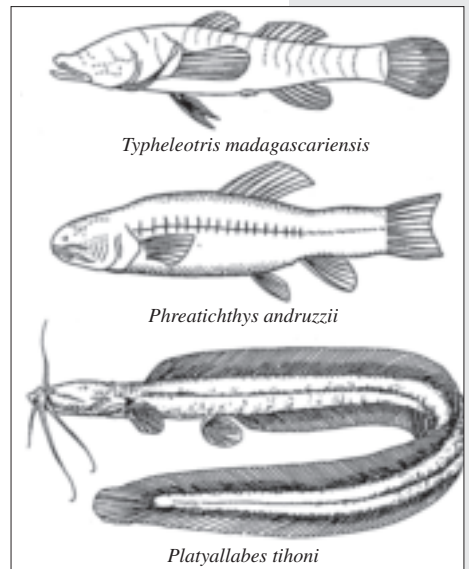
### DIAPAUSE CHEZ LES CYPRINODONTIFORMES

Les Cyprinodontiformes vivant dans des milieux temporaires, l'éclosion peut être différée de plusieurs jours, c'est-à-dire que l'alevin reste dans l'œuf au lieu d'éclore. Chez certaines espèces de *Diapteron* et d'*Epiplatys*, cette période n'excède pas quelques jours, alors qu'elle peut atteindre 70 jours chez *Aphyosemion batesii* (BROSSET, 1982). Mais on a également montré que les œufs de cyprinodontes

pouvaient entrer en diapause, c'est-à-dire présenter des arrêts du développement à des stades bien définis (WOURMS, 1972). Une diapause préincubatoire a été mise en évidence chez *Aphyosemion batesii* (BROSSET, 1982) et une diapause chez l'embryon prêt à éclore a été observée chez d'autres espèces annuelles telles que *Aphyosemion arnoldi*, *A. fallax* et *A. walkeri*.

#### FIGURE 83

Quelques espèces de poissons aveugles : *T. madagascariensis* (d'après ANGEL, 1949) ; *P. andruzzii* (d'après PELLEGRIN, 1930) ; *P. tihoni* (d'après POLL, 1957).



## Les poissons des eaux continentales africaines

**TABLEAU XXXI**

Liste des espèces de poissons aveugles actuellement connues en Afrique.

Familles	Espèces	Connu de
Cyprinidae	<i>Barbopsis devechii</i>	Somalie
	<i>Caecobarbus geertsii</i>	RDC
	<i>Phreatichthys andruzzii</i>	Somalie
Clariidae	<i>Channallabes apus</i>	RDC
	<i>Clarias cavernicola</i>	Namibie
	<i>Dolichallabes microphthalmus</i>	RDC
	<i>Platyallabes tihoni</i>	RDC
	<i>Uegitglanis zammaranoi</i>	Somalie
Eleotridae	<i>Typhleotris madagascariensis</i>	Madagascar
	<i>Typhleotris pauliani</i>	Madagascar
Gobiidae	<i>Glossogobius anakaranensis</i>	Madagascar
Synbranchidae	<i>Monopterus boueti</i>	Liberia
Mastacembelidae	<i>Caecomastacembelus brichardi</i>	RDC

tème de détection pour identifier les obstacles. Mais le rayon d'efficacité de l'électrolocation était limité à une dizaine de centimètres chez les Mormyridae. La valeur adaptative de ce système est évidente pour des poissons qui vivent dans des eaux troubles et, qui plus est, sont le plus souvent nocturnes. Il leur permet de se repérer et de localiser les proies dont ils se nourrissent.

**FIGURE 84**

Principe de l'électrolocation. Le centre nerveux (1) commande l'organe électrique (3) dont chaque décharge crée un champ électrique représenté par des lignes pointillées. Un objet quelconque (2) déforme les lignes du champ électrique et cette perturbation est perçue par le poisson grâce à son système électrorécepteur.

