

## *Résistance à l'hypoxie et observations écologiques pour seize espèces de poissons du Tchad*

Vincent BENECH\*, Sovannarath LEK\*\*

### RÉSUMÉ

*La comparaison de la résistance au déficit en oxygène de seize espèces de poissons du Tchad est basée sur l'obtention des courbes de consommation de ce gaz dissous, en vase clos, à 26° C.*

*Le protocole expérimental est testé et discuté d'après les données bibliographiques. Les résultats obtenus sont confrontés aux observations écologiques, notamment l'évolution des peuplements ichtyologiques au cours de l'assèchement partiel du lac Tchad.*

*Le seuil de dépendance respiratoire se situe vers 2 mg O<sub>2</sub>/l pour les espèces à respiration strictement aquatique. Cette concentration était fréquemment atteinte dans les régions du lac Tchad en voie d'assèchement. Les espèces persistant dans ce milieu possèdent soit une respiration aérienne soit une résistance élevée à l'hypoxie.*

*Les faibles concentrations en oxygène furent responsables des mortalités importantes observées chez les Sarotherodon et peut-être d'une sélection de populations plus résistantes.*

*Les caractéristiques morphologiques et éthologiques de Brachysynodontis batensoda élèvent la résistance de cette espèce en lui facilitant l'utilisation de la pellicule d'eau de surface.*

*La respiration aérienne de Brienomyrus niger est mise en évidence.*

*L'hypoxie est responsable des changements radicaux de l'abondance des espèces d'un peuplement mais d'autres facteurs écologiques agissant sur la reproduction ou l'alimentation sélectionnent les futures espèces pérennes du nouvel habitat caractéristique du lac Tchad de bas niveau.*

**MOTS-CLÉS :** Hypoxie — Consommation d'oxygène — Causes de mortalité — Effets de l'environnement — Poissons d'eau douce — Tchad.

### SUMMARY

#### RESISTANCE TO HYPOXIA AND ECOLOGICAL OBSERVATIONS IN SIXTEEN FISH SPECIES FROM CHAD

*Sixteen fish species from Chad are compared with respect to their resistance to hypoxia, using oxygen consumption curves determined in closed vessel at 26° C. The comparative measure is the oxygen concentration at 50 % mortality. The validity of this criterion for comparison and the experimental design are tested and discussed in relation to literature.*

*The results (Tabl. I; fig. 4 and 5) are related to ecological observations, particularly to the changes in the fish species composition of lake Chad during the sahelian drought. In our experimental conditions fishes with aquatic*

\* Hydrobiologiste O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris.

\*\* O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris.

respiration show similar oxygen consumption curves; the "incipient limiting level" is approximately 2 mg O<sub>2</sub>/l (fig. 6). Lower oxygen concentrations occurred daily (fig. 7), seasonally (fig. 9) and/or frequently (storms) in parts of lake Chad which were drying up; all fish species exhibit air-breathing or low lethal oxygen concentration.

The weak oxygen concentration might induce a selective process based on resistance to hypoxia for populations spawning in place. So after huge mortalities in *Sarotherodon* genus, the pullulation which followed might result of a better adaptation to hypoxia by juvenile populations.

Resistance to hypoxia is enhanced by morphological and ethological features facilitating the use of the oxygenated surface film; this seems clear in *Brachysynodontis batensoda*.

The lethal oxygen concentration in *Brienomyrus niger* is relatively high (fig. 4), demonstrating the limited capacity of this species to use dissolved oxygen and its inability to live in oxygen deficient waters without air-breathing.

Oxygen deficient concentration appears to be the main factor responsible for drastic changes in fish species abundance. Others ecological factors acting on spawning or feeding promote certain species among those which resist the best to hypoxia.

KEY WORDS: Hypoxia — Oxygen consumption — Mortality causes — Environmental effects — Freshwater fish — Chad.

## 1. INTRODUCTION

La baisse du niveau du lac Tchad a provoqué des changements importants dans la composition spécifique des peuplements ichtyologiques; certaines espèces ont disparu, d'autres ont proliféré. L'une des causes de disparition serait les mortalités constatées lors des orages qui augmentent la turbulence au fond de l'eau. Les sédiments remis en suspension provoquent un déficit en oxygène. Une hypoxie saisonnière a aussi été observée dans certaines régions lacustres où les eaux de crue sont arrivées après avoir traversé d'immenses zones réductrices de végétation en décomposition. Dans ce dernier cas, une augmentation de la concentration en gaz carbonique accompagnait la désoxygénation (BENECH *et al.*, 1976).

Parmi les facteurs responsables de cette évolution des peuplements du lac Tchad, la concentration en oxygène de l'eau paraît jouer un rôle important. Nous avons voulu vérifier si les variations d'abondance observées chez certaines espèces pouvaient être mises en relation avec leur aptitude à supporter de faibles concentrations d'oxygène.

Les revues bibliographiques (DAVIS, 1975; DOUDOROFF & SHUMWAY, 1970) montrent que les études sur les besoins en oxygène des poissons sont peu diversifiées et surtout consacrées aux espèces des eaux douces tempérées. Les lacunes sont très importantes pour les espèces tropicales. Nous apportons ici des données nouvelles concernant les espèces africaines continentales chez lesquelles rares sont celles qui ont fait l'objet d'études similaires; on peut citer : *Sarotherodon niloticus*, *Polypterus senegalus*, *Clarias lazera* et *Protopterus annectens* (WHITWORTH 1964, JOB 1969, NASR EL DIEN AHMED & ABDEL MAGID 1969, MAHDI 1973, ABDEL MAGID & BABIKER 1975, BABIKER, 1979).

## 2. CHOIX D'UNE MÉTHODE DE COMPARAISON INTERSPÉCIFIQUE

Plusieurs auteurs ont tenté de relier les caractéristiques des biotopes de différentes espèces de poissons (concentrations en O<sub>2</sub> et CO<sub>2</sub>) aux affinités de leurs hémoglobines pour l'oxygène en présence ou non de gaz carbonique (WILLMER 1934, FISH 1955, DUSART 1963). Les courbes de dissociation de l'oxygène établies par FISH rendent compte bien nettement des différences écologiques qui existent entre les espèces étudiées.

Les déterminations directes des concentrations d'oxygène tolérables sont plus nombreuses, encouragées par le besoin de normes de qualité de l'eau. Ces valeurs très liées aux conditions expérimentales, peuvent être obtenues de deux façons :

— soit en plaçant des poissons dans des baignoires de concentration maintenue constante. On retient la concentration qui provoque un certain taux de mortalité pendant un temps donné (généralement 50 % de mortalité en 24 h);

— soit en maintenant le poisson dans un vase clos dont la concentration en oxygène diminue, elle est mesurée à intervalles réguliers jusqu'à la mort du poisson. Le comportement du poisson est déterminé par sa courbe de consommation.

Nous avons opté pour l'étude des courbes de consommation en oxygène; elles fournissent plusieurs repères spécifiques et permettent d'aborder plus directement la relation poisson-milieu.

L'influence de la concentration en oxygène sur la consommation conduit à distinguer des intervalles de concentration en oxygène qui correspondent à un état du poisson (tolérance-résistance; dépendance-indépendance) (fig. 1). Quand la concentration baisse au-dessous du niveau L, le poisson est inca-

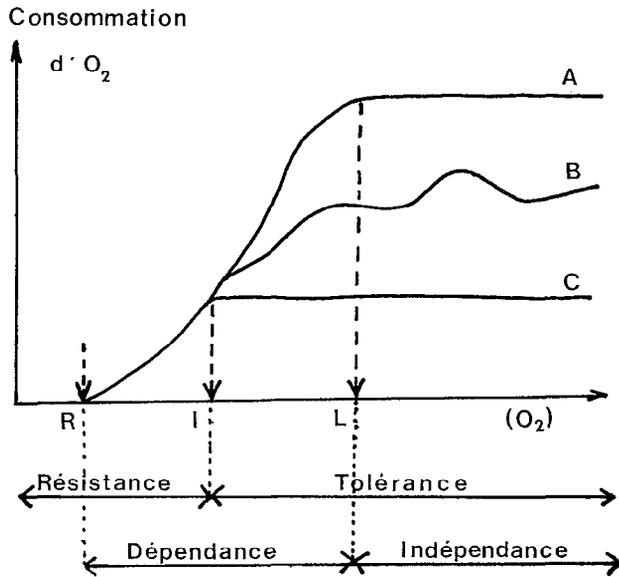


FIG. 1. — Taux de consommation d'oxygène en fonction de la concentration, pour différents types d'activité du poisson — Oxygen consumption rates in relation to fish activity. A : consommation en activité (activité maximale stimulée) — Active oxygen consumption (maximum activity, stimulated); B : Consommation de routine (activité spontanée) — Routine oxygen consumption (spontaneous activity); C : Consommation standard (repos) — Standard oxygen consumption (rest). Distinction de zones de concentration en oxygène en fonction des taux de consommation — Distinction of oxygen concentration bands in relation to oxygen consumption rate; L : Commencement de la phase de dépendance — Incipient limiting level; I : Point de départ des mortalités — Incipient lethal level; R : Concentration résiduelle minimale — Minimum residual level. D'après SHEPARD (1955) et BEAMISH (1964) — After SHEPARD (1955) and BEAMISH (1964).

pable de satisfaire ses besoins en oxygène et sa consommation dépend de la concentration du milieu. A partir du niveau I, les besoins du métabolisme basal ne sont plus assurés, c'est la limite inférieure de la zone de tolérance et des mortalités peuvent survenir. Par ailleurs, l'influence de l'activité de l'animal a conduit à définir des taux de consommation caractéristiques d'un état d'activité (activité stimulée, spontanée ou repos; fig. 1).

La consommation d'oxygène dépend de l'alimentation ou de l'état de jeûne du poisson, de son acclimatation à une température et à une concentration d'oxygène, de la phase du rythme circadien et de son état physiologique lié à la saison; elle dépend enfin des conditions expérimentales (température; concentration en oxygène) (FRY, 1957). On peut ajouter la salinité (MADAN MOHAN RAO, 1971), l'effet de groupe (DELCO & BEYERS, 1963) et le pH (ULTSCH, 1978).

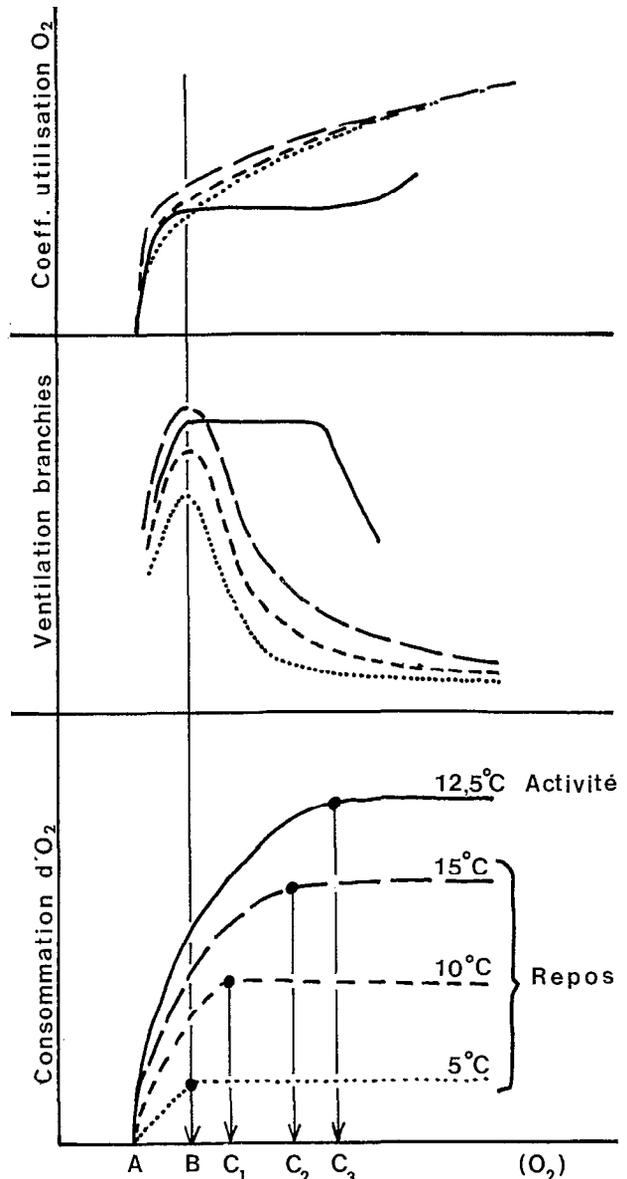


FIG. 2. — Représentation schématique des variations de la consommation d'oxygène, de la ventilation des branchies et du coefficient d'utilisation de l'oxygène chez des poissons acclimatés à 5 °C, au repos et en activité — Diagram of oxygen consumption, of branchial ventilation and of oxygen use coefficient in fish acclimated at 5 °C, at rest and in activity. Définition des concentrations en oxygène caractéristiques — Definition of typical oxygen concentrations: A : concentration « limite » — limit concentration; B : concentration « seuil » — threshold concentration; C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub> : concentration critiques — critical concentrations. D'après DOLININ (1974) — After DOLININ (1974).

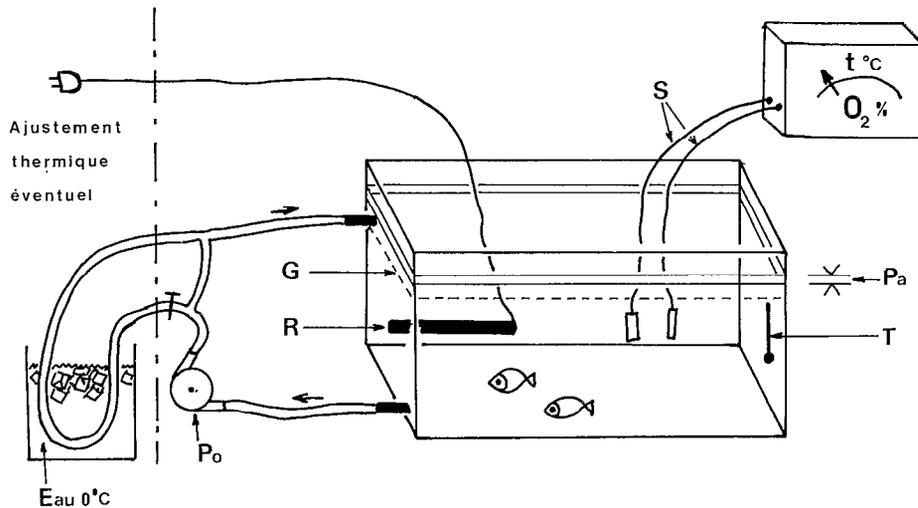


FIG. 3. — Schéma du dispositif expérimental — *Experiment apparatus*. Pa : huile de paraffine — *liquid paraffin*; Po : pompe — *pump*; T : thermomètre de contrôle — *control thermometer*; R : résistance chauffante — *heater*; G : grillage — *grid screen*; S : sondes pour  $O_2$  et température — *sounding-rod ( $O_2$  and temperature)*.

Les considérations de DOLININ (1974) sur les variations de consommation d' $O_2$ , de ventilation et du pourcentage d'utilisation de  $O_2$  en fonction de la concentration en oxygène (fig. 2), le conduisent à constater que les concentrations qu'il appelle « seuil » (I fig. 1) et « limite » (R fig. 1) sont des caractéristiques de l'espèce indépendantes de l'activité et de la température (de l'expérience et d'acclimatation) et qu'il suffit d'établir une réduction de la concentration en oxygène pour obtenir les renseignements essentiels sur les caractéristiques respiratoires des poissons sans devoir provoquer une activité (parfois impossible pour certaines espèces).

### 3. CARACTÉRISTIQUES DE L'EXPÉRIMENTATION

#### 3.1. Dispositif expérimental (fig. 3)

Les poissons sont enfermés dans un aquarium clos : leur respiration diminue la concentration en oxygène mesurée périodiquement. La consommation d'oxygène est calculée pour repérer les phases respiratoires (cf. fig. 1 et 2). L'activité étant spontanée on peut parler de « consommation de routine ». Le passage progressif en quelques heures d'une oxygénation correcte à des conditions anoxiques rapproche les conditions expérimentales des phénomènes anoxiques fréquents dans le lac Tchad (orages). Chaque expérience présente un déroulement particulier fonction des caractéristiques des poissons utilisés (activité,

biomasse, état physiologique); elles déterminent une consommation d'oxygène plus ou moins rapide et donc la durée de l'expérience (cf. tableau I).

L'aquarium contient trente litres d'eau provenant de la canalisation urbaine de N'Djaména, préalablement oxygénée à l'aide d'un diffuseur d'air. Le brassage se fait par une petite pompe qui aspire l'eau du fond et la rejette dans la couche superficielle.

La température de l'eau est celle de la salle d'expérience climatisée à 26 °C. Des ajustements thermiques rapides sont réalisés à l'aide d'une résistance électrique pour le réchauffement ou en plaçant le tuyau de la pompe dans un bain d'eau glacée pour le refroidissement.

On dose l'oxygène par la méthode électro-chimique à l'aide d'une sonde EIL. La compensation de température se fait par réglage manuel. Cette méthode de mesure est rapide et fidèle. Après l'étalonnage du point zéro et du point de saturation, la précision est de l'ordre de  $\pm 0,05$  mg  $O_2/l$ .

Une couche d'huile de paraffine de 1,5 cm d'épaisseur empêche tout échange gazeux avec l'air ambiant; ceci a pu être vérifié en fin d'expérience : après la mort de tous les poissons la concentration de l'eau hypoxique demeurerait constante. Les poissons ne consomment donc que la quantité d'oxygène disponible dans la masse d'eau jusqu'à épuisement. Pour empêcher leur montée au contact de la paraffine, un grillage en fil de fer galvanisé (maille de 5 mm de côté) est placé à 2 cm environ en dessous de la surface de l'eau. Les espèces qui possèdent une

TABLEAU I

Caractéristiques et résultats des expériences d'anoxie effectués sur 17 espèces de poissons du Tchad à 26 °C — *Characteristics and results of anoxia experiments effected in 17 fish species from Chad at 26 °C*

ESPÈCES					Temps écoulé (en heures)			O <sub>2</sub> mg/l				Consomma- tion mg O <sub>2</sub> /100g.h	
	N	$\bar{P}$	$\sigma_p$	Sai- son	au 1 <sup>er</sup> mort	à 50 % de morts	au der- nier mort	ini- tiale	au 1 <sup>er</sup> mort	à 50 % de mort	au der- nier mort	entre 2 et 5 mg O <sub>2</sub> /l	précé- dant le 1 <sup>er</sup> mort
<i>Tilapia zillii</i> (Cichlidae).....	5	39,4	—	*	5,30	5,80	6,75	6,3	0,03	0,02	0,01	30,5	1,8
<i>Brachysynodontis batensoda</i> (Mochocidae).....	4	67,4	—	*	4,25	4,25	4,42	6,2	0,03	0,02	0,01	25,8	1,6
	8	63,1	—	*	3,00	3,40	4,00	6,7	0,11	0,06	0,01	18,4	1,7
<i>Schilbe mystus</i> (Schilbeidae).....	4	41,7	—	*	7,17	7,17	7,34	7,1	0,08	0,04	0,03	22,1	4,3
<i>Sarotherodon niloticus</i> (Cichlidae)...	5	36,6	4,5	o	4,82	5,25	5,66	5,2	0,13	0,11	0,09	28,3	2,0
	10	38,2	6,9	o	3,75	4,17	4,67	6,4	0,14	0,08	0,02	22,6	0,8
	15	34,5	4,5	o	2,90	3,50	—	6,1	0,09	0,07	0,06	28,6	0,6
<i>Marcusenius cyprinoides</i> (Mormyri- dae).....	4	73,0	—	*	—	2,75	2,92	6,4	—	0,12	0,05	30,7	11,3
	5	22,0	—	*	5,66	5,75	6,08	6,1	0,21	0,18	0,08	39,1	8,9
(1) (2)	14	14,0	4,3	o	3,25	3,50	3,60	6,7	0,30	0,13	0,09	34,3	14,3
<i>Marcusenius senegalensis</i> (Mormyri- dae).....	5	20,2	2,3	o	5,50	5,82	5,92	5,9	0,23	0,20	0,20	44,3	10,1
<i>Distichodus rostratus</i> (Citharinidae)..	5	17,2	5,6	o	6,67	7,18	7,50	6,3	0,27	0,19	0,16	42,7	9,0
<i>Petrocephalus bovis</i> (Mormyridae)..	16	4,0	0,5	o	7,33	7,90	8,50	7,2	0,39	0,23	0,20	46,6	22,5
<i>Siluranonodon auritus</i> (Schilbeidae)...	13	3,7	0,4	o	12,50	13,17	13,95	8,0	0,32	0,25	0,20	41,9	19,8
<i>Pollimyrus isidori</i> (Mormyridae)...	12	4,6	—	*	10,00	10,58	—	6,8	0,46	0,28	0,21	33,6	21,0
<i>Alestes nurse</i> (Characidae).....	12	12,8	—	*	4,50	4,52	4,83	6,0	0,34	0,30	0,22	26,3	18,8
	12	12,6	1,9	o	3,75	3,90	4,10	7,2	0,41	0,33	0,32	48,4	15,9
<i>Brienomyrus niger</i> (Mormyridae) .(4)	8	5,3	0,9	o	11,17	11,75	—	7,3	0,61	0,41	0,29	41,5	—
	11	4,9	0,8	o	8,10	8,30	9,00	7,7	0,49	0,46	0,36	55,2	18,8
	12	4,6	0,7	o	7,82	8,25	8,50	7,0	0,51	0,42	0,37	51,0	21,9
<i>Labeo senegalensis</i> (Cyprinidae)....	5	21,1	3,8	o	6,50	7,00	7,25	7,2	0,66	0,50	0,43	34,6	18,2
<i>Micralestes acutidens</i> (Characidae)..	124	0,8	—	*	4,41	4,58	—	6,3	0,80	0,67	0,42	38,8	26,5
<i>Alestes dentex</i> (Characidae).....	1	305	—	*	—	(3,00)	—	6,6	—	(0,87)	—	21,4	14,6
<i>Clarias lazera</i> (Clariidae)..... (1)	16	16,6	6,1	o	1,25	2,00	2,25	5,5	2,82	1,45	0,76	30,0	25,0
(1)	14	10,3	3,8	o	1,50	2,30	2,75	6,4	2,90	1,30	0,65	50,0	48,7
<i>Polypterus senegalus</i> (Polypteridae)..	6	68,6	—	*	5,25	6,17	7,20	6,6	1,68	1,27	0,68	5,6	4,5

N : nombre de poissons utilisés dans l'expérience — *number of fishes used in the experiments.*

$\bar{P}$  : poids individuel moyen en grammes — *mean individual weight (in g.).*

$\sigma_p$  : écart-type sur les poids — *standard deviation for weight.*

$\bar{B}/l$  : biomasse moyenne par litre d'eau — *mean biomass per liter of water.*

o : janvier et février 1978 et 1979, température du milieu de prélèvement : 21 °C environ — *january-february period (habitat temperature  $\approx$  21 °C).*

\* : juin-juillet 1977, température du milieu de prélèvement : 29 °C environ — *june-july period (habitat temperature  $\approx$  29 °C).*

(1) : d'après SKUBICHA (communication personnelle) — *after SKUBICHA (personal communication).*

(2) : 1 mois de jeûne à la température de 23 °C — *one month fasting at 23 °C.*

(3) : dont 1 *Marcusenius cyprinoides* — *one M. cyprinoides among them.*

(4) : 2 mois et demi de jeûne à la température de 23 °C — *two months a half fasting at 23 °C.*

possibilité de respiration aérienne ou une adaptation leur permettant d'utiliser la pellicule d'eau de surface, sont ainsi privés de ces facultés-là. Ainsi, pour les espèces qui habitent un milieu hypoxique, une faible résistance expérimentale est l'indice qu'elles disposent d'une respiration aérienne annexe.

L'oxygène du bac diminue progressivement, remplacé par du gaz carbonique issu de la respiration des poissons. La concentration d'oxygène initiale était comprise entre 5,9 et 7,3 mg O<sub>2</sub>/l. Le pH variait entre 7 et 8, l'augmentation de la teneur en CO<sub>2</sub> entraînant sa diminution qui atteignait, entre le début et la fin de l'expérience, au maximum 0,5 unité, soit une variation ne dépassant pas le seuil susceptible d'accélérer le métabolisme respiratoire des poissons (BRETT 1962, *in* BICAL 1979).

Nous noterons qu'avec cet appareillage, les mesures de consommation effectuées en début d'expérience sont souvent aberrantes pour deux raisons : l'activité excessive des poissons quelquefois perturbés par la mise en route de l'expérience et la présence de quelques petites bulles d'air restées collées aux parois du bac après l'arrêt de l'aérateur.

### 3.2. Définition d'un critère de comparaison interspécifique

Les courbes de consommation d'oxygène en fonction de la concentration de ce gaz dans l'eau fournissent des repères caractéristiques des espèces : les concentrations seuil et limite (DOLININ, 1974; cf. § 2), indépendantes de la température et de l'activité. Ces repères peuvent être obtenus à l'aide du dispositif expérimental simple que nous venons de présenter (cf. § 3.1.). La concentration seuil impose l'enregistrement de la ventilation des branchies; la concentration limite est simplement fournie par la courbe de consommation lorsqu'elle atteint 0 (fig. 2). En fait, la mort du poisson — établie d'après l'arrêt des mouvements operculaires — peut survenir entre ces deux concentrations.

Ces données sont obtenues par des observations sur un seul poisson à la fois. Afin de réduire le nombre de manipulations, chaque expérience a été conduite sur un lot de poissons en suivant la distribution des mortalités. Nous avons choisi pour critère de comparaison interspécifique la concentration pour laquelle on constate 50 % de mortalité. Notons que ce critère n'est pas équivalent à la DL 50 qui est la concentration maintenue constante pour laquelle on observe 50 % de mortalité en un temps donné — généralement 24 h —, indice utilisé notamment par KRAJEM et PATTEE (1980).

La concentration en oxygène létale pour 50 % des individus est un indice de comparaison utilisé

assez fréquemment dans les expériences en vase clos (d'après DOUDOROFF et SHUMWAY, 1970). Nous avons appelé cet indice « concentration létale » et considéré qu'il prenait une valeur intermédiaire entre les concentrations seuil et limite définies par DOLININ. De ce fait nous avons admis qu'il présentait vis-à-vis de l'activité et de la température une indépendance analogue.

### 3.3. Discussion

Une certaine variabilité est inhérente à nos conditions expérimentales (cf. § 3.1.). Pour valider le critère de comparaison interspécifique choisi il convenait de vérifier son indépendance par rapport aux facteurs susceptibles de varier, notamment la taille, la densité et l'état physiologique du poisson. Nous nous sommes appuyés pour cela sur des éléments bibliographiques complétés par quelques expériences (cf. tableau I).

Opérant à concentration en oxygène constante avec *Salvelinus fontinalis*, SHEPARD (1955) note qu'à un niveau létal donné les gros poissons ont tendance à vivre plus longtemps que les petits. Dans le cas de notre expérience en vase clos, la consommation d'oxygène pendant le temps de résistance devrait entraîner une sous-estimation de la concentration pour 50 % de mortalité, d'autant plus élevée que les poissons sont plus gros. Cependant, chez *Dicentrarchus labrax*, BICAL (1979) remarque l'indépendance de la concentration létale par rapport à la taille dans des expériences conduites en vase clos. Dans nos conditions expérimentales, deux lots de *Marcusenius cyprinoides* de poids individuels moyens respectifs de 22 et 73 g ont présenté des concentrations létales (0,18 et 0,12 mg O<sub>2</sub>/l) ne différant pas significativement vu la sensibilité de l'appareil.

Chez *Sarotherodon niloticus* les concentrations létales ne sont pas influencées par une variation de densité de 1 à 3 (0,11 et 0,07 mg O<sub>2</sub>/l pour les densités extrêmes).

L'influence du jeûne a été testée à l'aide de trois lots de *Brienomyrus niger*. Le jeûne plus ou moins prolongé (trois jours à deux mois et demi) n'a pas d'influence sur la concentration létale. Nous avons ainsi plus de latitude pour obtenir un nombre de poissons suffisant pour les espèces rares dont les captures s'échelonnent dans le temps et qui se nourrissent peu ou pas en captivité.

Deux expériences ont été conduites dans les mêmes conditions, sur deux lots d'*Alestes nurse* de caractéristiques semblables (tabl. I), capturés dans le Chari à N'Djaména, l'un fin janvier, l'autre fin juin, c'est-à-dire aux extrêmes de l'amplitude thermique du fleuve (21 °C en janvier; 30 °C en juin).

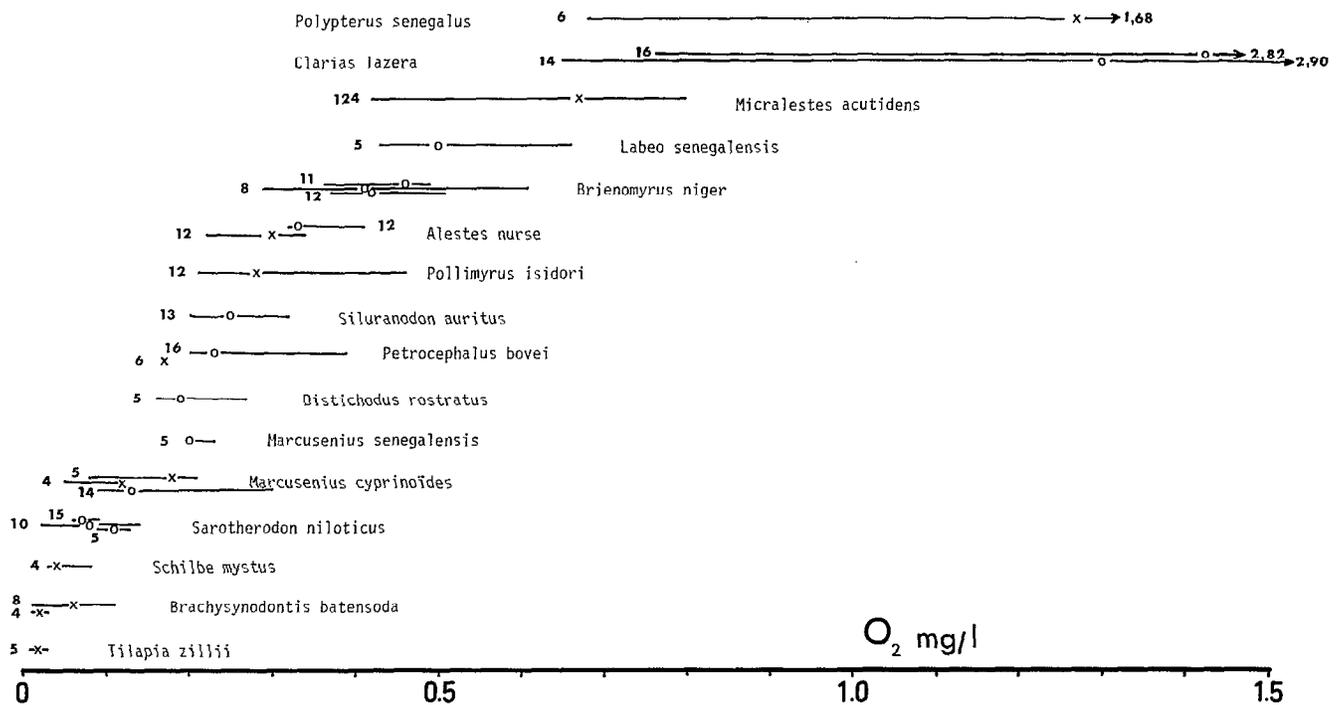


FIG. 4. — Situation des zones de mortalités de diverses espèces de poissons du Tchad dans l'échelle de concentration en oxygène de l'eau, à 26 °C en bac d'expérience — *Mortality bands along water oxygen concentration scale in some fish species from Chad. Water temperature in experimental tank: 26 °C.*

n ----- x -----  
 ----- o -----  
 a                      b                      c

a : concentration en oxygène au dernier mort — *oxygen concentration at the last fish death* ; b : concentration, en oxygène à 50 % de mortalité — *oxygen concentration at 50 % of mortality* ; c : concentration en oxygène au premier mort — *oxygen concentration at the first fish death* ; n : nombre de poissons dans chaque expérience — *number of fishes in each experiment* ; x : observations effectuées en juin-juillet 1977 — *observations in june-july* ; o : observations effectuées en janvier-février 1978 — *observations in january-february.*

Ces dates de captures correspondent d'une part à des acclimations thermiques différentes, d'autre part à de possibles différences de maturité sexuelle d'après nos connaissances sur la biologie de cette espèce. Les courbes de consommation se rejoignent dans la zone de dépendance et la concentration léthale est la même pour les deux lots.

Notre but n'est pas d'expliquer les phénomènes observés mais d'en tenir compte dans la mise au point de notre protocole expérimental afin d'obtenir des valeurs de concentration léthale fiables, permettant la comparaison interspécifique. Les expériences précédentes tendent toutes à montrer l'indépendance de la concentration en oxygène léthale pour 50 % des poissons, critère de comparaison qui s'avère donc utilisable malgré les variations expérimentales difficilement, voire non réductibles (taille,

densité, saison de capture, état de jeune). Cependant, ne pouvant tester toutes les espèces, par mesure de prudence nous avons essayé de standardiser nos conditions d'expérience, dans la mesure du possible.

Cette standardisation, aussi imparfaite soit-elle, nous permet par ailleurs de comparer grossièrement les courbes de consommation et de situer approximativement la concentration critique, donnée spécifique elle aussi. Nous avons finalement fixé notre protocole expérimental en lui ajoutant quelques contraintes supplémentaires :

— une température constante de 26 °C — proche de la moyenne annuelle du milieu naturel — ceci pour tenir compte des résultats de BICAL (1979) qui, contrairement aux conclusions de DOLININ (1974), observe chez *Dicentrarchus labrax* une élévation de

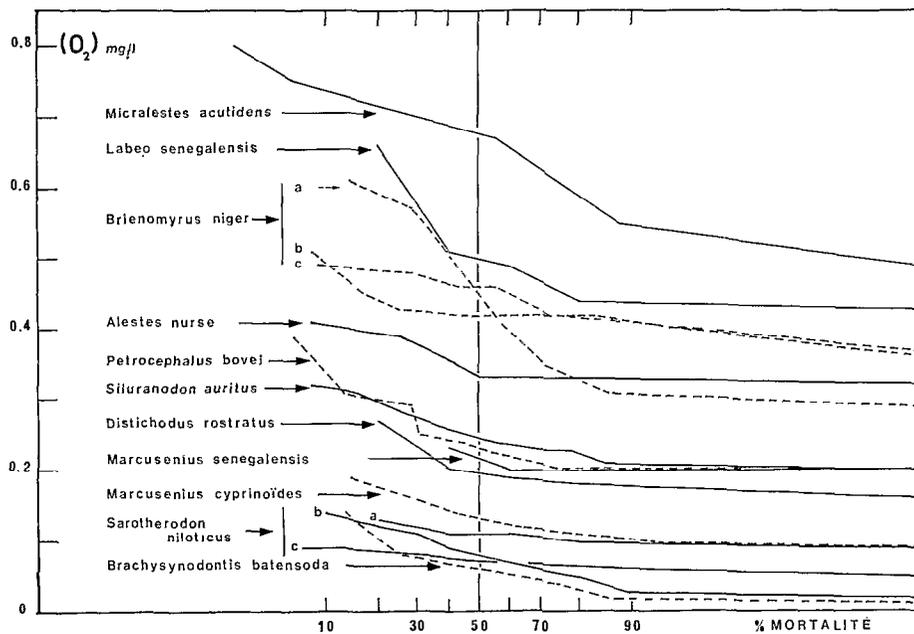


FIG. 5. — Développement sur papier gaussien des courbes de fréquences cumulées des mortalités en fonction de la concentration en oxygène — Development on gaussian paper of cumulative mortalities in relation to oxygen concentration.

la concentration létale avec l'augmentation de température. Nous avons aussi constaté la même chose chez *Micralestes acutidens* : la concentration létale passe de 0,67 mg O<sub>2</sub>/l à 26 °C à 1,01 mg O<sub>2</sub>/l à 32 °C,

— une acclimatation à 26 °C pendant 12 heures, sans alimentation, à l'intérieur même du bac expérimental fortement aéré. Les poissons étaient donc à jeun au minimum depuis 12 heures. Notons que ce temps est insuffisant pour une parfaite acclimatation thermique puisqu'une période d'un mois est recommandée (FRY & HART 1948, JOB 1955), toutefois, la différence entre la température du milieu d'origine et celle du bac expérimental n'a pas dépassé 5 °C.

— nous avons veillé, dans la mesure du possible, à réduire l'hétérogénéité des expériences quant à la densité des poissons. Procédant ainsi, on voulait aussi aboutir à l'anoxie dans des intervalles de temps similaires. Ces précisions sont fournies dans le tableau I.

Une particularité de cette expérimentation en vase clos est la diminution de la concentration en oxygène simultanément à une augmentation de la concentration en gaz carbonique. Ce dernier, réduisant le pourcentage de l'utilisation de l'oxygène (SAUNDERS, 1962), pourrait élever la concentration létale en oxygène. Cela n'influe pas sur la valeur comparative

des résultats mais il convient de le préciser pour une éventuelle comparaison avec des résultats obtenus dans d'autres conditions.

Nous n'avons pas tenu compte non plus de la formation possible et de l'accumulation de NH<sub>3</sub> toxique dans le bac. Ce phénomène est certainement limité du fait d'un nombre réduit de poissons dans chaque expérience.

#### 4. COMPARAISON INTERSPÉCIFIQUE

##### 4.1. Concentrations léthales

La figure 4 permet la comparaison graphique des concentrations léthales des espèces testées (cf. tableau I).

Les espèces à respiration mixte (*Polypterus senegalus*, *Clarias lazera*) se distinguent nettement des autres par des concentrations léthales élevées de l'ordre de 1,3 mg O<sub>2</sub>/l. A l'opposé on trouve les espèces à respiration strictement aquatique très résistantes à l'anoxie : *Tilapia zillii*, *Sarotherodon niloticus*, *Brachysynodontis batensoda* et *Schilbe mystus* dont la concentration létale se situe dans la zone inférieure ou égale à 0,1 mg O<sub>2</sub>/l. Viennent ensuite trois espèces dont les premiers morts sont observés à des concentrations plus élevées que pour les précédentes : *Marcusenius cyprinoïdes*, *M. sene-*

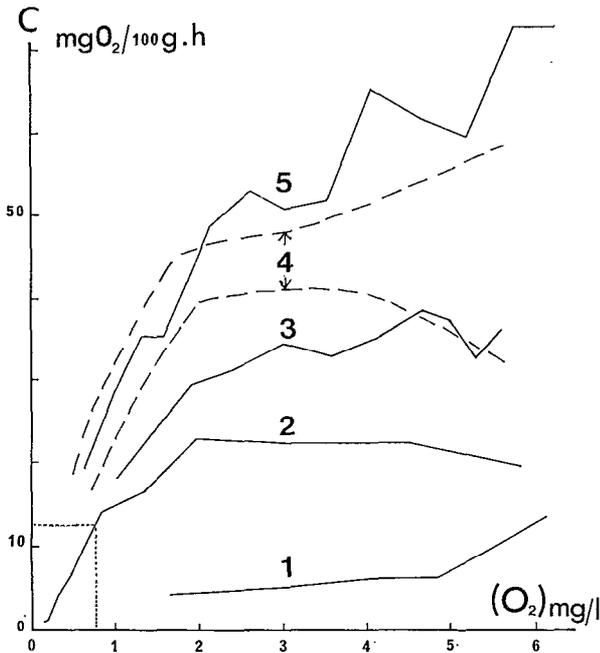


FIG. 6. — Consommation d'oxygène (C) en fonction de la concentration en oxygène du milieu. Expériences réalisées à 26 °C en janvier-février — Oxygen consumption (C) in relation to water oxygen concentration. Experiments at 26 °C in January-February. 1 : *Polypterus senegalus*; 2 : *Sarotherodon niloticus*; 3 : *Labeo senegalensis*; 4 : Enveloppe des courbes de *Alestes nurse*, *Petrocephalus bovei*, *Siluranodon auritus*, *Distichodus rostratus* et *Marcusenius senegalensis* — Sheathing of the curves of *Alestes nurse*, *Petrocephalus bovei*, *Siluranodon auritus*, *Distichodus rostratus*, and *Marcusenius senegalensis*; 5 : *Brienomyrus niger*; ... Consommation standard de *Sarotherodon niloticus* calculée d'après les données de FARMER et BEAMISH (1969, cf. texte) et concentration en O<sub>2</sub> correspondante — Standard consumption of *Sarotherodon niloticus* computed after FARMER & BEAMISH'S data (1969, cf. text) and corresponding oxygen concentration.

*galensis* et *Distichodus rostratus* (concentration létale inférieure à 0,2 mg O<sub>2</sub>/l). Le dernier survivant de *Petrocephalus bovei*, *Siluranodon auritus* et *Pollimyrus isidori* succombe à 0,2 mg O<sub>2</sub>/l et la concentration létale se situe entre 0,2 et 0,3 mg O<sub>2</sub>/l. Entre 0,3 et 0,35 mg O<sub>2</sub>/l, on trouve *Alestes nurse*, puis on arrive aux espèces très sensibles à l'hypoxie : *Brienomyrus niger*, *Labeo senegalensis* et surtout *Micralestes acutidens*.

#### 4.2. Distribution de mortalités

Les espèces à respiration aérienne présentent ici encore une particularité : leur zone de mortalité est très étalée (de 1 à 2 mg O<sub>2</sub>/l) par rapport à celle des autres espèces (fig. 4).

La figure 4 ne fournit pas la meilleure représentation de la distribution des mortalités. Malgré le petit nombre d'individus, la distribution des fréquences cumulées des mortalités en fonction de la concentration en oxygène est intéressante à considérer sur papier gaussien (fig. 5). La comparaison des espèces et les regroupements en fonction de la résistance à l'hypoxie paraissent plus aisés sur la figure 5 que sur la figure 4; l'information statistique est également plus complète.

En général, 80 % environ des mortalités surviennent dans une plage étroite de concentration en oxygène (0,1 mg O<sub>2</sub>/l). Cependant, les mortalités s'étalent plus chez les espèces sensibles à l'anoxie (*Micralestes acutidens* et *Labeo senegalensis*) ou ayant été soumises à un jeûne prolongé (*Brienomyrus niger*).

#### 4.3. Courbes de consommation (fig. 6)

La comparaison des courbes de consommation ne peut être que grossière (cf. § 2). Elle a été tentée pour révéler les traits d'ensemble et les particularités spécifiques qui pourraient s'en dégager. Nous limiterons cette présentation aux expériences effectuées à la même saison en janvier-février; en effet les variations de consommation peuvent passer du simple au double pour des saisons opposées (cf. *Alestes nurse*, tabl. I).

Comme nous l'avons déjà fait remarquer, les consommations calculées en début d'expérience sont peu fiables, eu égard à l'agitation des poissons provoquée par la mise en route de l'expérience et au mauvais contrôle de l'oxygène présent dans le bac. Ensuite, la consommation se stabilise et le palier atteint se prolonge jusqu'à la concentration critique qui marque le début de la dépendance respiratoire. D'une façon générale celle-ci est nette à partir de 2 mg O<sub>2</sub>/l.

On constate un regroupement d'espèces dans la zone de dépendance respiratoire : *Siluranodon auritus*, *Petrocephalus bovei*, *Marcusenius senegalensis*, *Distichodus rostratus*, *Alestes nurse* et *Brienomyrus niger*. Ce regroupement se poursuit dans la zone d'indépendance, la consommation variant entre 40 et 50 mg O<sub>2</sub>/100 g.h, sauf pour *B. niger* qui se détache du groupe avec une consommation plus élevée et un palier moins marqué que chez les autres espèces. *Sarotherodon niloticus* se distingue par les consommations les plus basses dans les deux zones (palier à 23 mg O<sub>2</sub>/100 g.h). *Labeo senegalensis* a une situation intermédiaire entre ces deux niveaux mais sa concentration critique semble supérieure à 2 mg O<sub>2</sub> par litre, indice d'une sensibilité plus grande à la raréfaction de l'oxygène.

La comparaison graphique de la partie terminale

des courbes de consommation montre qu'elles sont assimilables à des droites de même pente. Les consommations de toutes les espèces décroissent de la même façon au-delà de la concentration seuil.

Nous avons également représenté sur la figure 6 la courbe de consommation de *Polypterus senegalus* établie en juin-juillet. Cette espèce à respiration mixte présente en effet un comportement respiratoire particulier. Elle prélève dans l'eau une faible quantité d'oxygène; sa consommation demeure à peu près constante quelle que soit la concentration avec cependant une légère tendance à la baisse lorsque la concentration diminue.

A titre indicatif nous donnons dans le tableau I les consommations d'oxygène moyennes des espèces entre 2 et 5 mg O<sub>2</sub>/l (intervalle qui correspond à peu près au plateau de la zone d'indépendance), et les consommations avant l'apparition des premières mortalités. La première valeur est une « consommation de routine »; la seconde une estimation de la consommation minimale permettant la survie des poissons. Pour les espèces très résistantes, cette seconde valeur varie entre 0,6 et 2 mg O<sub>2</sub>/100 g.h avec une exception pour *Schilbe mystus* (4,3 mg O<sub>2</sub>/100 g.h); elle varie autour de 10 mg O<sub>2</sub>/100 g.h pour *Marcusenius cyprinoides*, *M. senegalensis* et *Distichodus rostratus*, se trouvant donc multipliée de 5 à 16 fois et elle double encore pour les espèces très sensibles à l'hypoxie (en prenant 20 mg O<sub>2</sub>/100 g.h comme valeur moyenne du groupe).

## 5. DISCUSSION ET CONCLUSION

Cette étude débouche sur deux types de discussion. Le premier concerne la confrontation de nos résultats à ceux de la bibliographie et se limite essentiellement à *Sarotherodon niloticus*; le second correspond à notre but initial : comparer la résistance à l'hypoxie des espèces du Tchad aux variations de leur abondance au cours d'une évolution du milieu vers des conditions marécageuses.

En fonction de données bibliographiques et du matériel dont nous disposons, nous avons essayé de définir un critère de comparaison interspécifique fiable : la concentration en oxygène létale pour 50 % des individus. Nous avons pris soin d'insister sur le protocole utilisé, conscients de la dépendance de certaines données (courbes de consommation) vis-à-vis des conditions expérimentales.

Les données bibliographiques relatives à la résistance au déficit en oxygène pour les espèces à respiration aquatique étudiées ici, ne concernent que *Sarotherodon niloticus*.

Une étude comparative en nage forcée conduit WHITWORTH (1964) à reconnaître à *S. niloticus* une résistance particulièrement bonne aux conditions

hypoxiques; dans ces conditions d'expérience, *S. niloticus* survit à des taux inférieurs à 1 ppm alors que la majorité des espèces succombe au-dessous de 2 ppm. RUHLAND (1968) observe la même résistance chez d'autres Cichlidés et en conclut que cette famille présente des particularités dans les échanges respiratoires qui semblent liés à des caractères écologiques et physiologiques.

En soumettant pendant 24 heures des *Sarotherodon niloticus* à des concentrations en oxygène constantes, à la température de 23-26 °C, MAHDI (1973) a observé 0 % de mortalité à 2,5 mg O<sub>2</sub>/l, 50 % à 1 mg O<sub>2</sub>/l et 100 % à 0,4 mg O<sub>2</sub>/l. D'après la droite de régression établie entre le logarithme de la mortalité et la concentration, il situe la limite de tolérance moyenne de l'espèce (50 % de mortalité en 24 heures) à 1,41 mg O<sub>2</sub>/l.

FARMER et BEAMISH (1962) se sont livrés à l'étude de la consommation d'oxygène de *Sarotherodon niloticus* à diverses salinités et vitesses de nage. Nous avons utilisé les équations qu'ils ont établies pour calculer la valeur théorique de la consommation standard de nos poissons. Ces auteurs donnent des relations entre la consommation d'oxygène et le poids établies pour une salinité de 0 ‰, une température de 25 °C et quatre vitesses de nage. Les poids individuels des poissons couvrent l'intervalle 47-137 g. Ces conditions d'expérience sont proches des nôtres mais nos poissons sont plus petits (poids moyen 36,6 g). Nous avons toutefois utilisé ces relations pour calculer la consommation d'un poisson de 36,6 g à quatre vitesses de nage. Avec les quatre couples de données obtenus, suivant la méthode de BRETT (1965), nous avons établi une relation du type  $\log y = ax + b$  avec  $y$  : consommation d'O<sub>2</sub> et  $x$  : vitesse de nage. En extrapolant la relation à une activité nulle on obtient la consommation standard. Dans notre cas : 4,58 mg O<sub>2</sub>/h soit 12,53 mg O<sub>2</sub>/100 g.h. En reportant cette valeur sur la courbe de consommation de *Sarotherodon niloticus* (fig. 6), on constate qu'elle correspond à une concentration en oxygène comprise entre 0,7 et 0,8 mg O<sub>2</sub>/l et qu'elle coïncide presque avec un changement de pente bien marqué. On retrouve ici les caractéristiques de la concentration seuil (cf. fig. 2) définies par DOLNIN (1974). C'est à partir de ce seuil que les poissons entrent dans la phase de résistance (cf. fig. 1) et que des mortalités peuvent survenir.

Dans ce cas précis, il est intéressant de comparer les résultats obtenus par différentes méthodes et de constater l'étalement important des valeurs de concentration en oxygène qu'elles fournissent :

Concentration létale.....	0,07 à 0,11 mg O <sub>2</sub> /l
Concentration seuil ou I (cf. fig. 1 et 2)...	0,7 à 0,8 mg O <sub>2</sub> /l
Limite de tolérance moyenne (Mahdi, 1973).....	1,41 mg O <sub>2</sub> /l

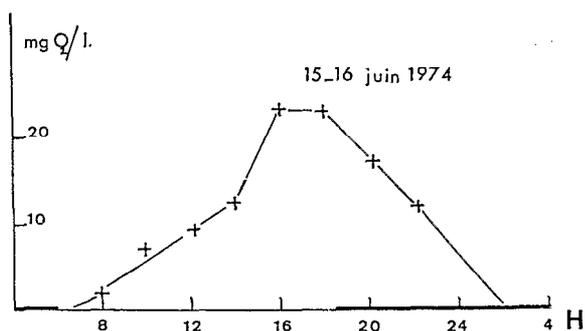


FIG. 7. — Exemple de variation nycthémerale de l'oxygène de l'eau de surface dans la cuvette nord du lac Tchad. D'après BENECH, LEMOALLE, QUENSIÈRE (1976) — An example of diel oxygen concentration in surface waters in the northern basin of lake Chad. After BENECH, LEMOALLE, QUENSIÈRE (1976).

Pour tester le potentiel de récupération des *Sarotherodon niloticus*, nous avons arrêté une expérience d'anoxie à la concentration de 0,13 mg  $O_2/l$ , juste avant l'apparition des premières mortalités prévisibles. Les poissons ayant séjourné deux heures à une concentration inférieure à 0,5 mg  $O_2/l$ , couchés sur le flanc au fond du bac expérimental, paraissaient moribonds et avaient des battements operculaires lents et irréguliers; leur consommation d'oxygène était de l'ordre de 2 mg  $O_2/100$  g.h. Après réoxygénation de l'eau, tous ont recouvré très rapidement un comportement normal et nous n'avons pas enregistré de mortalités les jours suivants.

Dans des conditions hypoxiques très dures, la résistance des *S. niloticus* se présente comme un maintien en « léthargie » grâce à leur faculté de capter de très faibles quantités d'oxygène qui, dans la nature, doit toujours se trouver dans la pellicule d'eau de surface. Cette résistance est temporaire car elle place le poisson dans des conditions de vie anormales; elle est particulièrement adaptée aux alternances anoxiques nycthémerales telles qu'elles ont été observées dans la cuvette nord du lac Tchad (fig. 7).

La résistance à l'anoxie résulte certainement de propriétés hématologiques qui se traduisent dans les valeurs des concentrations léthales que nous avons déterminées. Mais celles-ci ne reflètent pas la capacité d'adaptation dans le milieu naturel due à l'acclimatation aux basses tensions d'oxygène d'une part et d'autre part à la sélection naturelle des individus les plus résistants.

Les espèces à respiration aquatique étudiées ici présentent toutes des courbes de consommation du même type avec une dépendance respiratoire qui se manifeste vers 2 mg  $O_2/l$  (fig. 6). Des concentrations en oxygène inférieures doivent provoquer un pro-

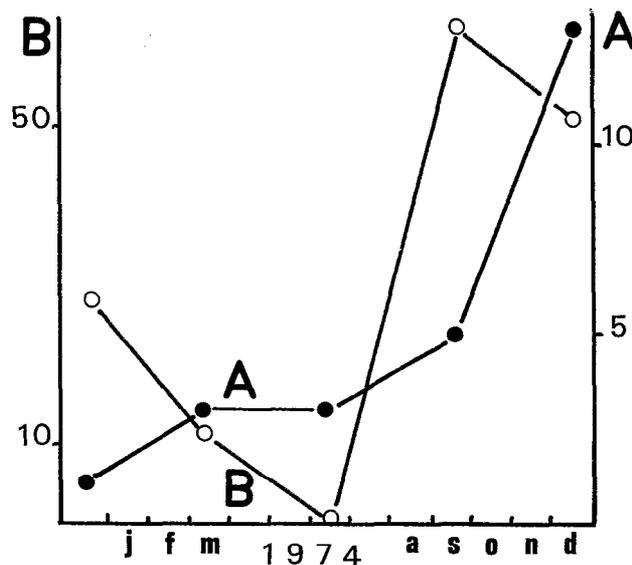


FIG. 8. — A : Pourcentages en nombre des *Sarotherodon niloticus* par rapport à l'ensemble des poissons capturés dans une même pêche — Percent ratio of *Sarotherodon niloticus* to total number of fishes caught in the same catch. B : Pourcentages de jeunes dans les captures de *Sarotherodon spp* catches. Pêches effectuées dans la cuvette nord du lac Tchad. D'après BENECH, LEMOALLE, QUENSIÈRE (1976) — From experimental gill-net fishing in the northern basin of lake Chad. After BENECH, LEMOALLE, QUENSIÈRE (1976).

cessus de sélection basé sur la résistance à l'hypoxie. Ces conditions de milieu étaient atteintes quotidiennement dans la cuvette nord du lac Tchad en 1974. La prolongation de l'anoxie nocturne (fig. 7) par des conditions météorologiques défavorables à la photo-synthèse devait entraîner les fortes mortalités de *Sarotherodon spp* que nous avons observées (BENECH *et al.*, 1976). La sélection a permis à ces espèces d'adapter leurs populations et de proliférer dans ce milieu laissé vacant par les autres espèces. Ce processus de mortalité et d'expansion se traduit dans le rajeunissement des populations de *Sarotherodon* (fig. 8).

Ces diverses réflexions apportent une explication au paradoxe apparent des fortes mortalités et de la prolifération des *Sarotherodon* observées dans la cuvette nord du lac Tchad soumise à des hypoxies régulières (nycthémerales) ou fréquentes (orages), au cours de son assèchement.

En comparant les aptitudes des poissons du lac Tchad à survivre dans un milieu pauvre en oxygène, nous avons tenté d'apporter une part d'explication à l'évolution de la composition des peuplements ichtyologiques, notamment dans l'Archipel sud-est

TABLEAU II

Présence-absence de certaines espèces dans l'Archipel sud-est du lac Tchad au cours de sa transformation en un milieu marécageux (espèces testées dans cette étude uniquement) — *Presence of certain species in the south-eastern archipelago of lake Chad in the course of its transformation in a swamp. (species under study only)*

ESPÈCES	1972						1973						1974						1975				1976				1977								
	J	F	M	A	M	A <sup>t</sup>	S	O	F	M	A	J	J <sup>t</sup>	O	N	D	J	M	A	M	J	S	O	D	F	M	A <sup>t</sup>	D	M	A	A <sup>t</sup>	O	J	F	M
<i>Marcusenius cyprinoïdes</i> .....	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*												
<i>Pollimyrus isidori</i> .....	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*												
<i>Labeo senegalensis</i> .....	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*													
<i>Alestes dentex</i> .....	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Brachysynodontis balensoda</i> ..	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Schilbe uranoscopus</i> .....	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Schilbe mystus</i> .....	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Alestes nurse-dagei</i> .....	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Distichodus rostratus</i> .....		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Siluranodon auritus</i> .....																																			
<i>Sarotherodon niloticus</i> .....								*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Tilapia zillii</i> .....								*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Polypterus senegalus</i> .... (1)			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Brienomyrus niger</i> ..... (1)								*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Clarias spp.</i> ..... (1)								*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
Phénomènes hypoxiques.....						∟			∟	∟					∟	∟	○	○						○				○							
Mois.....						A <sup>t</sup>			J	J <sup>t</sup>					M	J	○	○						D				O							

∟ : orages — storms.

○ : eaux de crue hypoxiques — hypoxic flood waters.

(1) : espèces à respiration aérienne — air-breathing species.

(tabl. II). Nos expériences, assez sommaires dans une optique physiologique, se sont avérées suffisantes pour le but écologique que nous nous étions fixé.

Les observations de terrain sont en accord avec les caractéristiques respiratoires déterminées ici. Les espèces qui présentent les concentrations léthales les plus basses (*Sarotherodon niloticus*, *Tilapia zillii*, *Schilbe mystus* et *Brachysynodontis balensoda*) sont celles qui ont subsisté dans les milieux lacustres en voie d'assèchement, non sans subir de fortes mortalités (*Tilapia* et *Sarotherodon* en particulier; cf. BENECH *et al.*, 1976). Nous n'avons pas de données concernant les caractéristiques respiratoires de *Schilbe uranoscopus*, mais l'excellente résistance de *Schilbe mystus* aux basses concentrations en oxygène pourrait expliquer qu'il ait remplacé la première espèce au cours de l'assèchement du lac (cf. tabl. II), ces deux espèces ayant par ailleurs les mêmes caractéristiques biologiques (Mok, 1975).

Les biotopes où vivent des espèces sensibles telles que *Micralstes* sont bien oxygénés : milieu fluvial et eaux libres du lac (LEK et LEK, 1977). Nous n'avons testé qu'un seul *Alestes dentex*, mais sa concentration léthale élevée (tabl. I) reflète bien la vulnérabilité de cette espèce au déficit en oxygène. Tous ces

poissons très vifs et grégaires vivent en pleine eau. Les *Labeo senegalensis* sont benthiques mais souvent capturés sur les fonds sableux où le renouvellement de l'eau est assuré grâce au courant. *A. dentex* et *L. senegalensis* font partie des premières espèces du peuplement de hautes eaux qui disparaissent de l'Archipel sud-est du lac Tchad au début des effets de la baisse du niveau d'eau en 1973 (tabl. II).

Il y a des espèces dont les concentrations léthales s'échelonnent entre les valeurs des deux groupes extrêmes ci-dessus. Dans l'ordre d'une résistance croissante à l'hypoxie, il s'agit de : *Alestes nurse*, *Pollimyrus isidori*, *Siluranodon auritus*, *Petrocephalus bovei*, *Distichodus rostratus*, *Marcusenius senegalensis* et *M. cyprinoïdes*.

Pour certaines d'entre elles, ce caractère intermédiaire s'illustre dans la diversité des habitats fréquentés. Au Tchad, *Pollimyrus isidori* paraît plutôt se comporter comme une espèce d'eau libre (LEK et LEK, 1978) mais DAGET (1954) la présente comme typique des mares. *Petrocephalus bovei* est abondant dans le réseau fluvial mais l'espèce se rencontre aussi dans les mares résiduelles en saison sèche (LEK et LEK, 1978).

On a observé l'apparition de *Siluranodon auritus*

dans l'Archipel sud-est du lac Tchad en 1974 (tabl. II) lors de la période des très bas niveaux au cours de laquelle les coups de vent provoquaient des hypoxies fréquentes, cause supposée de la disparition de certaines espèces sensibles au déficit en oxygène (BENECH *et al.*, 1976). Dans ce même milieu, les *Distichodus rostratus* se sont bien maintenus; ceci s'accorde avec la valeur de leur concentration létale en oxygène qui est l'une des plus basses du groupe. Quant aux *Alestes « nurse-dageli »* qui sont devenus très abondants dans l'Archipel, il s'agit d'une espèce au statut systématique non clairement défini dont les caractéristiques phénotypiques se situent entre celles de *A. nurse* et *A. dageli*; *A. nurse*, assez sensible au déficit en oxygène, n'est pas adapté à supporter les conditions hypoxiques subies par *A. « nurse-dageli »* qui, par conséquent se différencie aussi physiologiquement de *A. nurse*.

Des facteurs autres que la résistance à l'hypoxie — notamment l'alimentation interviennent pour expliquer la persistance ou la disparition d'une espèce dans l'Archipel sud-est. En effet, malgré des résistances comparables, *Marcusenius cyprinoides* et *Distichodus rostratus* ont des destinées différentes. *M. cyprinoides* disparaît définitivement de l'Archipel en septembre 1974 tandis que *D. rostratus* devient une espèce pérenne du nouveau milieu (tabl. II).

Les études en cours sur l'évolution des peuplements du lac Tchad au cours de la sécheresse permettront d'être plus précis sur les relations entre les potentialités de résistance à l'hypoxie définies par notre expérimentation et les variations d'abondance de ces espèces moyennement résistantes au déficit en oxygène.

En revanche, pour *Brienomyrus niger*, nous avons noté d'emblée l'anomalie qui existe entre ses besoins élevés en oxygène dissous en bac expérimental et son appartenance au groupe d'espèces qui ont proliféré dans les habitats marécageux de l'Archipel sud-est évoqués ci-dessus. Ce groupe comprend des *Clarias*, *Polypterus*, *Tilapia*, *Sarotherodon* et *Alestes « nurse-dageli »* (tabl. II). En octobre 1974 l'arrivée de la crue a provoqué des conditions anoxiques et seules les espèces à respiration aérienne connue et *B. niger* n'ont pas subi de mortalités (fig. 9). On doit en conclure que *B. niger* qui résiste très mal à l'anoxie dans nos conditions expérimentales, n'a pu survivre dans l'Archipel sud-est qu'en ayant recours à une respiration aérienne annexe.

Nous avons été témoins de la respiration aérienne de *B. niger* mis en aquarium et DAGET (*Comm. pers.*) l'a observé dans la nature. Placés dans un nouvel aquarium, les *B. niger* montent périodiquement à la surface prendre l'air; ils peuvent en relâcher une partie en retournant au fond. Ce comportement se réalise dans un mouvement d'ensemble presque

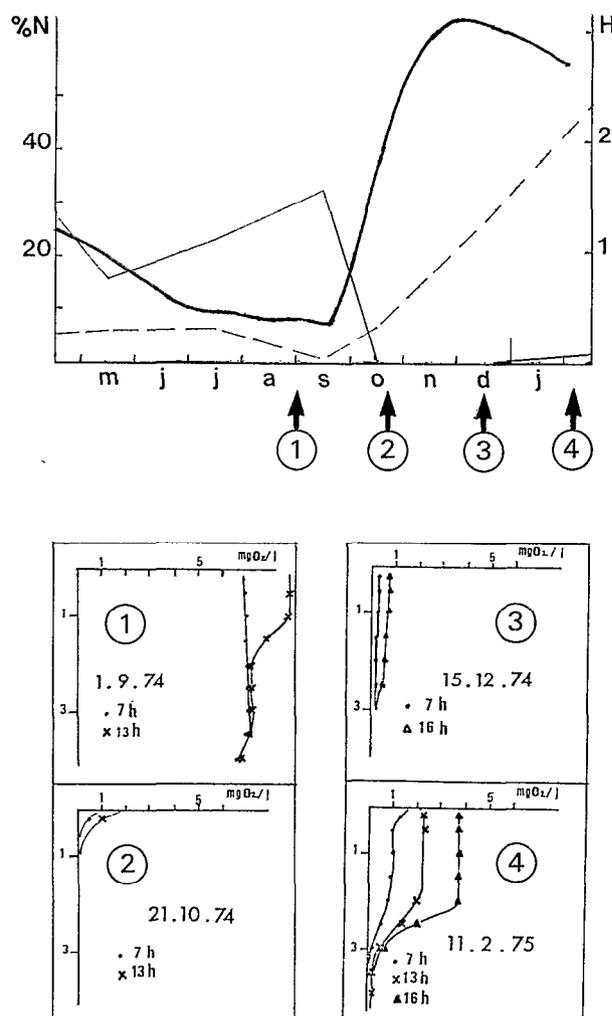


FIG. 9. — Variations des prises par unité d'effort pour quelques espèces dans l'Archipel sud-est du lac Tchad (N est la somme des prises, pour chaque genre, au cours de la période décrite). En bas, profils d'oxygène à la station de pêche, en pleine eau. D'après BENECH, LEMOALLE, QUENSIÈRE (1976) — Variations in catch per unit effort for some species in the south-eastern archipelago of lake Chad. N is the sum of the catches for each genus, during the period under study. Down, oxygen profiles at the fishing place in open waters area. After BENECH, LEMOALLE, QUENSIÈRE (1976).

— : Niveau d'eau (m) — Water level (in meters).  
 - - : *Synodontis* spp.  
 - · - : *Brienomyrus niger*.

parfait. Les poissons remontent en surface après avoir relâché par les ouïes la bulle d'air captée précédemment. Ce comportement est bien marqué lorsqu'on change les poissons de récipient; nous l'avons observé toutes les 25-30 secondes, par la suite

il disparaît. Le synchronisme des respirations aériennes chez les poissons est étudié par KRAMER & GRAHAM (1976) qui supposent qu'il s'agit d'un comportement social anti-prédateur, ces auteurs notent que le synchronisme apparaît plus prononcé chez les poissons rendus nerveux par leur transfert dans un nouvel aquarium.

Nous avons testé des espèces à respiration aérienne bien connue (*Clarias* et *Polypterus*) pour les utiliser comme référence. Aucun individu ne survit à une concentration inférieure à 0,6 mg O<sub>2</sub>/l et la concentration létale se situe vers 1,3 mg O<sub>2</sub>/l; les mortalités s'échelonnent sur une zone de concentration étendue. La concentration létale bien inférieure de *Brienomyrus niger* (0,4 mg O<sub>2</sub>/l) et l'étroitesse de son intervalle de mortalité (fig. 4) donnent à penser que la respiration aérienne ne représente pas chez cette espèce le caractère obligatoire qu'elle revêt chez *Clarias* et *Polypterus*.

Dans nos expériences, les jeunes *Clarias* présentent des courbes de consommation semblables à celle des autres espèces; par contre, la survie des grands individus est liée à l'accès au milieu aérien et nous avons noté une très faible consommation d'O<sub>2</sub> dissous chez les grands *Polypterus senegalus* et *Clarias lazera* quelle que soit la concentration. Ceci montre que la proportion d'oxygène puisé dans l'air croît avec l'âge. Les travaux de BABIKER (1979) confirment et précisent ces résultats : les jeunes *Clarias* dépendent pour plus de 85 % de l'oxygène dissous; la respiration aérienne de l'adulte représente 50 à 60 % de la respiration totale.

Nous n'avons pas abordé expérimentalement l'effet de l'influence du gaz carbonique qui a pu jouer un rôle important dans l'Archipel sud-est du lac. D'après les données bibliographiques, il s'agit d'un facteur limitant la capacité d'utilisation de l'oxygène dissous : sa présence doit donc amplifier les conditions hypoxiques défavorables et, dans le cas de fortes concentrations, seules les espèces à respiration aérienne peuvent se maintenir dans le milieu. Ce fut le cas lors de l'arrivée des eaux de crue anoxiques chargées en CO<sub>2</sub> dans l'Archipel sud-est du lac Tchad en octobre 1974; seuls les *Clarias*, *Polypterus*, *Brienomyrus*, *Gymnarchus* et *Heterotis* ont pu sur-

vivre dans cette partie du lac (tabl. II). Pour éviter toute mauvaise interprétation à partir du tableau II, nous précisons que la présence de *Brachysynodontis batensoda* et *Sarotherodon niloticus* en octobre 1974 résulte de la capture de quelques individus seulement. Ces deux espèces représentaient des composantes majeures des captures du mois précédent. La figure 9 illustre pour *B. batensoda* — la plus grande part des « *Synodontis* » — l'importance des mortalités subies par ces espèces lors de l'arrivée de la crue en octobre 1974.

Le critère de comparaison retenu pour comparer les espèces ne rend pas compte des aptitudes de résistance complémentaires liées à la morphologie et à l'éthologie du poisson dans les conditions naturelles.

KRAMER *et al.* (1978) remarquent le nombre important d'espèces qui utilisent les couches superficielles oxygénées comme source de respiration branchiale dans les habitats hypoxiques amazoniens. Nous avons déjà fait allusion à cette utilisation fréquemment observée chez *Sarotherodon*.

LEWIS (1970) montre l'importance des adaptations morphologiques pour l'utilisation de la pellicule d'eau de surface. Parmi les espèces du Tchad, la bouche infère et la position de nage inversée qui caractérisent *Brachysynodontis batensoda* permettent à ce poisson d'exploiter au mieux le film d'eau superficiel. Cette adaptation fut avec sa forte résistance à l'hypoxie un atout supplémentaire pour expliquer la survie de cette espèce face aux mauvaises conditions d'oxygénation qui sévirent dans certains biotopes du lac Tchad.

Dans le lac Tchad, du point de vue écologique, l'hypoxie devient un nouveau trait du milieu à la suite de l'abaissement du niveau d'eau. Nous retrouvons chez certaines espèces étudiées ici les remèdes à l'hypoxie déjà observés dans d'autres milieux marécageux tropicaux; résistantes ou adaptées, ces espèces subsistent dans le milieu mais l'intervention de caractéristiques de l'habitat autres que la rarefaction en oxygène dissous favorisent la prolifération de certaines d'entre elles seulement.

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.  
le 3 février 1981.*

## BIBLIOGRAPHIE

- ABDEL MAGID (A. M.), BABIKER (M. M.), 1975. — Oxygen consumption and respiratory behaviour of three Nile fishes. *Hydrobiologia*, 46 (4) : 359-367.
- BABIKER (M. M.), 1979. — Respiratory behaviour, oxygen consumption and relative dependance on aerial respiration in the african lungfish (*Protopterus annectens*, Owen) and an air-breathing teleost (*Clarias lazera*, C.). *Hydrobiologia*, 65 (2) : 177-187.
- BADAWI (H. K.), SAID (M. M.), 1971. — A comparative study of the blood of four *Tilapia* species. *Mar. Biol.*, 8 : 202-204.
- BASU (S. P.), 1959. — Active respiration of fish in relation to ambient concentration of O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub>. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 16 (2) : 175-212.
- BEAMISH (F. W. H.), 1964. — Seasonal changes in the standard rate of oxygen consumption of fishes. *Can. J. Zool.*, 42 : 189-194.
- BEAMISH (F. W. H.), MOOKHERJII (P. S.), 1964. — Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. I. Influence of weight and temperature on respiration of Goldfish, *Carassius auratus* L. *Can. J. Zool.*, 42 : 161-175; III. Influence of oxygen. *Can. J. Zool.*, 42 (3) : 355-366; IV. Influence of carbon dioxide and oxygen. *Can. J. Zool.*, 42 (5) : 847-856.
- BENECH (V.), LEMOALLE (J.), QUENSIÈRE (J.), 1976. — Mortalités de poissons et conditions de milieu dans le lac Tchad au cours d'une période de sécheresse. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. X, n° 2 : 119-130.
- 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 Doct. 3<sup>e</sup> Cycle, Univ. Paris VI, 112 p.
- BRETT (J. R.), 1962. — Some considerations in the study of respiratory metabolism in fish particularly salmon. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 19 : 1025-1038.
- BRETT (J. R.), 1965. — The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Onchorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 22 (6) : 1491-1501.
- DAGET (J.), 1954. — Les poissons du Niger supérieur. *Mem. IFAN*, 36, 391 p.
- DAVIS (J. C.), 1975. — Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on canadian species : a review. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32 : 2295-2332.
- DELCO (E. A.), BEYERS (R. J.), 1963. — Reduced metabolic rate of two cyprinid fishes, *Copeia*, 1963 : 176-178.
- DOLININ (V. A.), 1974. — Environmental dependance of the main parameters of the respiratory function in fishes differing in their activity and oxygen requirement. *J. Ichtyol.*, 14 (1) : 122-132.
- DOUDOROFF (P.), SHUMWAY (D. L.), 1970. — Dissolved oxygen requirements of freshwater fishes. *F.A.O., Fisheries Tech. Paper*, 86, 291 p.
- DUSART (J.), 1963. — Contribution à l'étude de l'adaptation du *Tilapia* (*Pisces, Cichlidae*) à la vie en milieu mal oxygéné. *Hydrobiologia*, 21 (3-4) : 328.
- FARMER (G. F.) & BEAMISH (F. W. H.), 1962. — Oxygen consumption of *Tilapia nilotica* in relation to swimming speed and salinity *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26 : 2807-2821.
- FISH (G. R.), 1955. — Some aspects of the respiration of six species of fish from Uganda. *J. Exp. biol.*, 33 (1) : 186-195.
- FRY (F. E. J.) & HART (J. S.), 1948. — The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. *Biol. Bull.*, 94 : 66-77.
- FRY (F. E. J.), 1957. — The aquatic respiration of fish. In : *The physiology of fishes* (vol. 1), BROWN M. E. ed., Academic Press, New York : 1-63.
- GREEN (J.), 1977. — Haematology and habits in catfish of the genus *Synodontis*. *J. Zool., Lond.*, 182 : 39-50.
- JOB (S. V.), 1955. — The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. *Univ. Toronto studies Biol. Ser.*, n° 61 *Publ. Ontario Fisheries Res. Lab.*, 73 : 1-39.
- JOB (S. V.), 1969. — The respiratory metabolism of *Tilapia mossambica* (Teleostei). I. The effect of size, temperature and salinity. *Mar Biol.*, 2 (2) : 121-126. II. The effect of size, temperature, salinity and partial pressure of oxygen. *Mar. Biol.*, 3 (3) : 222-226.
- JOHNSON (R. P.), 1974. — Synopsis on biological data on *Sarotherodon galilaeus*. *F.A.O. Fisheries Synopsis*, n° 90.
- KRAIEM (M.) et PATTEE (E.), 1980. — La tolérance à la température et au déficit en oxygène chez le Barbeau (*Barbus barbus* L.) et d'autres espèces provenant des zones piscicoles voisines. *Arch. Hydrobiol.*, 88 (2) : 250-261.
- KRAMER (D. L.), GRAHAM (J. G.), 1976. — Synchronous air breathing, a social component of respiration in fishes. *Copeia*, 4 : 689-697.
- KRAMER (D. L.), LINDSEY (C. C.), MOODIE (G. E. E.) & STEVENS (E. D.), 1978. — The fishes and the aquatic environment of the central Amazon basin, with particular reference to respiratory patterns. *Can. J. Zool.*, 56 : 717-729.

- LEK (S.) et LEK (S.), 1977. — Écologie et biologie de *Micrastes aculidens* (Peters, 1852) (Pisces, Characidae) du bassin du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. XI, n° 4 : 255-268.
- LEK (S.) et LEK (S.), 1978. — Étude de quelques espèces de petits *Mormyridae* du bassin du lac Tchad. I. Observations sur la répartition et l'écologie. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. XII, n° 3-4 : 225-236.
- LEWIS (W. M.), 1970. — Morphological adaptations of cyprinodonts for inhabiting oxygen deficient waters. *Copeia*, 1970 (2) : 319-326.
- LIPSKAYA (N. Y.), 1974. — Metabolic rates in young of some tropical fish species *J. Ichtyol.*, 14 (6) : 934-943.
- MADAN MOHAN RAO (G.), 1971. — Influence of activity and salinity on the weight dependant oxygen consumption of the rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Mar. Biol.*, 8 : 205-212.
- MAHDI (M. A.), 1973. — Studies on factors affecting survival of Nile fish in the Sudan. III. The effect of oxygen. *Mar. Biol.*, 18 : 96-98.
- MOK (M.), 1975. — Biométrie et biologie des *Schilbe* (Pisces, Siluriformes) du bassin tchadien. II. Biologie comparée des deux espèces. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. IX, n° 1 : 33-60.
- NASR EL DIEN AHMED, ABDEL MAGID (A. M.), 1969. — Oxygen consumption in *Tilapia nilotica* (L.). *Hydrobiologia*, 33 (3-4) : 513-522.
- RUHLAND (M. L.), 1968. — Étude comparative de la consommation d'oxygène chez différentes espèces de Téléostéens. *Bull. Soc. Zool. France*, 90 (2-3) : 347-353.
- RUSSIER-DELOLME (R.), 1974. — Étude comparative de la tolérance aux basses tensions d'oxygène chez deux planaires d'eau douce, *Dugesia igrina* et *Polycelis felina*. *Annls Limnol.*, 10 (3) : 311-322.
- SAUNDERS (R. L.), 1962. — The irrigation of the gills in fishes. III. Efficiency of oxygen uptake in relation to respiratory flow activity and concentration of oxygen and carbon dioxide. *Can. J. Zool.*, 40 : 817-862.
- SHEPARD (M. P.), 1955. — Resistance and tolerance of young speckled trout (*Salvelinus fontinalis*) to oxygen lack, with special reference to low oxygen acclimatation. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 12 (3) : 387-446.
- ULTSCH (G. R.), 1978. — Oxygen consumption as a function of pH in three species of freshwater fishes. *Copeia*, 1978 (2) : 272-279.
- WELCOMME (R. L.), 1964. — The habitats and habitat preferences of the young of the lake Victoria *Tilapia* (Pisces, Cichlidae). *Revue Zool. Bot. Afr.*, 70 : 1-28.
- WHITWORTH (W. R.), 1964. — Oxygen requirements of thirteen species of fishes in relation to exercise. *Diss. Abstr.*, 25 : 1430.
- WILLMER (E. N.), 1934. — Some observations on the respiration of certain tropical freshwater fishes. *J. Exptl. Biol.*, 11 : 283-306.