

Production du zooplancton du lac Tchad

Roger GRAS (1) et Lucien SAINT-JEAN (2)

RÉSUMÉ

La production a été évaluée dans 3 stations de l'archipel de la cuvette sud du lac, en période de hautes eaux, et juste avant l'assèchement de la région, pour des conditions de nutrition plus favorables. En période de hautes eaux le taux de production annuel du peuplement est de 63,7. Les variations de ce taux sont liées à la température, mais l'influence de la composition du peuplement est non négligeable en raison des fortes différences existant entre espèces. C'est ainsi que *Moina micrura* a des taux journaliers compris entre 0,27 et 0,87, et les *Diaptomides* des taux compris entre 0,01 et 0,07. Le nombre des espèces principales passe de 8-11 en période de hautes eaux à 3-4 en période de basses eaux; seules subsistent les espèces les plus productives parmi les Cladocères et les Copépodes. Des changements au niveau de la structure démographique, de la fécondité et de la vitesse de développement semblent également être associés à la baisse du niveau des eaux. Ces changements se traduiraient par une stabilité du taux de production chez les *Diaptomides* et par une augmentation chez les Cladocères et les Cyclopidés. Les valeurs de production obtenues sont brièvement comparées à quelques données provenant de divers biotopes des zones tropicale et tempérée.

MOTS-CLÉS : Afrique — Lac Tchad — Zooplancton — Production annuelle.

SUMMARY

PRODUCTION OF ZOOPLANKTON IN LAKE CHAD

Production has been evaluated at three stations of the archipelago of the south Basin of Lake Chad in the high water period and just before the drying up of this region. This last short period was apparently characterized by better nutritional conditions. In the high water period the annual production rate is 63.7 for the entire population. This rate is well correlated with temperature but it also varies according to the species composition, the differences between species being very strong. So the daily rate is 0.27 to 0.87 for the most productive *Moina micrura* and 0.01 to 0.07 for the *Diaptomids*. The number of the main species decreases from 8-11 in the high water period to 3-4 in the low water period, the only species which subsist being the most productive among Cladocera and Copepoda. Modifications in the structure, fecundity and development rate seem also associated to the lowering. These modifications whose influence on the production rate are contradictory would express by a probable stability of the production rate for *Diaptomids* and by an increase for Cladocera and Cyclopoida in the low water period. The production values obtained are compared with values obtained in a few lakes from temperate and tropical regions.

KEY WORDS : Africa — Lake Chad — Zooplankton — Annual production.

L'étude de la production des microcrustacés planctoniques du Lac Tchad s'inscrit dans le cadre d'une étude générale de la productivité de ce milieu, objet d'une récente synthèse (cf. SAINT-JEAN sous presse). Elle fait suite à un certain nombre de travaux qui lui sont rattachés concernant le régime

alimentaire (ILTIS *et al.*, 1971), les développements embryonnaire et juvénile (GRAS et SAINT-JEAN, 1976, 1978 b, 1981 b), la croissance (*idem*, 1981 b), la dynamique des populations de Cladocères (*idem*, 1978 a), et le régime alimentaire des poissons zooplanctophages (GRAS *et al.*, 1981).

(1) Hydrobiologiste O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris.

(2) Hydrobiologiste O.R.S.T.O.M., C.R.O. B.P. V 18, Abidjan (R.C.I.).

1. MILIEU ET PEUPLEMENT

Le lac Tchad est un lac plat endorhéique essentiellement alimenté par le Chari, fleuve qui présente une forte crue annuelle centrée sur Octobre. L'amplitude annuelle des variations de niveau du lac engendrées par la crue est de l'ordre de 0,80 m, mais le milieu subit des variations pluriannuelles beaucoup plus considérables, fonction du volume des apports du Chari (fig. 1). Celles-ci se traduisent par de fortes fluctuations des surfaces en eau et par un changement du paysage lacustre. C'est ainsi que de 1963 à 1973 (juillet), l'altitude du plan d'eau et la surface en eau sont respectivement passées de 283 m et 23 500 km², à environ 278,5 et 9 000 km².

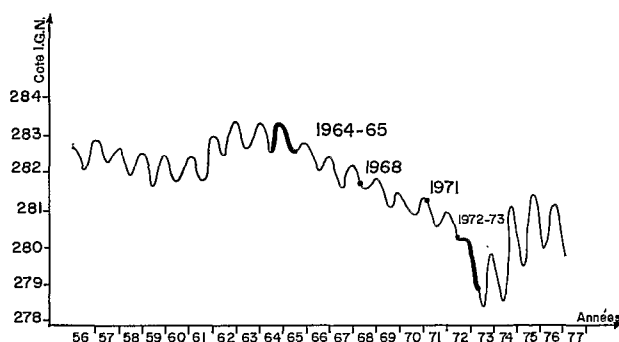


FIG. 1. — Variation interannuelle du niveau du lac à Bol depuis 1956 (d'après Chouret 1977).

Ces profonds changements ont conduit à définir deux états du lac : un état « Tchad Normal » et un état « Petit Tchad ».

L'état Tchad normal correspond à une période de hautes eaux. Il peut être défini par une altitude moyenne du plan d'eau de 282 m et par une surface en eau de 18 000 km². On y rencontre trois sortes de paysages : des zones d'eaux libres, des zones d'îlots bancs (îles végétales), et des zones d'archipels. Géographiquement, le plan d'eau se subdivise en deux cuvettes, nord et sud, séparées par une zone de hauts fonds, la Grande Barrière (fig. 2). La zone d'eaux libres de la cuvette sud, qui reçoit directement les eaux du Chari, est une région instable, très différente des autres régions dont le caractère lacustre est plus marqué. La profondeur est de l'ordre de 2 à 4 m dans la cuvette sud et de 4 à 6 m dans la cuvette nord.

L'état Petit Tchad s'installe dès que la côte atteint et se maintient en dessous de 280 m. Le milieu évolue jusqu'à se réduire à la partie sud. Si l'on excepte certaines étendues d'eau libre au sein de l'archipel et toute une zone à la périphérie de l'embouchure du Chari, le lac se présente alors comme une vaste zone

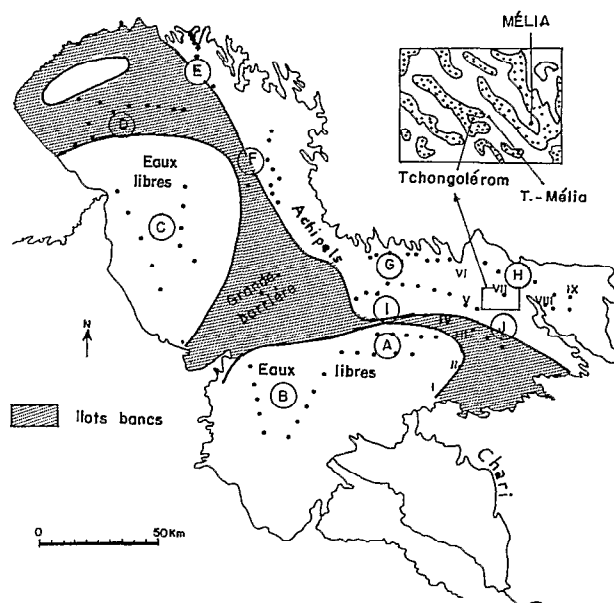


FIG. 2. — Régions naturelles du lac et stations. En chiffres romains, les stations de 1964-65 ; stations de février 1971.

marécageuse envahie par une abondante végétation, par endroits arborée.

La température de surface varie de 30-31 °C à 17-18 °C. Le profil annuel de la température ainsi que le régime des précipitations et des vents permettent de différencier une *saison froide* centrée sur janvier, une *saison chaude* allant de mai à septembre, et deux *saisons intermédiaires* limitées par les précédentes. Les précipitations se localisent pendant la saison chaude essentiellement en juillet et août. On n'observe aucune stratification thermique durable et il y a une bonne oxygénation de la colonne d'eau en toutes saisons en période Tchad Normal.

Les biomasses algales sont importantes : 20 à 40 mg/m³ de chlorophylle *a* en 1968-69 en période Tchad Normal dans l'archipel de la cuvette sud ; 60 à 280 mg de janvier à avril 1973 en période de basses eaux (LEMOALLE, 1979). Le peuplement est dominé par les Cyanophycées (*Microcystis*, *Anabaena*, petites filamenteuses), mais ce groupe semble régresser au profit des Chlorophycées avec la baisse de niveau des eaux (ILTIS, 1977).

Sauf en 1973 dans l'archipel de la cuvette sud, les Rotifères sont quantitativement négligeables. Ils sont représentés par une vingtaine d'espèces, dont *Brachionus plicatilis*, espèce qui se localise dans les régions à forte conductivité du nord du lac (POURRIOT, 1968). En période de hautes eaux, les microcrustacés sont principalement représentés par 11 espèces d'importance inégale, mais dont aucune n'est

quantitativement négligeable. Toutes sont répandues dans l'ensemble du lac. Il s'agit de 6 Cladocères (*Diaphanosoma excisum*, *Daphnia barbata*, *D. longispina*, *Ceriodaphnia cornuta*, *Moina micrura dubia*, *Bosmina longirostris*), de 2 Diaptomides (*Tropodiaptomus incognitus*, *Thermodiaptomus galebi*), et de 3 Cyclopides (*Thermocyclops neglectus*, *Th. incisus circusi*, *Mesocyclops leuckarti*). Dans l'archipel de la cuvette sud la baisse de niveau des eaux se traduit par une diminution du nombre d'espèces. Les genres *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, *Bosmina*, *Mesocyclops*, vont se raréfier voire disparaître, et le peuplement de cette région ne comportera plus que 4 espèces en mars-avril 1973 (*T. galebi*, *Th. neglectus*, *M. micrura* et *D. excisum*), puis 3 espèces, les trois dernières, en 1974-75. Des détails sur cette évolution ainsi que sur les variations saisonnières et régionales d'abondance des espèces en période Tchad Normal, sont mentionnés dans deux travaux antérieurs (GRAS et SAINT-JEAN 1972; SAINT-JEAN, sous presse).

M. leuckarti et *T. incisus circusi* sont carnivores à l'état adulte, la fraction carnée diminuant ensuite de façon progressive jusqu'aux stades Copépodites 1 et 2 dont le régime est pratiquement herbivore détritivore (GRAS *et al.*, 1971). *T. neglectus* a un régime alimentaire mixte. Toutes les autres espèces ont un régime herbivore-détritivore. Les formes carnivores constituent environ 6 % de la biomasse totale en période de hautes eaux.

Le stock de zooplancton est exploité par divers prédateurs, particulièrement nombreux et abondants en période de hautes eaux : larves de *Chaoborus*; poissons zooplanctophages à l'état adulte ou passant par un tel régime au cours de leur développement (LAUZANNE, 1976). Parmi le premier groupe de poissons on trouve 4 espèces de grande taille à régime complémentaire : *Alestes baremoze* et *A. dentex* (macrophages); *Brachysynodontis balensoda* (microphage); *Hemisynodontis membranaceus* (intermédiaire) (GRAS *et al.*, 1981). Ces espèces s'équilibrent à peu près en période de hautes eaux; la troisième domine très largement en 1973.

2. DONNÉES ET MÉTHODES

2.1. Données d'échantillonnage

Sauf à la station de Tchongolérôm-Mélia, tous les prélèvements ont été faits par traction verticale, depuis le fond jusqu'en surface, d'un couple de filets cylindro-coniques de 30 cm de diamètre d'ouverture et de 1,5 m de longueur. Le tissu filtrant est du nylon

Blutex de 60 µm de vide de maille. Les dénombrements ont été faits sur des sous-échantillons prélevés avec une seringue calibrée et représentant de 1 à 10 % de l'échantillon selon l'abondance des stades ou espèces considérés. A. Tchongolérôm-Mélia (0,8 à 1,6 m profondeur) les prélèvements ont été faits à mi-profondeur avec une bouteille Van-Dorn de 3 litres, la totalité de l'échantillon étant dépouillé.

Pour les prélèvements au filet, l'erreur d'échantillonnage est globalement évaluée à environ 13 et 10 % (coefficient de variation de la moyenne pour 10 et 15 prélèvements) chez les *Tropodiaptomus* adultes, et à 10 et 8 % chez les autres stades ou espèces (GRAS et SAINT-JEAN, 1976 b). L'erreur est supérieure pour les prélèvements à la bouteille.

Les données traitées s'échelonnent de 1964 à 1973, couvrant, de façon très irrégulière, la phase de récession actuelle (fig. 1). Elles se rapportent presque exclusivement à l'archipel de la cuvette sud.

L'étude proprement dite sur la production se situe dans trois stations de cette région du lac, Mélia, Tchongolérôm, et Tchongolérôm-Mélia (fig. 2). A Mélia, l'étude s'étend sur un mois (mars-avril 1968), pendant une saison intermédiaire en période de hautes eaux. Elle comprend 16 échantillons récoltés à raison d'un échantillon tous les 2 jours. Chaque échantillon correspond à 10 prélèvements disposés selon une radiale. Ces prélèvements ont été dépouillés séparément. La profondeur moyenne était de 3,4 m. La température (T) notée au cours de la période de 30 jours est de 24,5 °C en moyenne, passant de 24-22 °C au début, à 28 °C à la fin. Dans les deux autres stations, l'étude s'étend sur une année, de mai 1972 à avril 1973. Elle coïncide avec une période de forte baisse de niveau du lac et des surfaces en eau (fig. 1). Ces surfaces passent ainsi de 1 450 km² en décembre 1972 à 300 km² en juillet 1973, époque à laquelle l'archipel est déjà isolé du reste de la cuvette sud par l'émergence de la zone des îlots bancs. A Tchongolérôm, 5 séries d'échantillonnages ont été réalisées : 1) la série de mai 1972, qui s'étend sur 8 jours (t = 8), se situe en saison chaude (T = 29,6 °C), et comprend 5 échantillons récoltés à 2 jours d'intervalle, chaque échantillon réunissant 15 prélèvements répartis dans l'anse; profondeur moyenne : 2,8 m; 2) la série de juin 1972 : t = 3; T = 30,4; 2 échantillons; 2,5 m; 3) la série d'août 1972 : t = 8; saison des pluies; T = 28,6; 5 échantillons; 2,2 m; 4) la série de janvier-février 1973 : t = 14; saison froide; T = 19,1; 8 échantillons; 1,8 m; 5) la série de mars-avril 1973 : t = 14; saison intermédiaire; T = 25,6; 8 échantillons; 1,4 (1). A Tchongolérôm-Mélia,

(1) Pour diverses raisons, le plan d'échantillonnage initialement prévu n'a pu être réalisé. Il comportait, outre les précédentes séries, une série longue en saison intermédiaire (octobre-novembre), ainsi que d'autres séries intercalaires courtes identiques à celle de juin.

l'échantillonnage a débuté en août 1972 et s'est effectué avec la même périodicité qu'à Tchongolérrom. Les profondeurs sont inférieures de 60 cm environ à celles de cette station.

Outre la structure démographique (1), la température est le seul facteur de production mesuré au cours de tous ces échantillonnages. Il a également été tenu compte de l'influence de la nourriture selon des modalités explicitées dans le chapitre suivant.

Les données de production de Méliá seront utilisées pour estimer la production annuelle dans la cuvette sud et pour illustrer les variations régionales (cf. page 63).

2.2. Évaluation de la production

La production a été évaluée par les méthodes applicables aux populations à recrutement continu décrites dans WINBERG (1971).

Chez les Cladocères dont la reproduction s'effectue uniquement par parthénogénèse, la production est évaluée dans chaque échantillon par la méthode du temps de renouvellement, selon la formule :

$$P = bB.$$

$B = N_T W$, est la biomasse d'un échantillon de la population d'effectif N_T et de poids individuel moyen W (cf. pl. I).

L'expression utilisée pour estimer le taux de natalité b n'est pas celle que mentionne l'auteur ci-dessus, mais la relation plus générale :

$$b = \frac{1}{De} \ln \left(1 + \frac{NE}{N_T} \right) \quad (\text{PALOHEIMO 1974 ; GRAS et SAINT-JEAN 1978 a}).$$

Elle implique notamment l'hypothèse d'une population stable à structure exponentielle. NE et N_T sont l'effectif des œufs et embryons et l'effectif total de la population. De est la durée en jours du stade embryonnaire à la température T correspondant à l'échantillon. Il est calculé d'après les lois $1/De = f(T)$ établies pour la plupart des espèces dans un précédent travail (GRAS et SAINT-JEAN, 1976 a). b est exprimé sur la base journalière et P est la production journalière.

Pour les Copépodes la production est calculée dans chaque échantillon d'après la méthode des croissances cumulées, selon la formule générale :

$$P = \sum \frac{\Delta W_i}{D_i} N_i + \frac{W_E N_E}{D_E}$$

Production par crois- Production des
sance adultes sous
 forme d'œufs.

P est la production journalière d'un échantillon comprenant différents stades i d'effectif N_i dont l'accroissement de poids journalier est $\frac{\Delta W_i}{D_i}$, et

N_E œufs de poids W_E . D_i et D_E sont les durées en jours des stades i et du stade embryonnaire. La production des mâles adultes est négligée.

Les accroissements journaliers varient avec les conditions de milieu (température, nourriture...) qui influent notamment sur les durées des stades. Les accroissements journaliers pour les conditions correspondant aux divers échantillons, ont été calculés à partir de données expérimentales reportées par ailleurs (GRAS et SAINT-JEAN, 1981 a, b), mais qui sont mentionnées en partie dans le tableau I. Les calculs impliquent essentiellement deux hypothèses : a) que les poids (W_i) et les accroissements de poids par stade (ΔW_i) sont constants ; b) que les durées des stades (D_i) varient, mais restent entre elles dans des rapports constants. A l'intérieur d'une même série les D_i ne sont supposés varier qu'avec la température. Ils varient proportionnellement à la variation de De avec ce facteur, c'est-à-dire que les rapports D_i/De sont supposés constants. D'une série à l'autre, les D_i peuvent varier avec la température et par changement des rapports D_i/De . Chaque rapport varie dans la même proportion que la totalité du développement, qu'exprime le rapport Dp/De . Une diminution de Dp/De est supposée correspondre à une amélioration des conditions de nutrition, et vice versa (GRAS et SAINT-JEAN, 1981 a). Nous préciserons les modalités de calculs et les hypothèses qu'elles impliquent, par un exemple numérique. La durée D_i , le rapport D_i/De et les accroissements ΔW_i et $\frac{\Delta W_i}{D_i}$

observés stade C_3 à 30 °C chez *Tropodiatomus*, sont respectivement 3,5 jours, 2,38 De , 1,326 μg de PS, et 0,379 $\mu g/\mu g/\text{jour}$. Ils correspondent à une valeur De égale à 1,47 jours et à un rapport Dp/De de 17,33 (tabl. I). Pour 25 °C, un rapport $Dp/De = 12$, et

(1) La structure (effectifs des œufs et des stades juvénile et adulte) n'est pas complète dans toutes les séries d'échantillonnages. En 1968, chez les Cyclopides, les œufs et les nauplies n'ont pas été dénombrés, et les espèces n'ont été différenciées qu'à l'état adulte. En août 1972, les prélèvements ont été faits avec des filets de 180 μm de maille, qui ne retiennent pas les nauplies de Cyclopides et ne retiennent qu'une fraction des nauplies de Diaptomides et des stades C_1 et C_2 de Cyclopides. Les valeurs de biomasse et de production résultant de ces données ont été obtenues après reconstitution des structures. Elles sont donc plus incertaines que les autres. Ce fait est rappelé par un * dans les tableaux.

PLANCHE I

Évaluation du poids individuel moyen des cladocères

1968 W est évalué par pesée d'un échantillon formolé desséché à l'étuve à 60 °C et comprenant les individus dénombrés dans la série de mars-avril 1968. Les échantillons sont :

	Moina	Diaphanosoma	Bosmina	D. barbara
Poids de l'échantillon (en mg)...	41,5	67,5	66,5	12,8
W (en µg).....	2,3	2,5	0,75	2,9

1972-1973 W est évalué selon le processus suivant chez *Moina* et *Diaphanosoma* :

(1) Évaluation du poids moyen des jeunes W_J par pesée d'un échantillon comprenant les jeunes dénombrés dans les séries de mai et août 1972 ;

(2) Évaluation de la longueur moyenne des jeunes et des adultes ;

(3) Calcul de la relation longueur/poids correspondante sous la forme $W = a L^b$ en supposant b égal à 3, W étant en µg et L en mm ; on obtient $a = 11$ chez *Moina* et $a =$ chez *Diaphanosoma*.

(4) Évaluation du poids moyen des adultes W_A d'après cette relation connaissant L_A ;

(5) Estimation du poids moyen des embryons W_E d'après des données relatives à la croissance et aux structures. On trouve 0,20-0,25 chez *Moina* et 0,25 chez *Diaphanosoma* ;

(6) Évaluation de W d'après la relation : $W = \frac{(N_J/N_A \times W_J) + W_A}{(N_J/N_A + 1)} + N_E/N_T \times W_E$, où N_J/N_A et N_E/N_T sont les rapports

$\frac{\text{Jeunes}}{\text{adultes}}$ et $\frac{\text{embryons}}{\text{individus libres}}$ observés dans les populations considérées.

A partir d'une relation $W = a L^3$ déterminée pour une série, ce procédé donne donc le poids individuel dans chaque série tenant compte de la structure, de la fécondité et de la taille qui lui sont propres. Les résultats sont :

Espèce	Série	W_J en µg	$W = a L^3$	W_A	N_J/N_A	$N_E/N_T \times W_E$	W
<i>Moina micrura</i>	mai-août 1972.....	$\frac{11,7 \text{ mg}}{10\ 263 \text{ ind.}} = 1,14$	11 L ³	3,1	1,84	0,24	2,1
	janvier 1973.....	$W = 11 L^3 = 1,37$		4,0	1,50	0,59	3,0
	mars 1973.....	$W = 11 L^3 = 1,14$		3,1	1,24	0,43	3,4
<i>Diaphanosoma excisum</i>	mai-août 1972.....	$\frac{10,2 \text{ mg}}{9714} = 1,05$	5,98 L ³	3,9	2,32	0,17	2,1
	janvier 1973.....	$W = 6 L^3 = 1,45$		5,5	1,74	0,22	3,2
	mars 1973.....	$W = 6 L^3 = 1,05$		3,9	1,12	0,22	2,6

En appliquant cette méthode en 1968, on aboutit à $W = 2,4$ chez *Moina* et 2,5 chez *Diaphanosoma*.

Chez *Bosmina* et *Daphnia* les poids adoptés sont ceux de 1968.

sachant que De à 25 °C = 2,06 jours, on en déduit :

$$Di/De = 2,38 \times \frac{12}{17,33} = 1,65 \quad De; \quad Di \text{ à } 25 \text{ °C} =$$

$$1,65 \times 2,06 = 3,40 \text{ jours}; \quad \frac{\Delta W_i}{Di} \text{ à } 25 \text{ °C} = \frac{1,326}{3,40} = 0,390 \text{ µg/µg/jour.}$$

Les valeurs Dp/De appliquées aux différentes séries sont reportées dans le tableau II. En 1968, la valeur

adoptée pour *Tropodiatomus* est 12, valeur proche du minimum expérimental (tabl. I). Cette valeur a été retenue pour diverses raisons tenant aux variations de la biomasse et à la structure démographique de cette espèce au cours de la période d'étude. Le même rapport a été adopté pour les Cyclopides, les valeurs observées en laboratoire à 24 °C chez les Cyclopides et les Diaptomides étant très voisines (tabl. I). En 1973, nous avons appliqué les valeurs

TABLEAU I

Durée moyenne (en jours) des stades de développement chez les Copépodes : De : durée du stade embryonnaire ; Dn : durée de la phase nauplienne ; Dp : durée de développement juvénile (Dc + Dn) ; Dc 1 à Dc 5 : durée des 5 stades Copépodites.

	Dates	Température	De	Dn	Dc 1	Dc 1	Dc 3	Dc 4	Dc 5	Dp	Dp/De
<i>Thermocyclops neglectus</i>	01/69	24°	1,71	16,00	<—11,0—>				4,5	31,50	18,42
	07/73	30°	1,01	2,93	0,57	0,52	0,51	0,60	0,86	5,99	5,93
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	01/69	24°	1,77	18,00	<—9,5—>				< 5,5 >	33,00	18,64
	07/73	30°	0,96	2,66	0,48	0,45	0,48	0,64	0,87	5,58	5,81
<i>Tropodiaptomus incognitus</i>	01/69	24°	2,25	6,50	<—20,10—>				10,40	37,00	16,44
	08/68	30°	1,45	3,20	<—10,00—>				5,00	18,20	12,55
	08/69	30°	1,47	4,84	2,18	2,45	3,50	5,70	6,80	25,47	17,33
<i>Thermodiaptomus galebi</i>	07/73	30°	1,40	3,35	0,99	0,97	1,08	1,83	2,50	10,83	7,73

TABLEAU II

Valeurs de Dp/De appliquées dans les séries d'échantillonnage de 1968, 1972 et 1973, et valeurs observées en laboratoire en 1968-1969 d'une part et en juillet 1973 d'autre part, * pas d'évaluation expérimentale.

	Série de 1968		Séries de 1972*	Séries de 1973	
	Valeurs appliquées	Valeurs expérimentales	Valeurs appliquées	Valeurs appliquées	Valeurs expérimentales
<i>T. incognitus</i>	12	12,6-16,4-17,3	10	7,73	7,73
<i>T. galebi</i>					
<i>T. neglectus</i>	12	18,4	10	5,91	5,91
<i>M. leuckarti</i>		18,9		5,82	5,82

TABLEAU III

Taille des pontes (nombre d'œufs/nombre de femelle ovigères) chez les principales espèces de crustacés planctoniques en période Tehad normal (1964-65 et 1968) et durant la période précédant l'assèchement (1972-73) dans différentes stations de l'archipel est. Moyennes excluant des valeurs nulles parfois observées (Tchongoléro-Mélia). Nd = non déterminé ; EA = espèce absente ou très rare.

Dates	Archipel Mélia		Tchongoléro					Tchongoléro-Mélia			
	1964-65	1968	mai 1972	juin 1972	août 1972	janvier 1973	mars 1973	juin 1972	août 1972	janvier 1973	mars 1973
<i>Tropodiaptomus incognitus</i>	3,8	3,5	6,8	7,0	5,9	9,3	EA	8,0	3,2	7,5	EA
<i>Thermodiaptomus galebi</i>	9,1	5,0	12,1	11,9	11,8	22,0	27,8	15,2	9,8	16,9	29,1
<i>Thermocyclops neglectus</i>	15,3	Nd	14,0	16,4	18,0	22,7	23,3	Nd	13,8	16,2	24,7
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	42,0	Nd	44,9	37,7	37,2	34,4	45,0	Nd	36,6	47,7	42,4
<i>Moina micrura dubia</i>	Nd	3,2	4,0	4,0	4,5	6,4	5,7	4,9	3,6	3,9	5,3
<i>Diaphanosoma eecisum</i>	Nd	2,1	2,3	2,6	2,9	3,2	3,1	3,3	2,6	3,0	3,8
<i>Bosmina longirostris</i>	Nd	1,0	1,9	1,7	EA	3,4	EA	EA	EA	3,1	EA

expérimentales, lesquelles sont très probablement représentatives (GRAS et SAINT-JEAN, 1981 a). Ces faibles valeurs dénotent une très forte accélération du développement juvénile par rapport à 1968-69, cette accélération ayant été attribuée à une amélioration des conditions de nutrition (citation précédente). En 1972, des valeurs intermédiaires ont été prises, pour donner une certaine progressivité à l'accélération du développement, à l'image de ce qui se passe pour d'autres données : densités algales ; taille des pontes (tabl. III) ; nombre de stades juvéniles chez les Cladocères (GRAS et SAINT-JEAN, 1978 b).

Autre expression de la production : Comme nous l'avons fait pour les durées des différentes phases du développement des espèces étudiées, nous avons évalué la production des espèces pour une unité de temps « biologique » égale à la durée du stade embryonnaire *De*. Lorsqu'on considère l'ensemble des espèces constituant le peuplement, l'unité, désignée par le symbole *u*, correspond à une moyenne pondérée des unités *De* des différentes espèces.

Pour les Cladocères la formule générale de calcul de la production devient : *P* pour un temps *De* en jours = $bDe B = B \ln(1 + \frac{N_E}{N_T})$; ou $P_{De} = P_{\text{journ}} \times De$.

Pour les Copépodes, nous avons :

$$P_{De} = \sum \frac{\Delta W_i}{D_i} De N_i + W_E N_E ; \text{ ou } P_{De} = P_{\text{journ}} \times De.$$

Chez les Cladocères, la production ne dépend plus que du rapport $\frac{N_E}{N_T}$ et le de la biomasse. Chez les

Copépodes, elle ne dépend plus que de la structure démographique (effectifs *N_i* et *N_E*) et des rapports $\frac{D_i}{De}$, lesquels sont supposés constants dans une même

série d'échantillonnage. Sachant que *De* est essentiellement fonction de la température, ou aboutit ainsi à une expression de la production indépendante du facteur thermique. L'indépendance vis-à-vis de ce facteur, qui constitue l'intérêt d'une telle expression, est ici arbitrairement fixée par les hypothèses de travail qui ont été adoptées. Le degré réel d'indépendance reste naturellement indéterminé.

Les variations de la production relatives à cette unité correspondront surtout à des modifications de la structure démographique pour les espèces, et à des modifications de la structure spécifique pour le peuplement.

3. RÉSULTATS

Les données de production récoltées dans l'archipel de la cuvette sud, d'une part à Mélia et d'autre part

à Tchongoléro et à Tchongoléro-Mélia, correspondent à des conditions écologiques et à des peuplements sensiblement différents. Comme il a été dit, elles s'inscrivent dans le cadre d'une phase de récession du lac. Ces données sont trop peu nombreuses ou trop localisées dans l'espace et dans le temps, pour être présentées dans le cadre de cette évolution du milieu, à fortiori pour l'illustrer sur le plan de la production. D'autre part, la température est le seul facteur de production qui ait fait l'objet d'observations et de mesures, ce qui est insuffisant pour rendre compte des phénomènes observés.

Nous n'utiliserons donc ces données que pour tenter de dégager les caractéristiques globales du peuplement du lac Tchad sur le plan de la production : ordres de grandeur, différences interspécifiques, répartition par stades de développement, variations avec la structure ou la fécondité, degré de stabilité du taux de production du peuplement. Nous partirons également des données obtenues à Mélia pour estimer la production annuelle ainsi que les variations saisonnières et régionales en période de Tchad Normal. Le cycle annuel de 1972-73, qui était initialement destiné à l'analyse des variations saisonnières, n'a pu être utilisé à cet effet, les changements provoqués à cette époque par la forte baisse de niveau des eaux, ayant supplanté ou inhibé ce type de variations (par exemple quasi disparition des formes hivernales qu'étaient les genres *Daphnia* et *Bosmina* en période de hautes eaux).

3.1. Production dans les stations de Mélia, Tchongoléro et Tchongoléro-Mélia

Nous rapportons sans commentaire les biomasses et les productions journalières observées dans les différentes séries pour les trois grands groupes d'organismes, Cladocères, Cyclopidés, Diaptomides (fig. 3). Seuls seront commentés les résultats globaux consignés dans les tableaux insérés dans le texte.

VARIATION INTERSPÉCIFIQUE DU TAUX DE PRODUCTION

Les taux de production diffèrent très fortement selon les espèces (tabl. IV et V). L'écart le plus élevé est observé en janvier 1973, où le taux de production de *Moina* est 20 fois (Tchongoléro) ou 27 fois (Tchongoléro-Mélia) supérieur à celui des Diaptomides.

Il est possible d'établir un classement des espèces par ordre décroissant de taux de production. On a ainsi dans l'ordre :

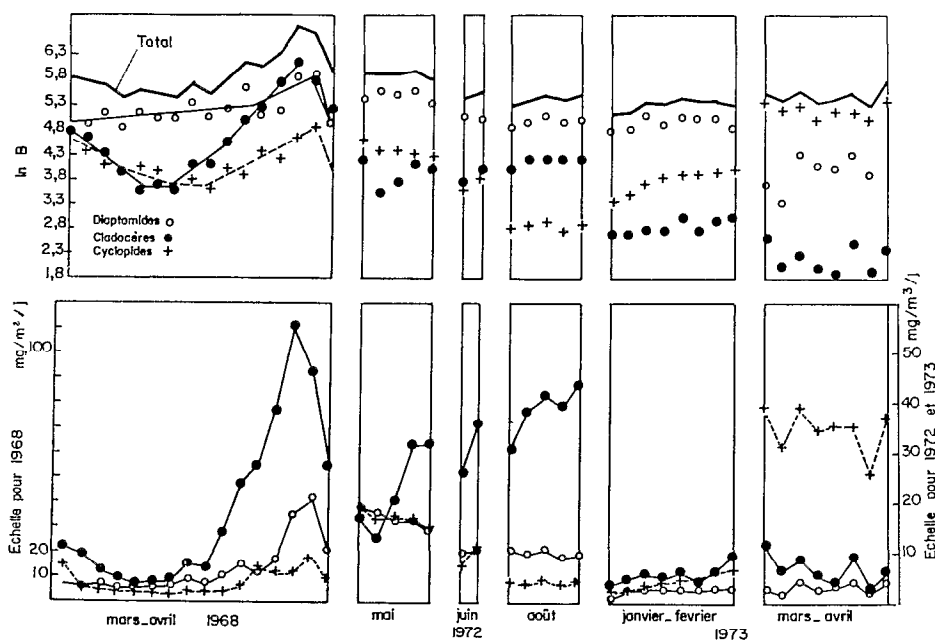


FIG. 3. — Variations de la biomasse et de la production des Diptomides, des Cyclopidés, et des Cladocères en 1968 à Méliá et en 1972-73 à Tchongoléróm.

<i>Moina</i>	0,27 < P/B < 0,87 ; 0,63 < GDe (1) < 1,21
<i>Diaphanosoma</i>)	.. 0,16 < P/B < 0,50 ; 0,29 < GDe < 0,63
<i>Bosmina</i>)	
<i>Daphnia</i>)	
<i>Cyclopidés</i>	0,10 < P/B < 0,27 ; 0,17 < GDe < 0,40
<i>Diptomides</i>	0,01 < P/B < 0,07 ; 0,05 < GDe < 0,14

Le taux de production de *Moina* est environ deux fois supérieur à celui des 3 autres genres de Cladocères, lesquels ne se différencient pas de telle manière qu'ils puissent être eux-mêmes classés. La forte productivité de *Moina* est à rapprocher du très court développement juvénile (Dj) observé chez cette espèce à 24 et 30 °C en laboratoire : rapport Dj/De moyen égal à 1,2 chez *Moina*, et à 2,2-2,4 et 3,2 respectivement chez *Diaphanosoma*, *Bosmina* et *Daphnia* (GRAS et SAINT-JEAN, 1978 b).

Parmi les Cyclopidés (tabl. V), *Mesocyclops leuckarti* a un taux de production plus élevé que *Th. neglectus*. Cela provient de ce que les taux de croissance pondérale ainsi que le rapport entre la biomasse des stades copépodites, plus productifs, et la biomasse des adultes, sont supérieurs chez *Mesocyclops*.

RÉPARTITION DE LA PRODUCTION ENTRE LES STADES DE DÉVELOPPEMENT CHEZ LES COPÉPODES

La répartition de la production entre les phases nauplienne copépodite et adulte diffère sensiblement chez les Diptomides et les Cyclopidés (tabl. VI). Le pourcentage de la production due aux adultes est très supérieur chez les Diptomides. Cela résulte essentiellement du fait que les adultes y représentent un pourcentage de la biomasse plus élevé. On notera également que ce groupe se caractérise par un rapport entre la production sous forme d'œufs et la production

par croissance $\left(\frac{PAE}{PT-PAE} \right)$, nettement plus fort, et par un rapport $\frac{PAE}{BA}$ plus faible (tabl. VII).

En ce qui concerne la répartition entre stades Copépodites, on observe que les premiers stades fournissent, tout au moins en 1972 et 1973, un pourcentage de la production plus important chez les Cyclopidés que chez les Diptomides (fig. 4 b). Ce pourcentage est toujours plus élevé chez *Mesocyclops* que chez *Thermocyclops neglectus*, les premiers stades

(1): Le symbole G est mis pour P/B lorsque la production se rapporte à une unité de temps biologique.

TABLEAU IV

Biomasse en mg PS formolé/m³, production journalière et rapport P/B journalier des populations et du peuplement dans trois stations de l'archipel de la cuvette sud en 1968 et 1972-73. M.m. = *Moina micrura*; D.e. = *Diaphanosoma excisum*; B.l. = *Bosmina longirostris*; D. = *Daphnia*, avec 3 espèces en 1968, *barbata*, *longispina*, *lunholtzi*. tr = temps de renouvellement de la biomasse, en jours. * valeurs approximatives (voir page 63).

			M.m.	D.e.	B.l.	D.	Clado- cères	Diapto- mides	Cyclo- pides	Total
MÉLIA	25/03-24/04/68	B	22,8	18,6	90,0	9,7	141,1	185,5	65,4*	392,0
		P	10,8	5,3	18,3	2,0	36,3	13,1	7,3*	56,7
		P/B	0,47	0,28	0,20	0,21	0,26	0,07	0,11	0,14
	T = 24,5 °C									tr = 6,9
TCHONGOLÉROM	9/05-17/05/72	B	17,4	30,8	3,4	0	51,6	236,0	77,3	364,9
		P	12,0	9,1	1,2	0	22,3	17,1	16,9	55,4
		P/B	0,69	0,30	0,34		0,43	0,07	0,22	0,15
	T = 29,6									= 6,6
	juin 1972	B	17,9	29,6	0,3	0	47,8	149,4	40,9	238,1
		P	16,3	14,7	0,1		31,1	10,5	9,5	51,0
		P/B	0,86	0,50	0,35		0,65	0,07	0,23	0,21
	T = 30,4									= 4,7
	août 1972	B	28,5	34,3	ε	0	62,8	142,2	16,3*	220,6
		P	22,9	16,3			39,2	9,9	4,0*	53,1
		P/B	0,80	0,48			0,62	0,07	0,2	0,24
	T = 28,6									= 4,2
TCHONGOLÉROM-MÉLIA	janvier-février 1973	B	10,5	4,2	2,0	0	16,8	139,5	43,6	199,6
		P	4,2	0,8	0,5		5,5	2,7	4,3	12,5
		P/B	0,40	0,19	0,26		0,33	0,02	0,10	0,06
	T = 19,1									= 16,0
	mars-avril 1973	B	6,1	3,3	0	0	9,3	58,2	178,6	246,1
		P	5,3	1,3			6,6	3,1	35,7	45,3
		P/B	0,87	0,41			0,71	0,05	0,20	0,18
	T = 25,6									= 5,4
	août 1972	B	22,9	30,4	ε	3,6	56,9	99,5	21,7*	178,1
		P	14,7	12,0		1,2	27,9	6,0	5,6*	39,4
		P/B	0,64	0,40		0,33	0,49	0,06	0,26	0,22
	T = 28,6									= 4,5
TCHONGOLÉROM-MÉLIA	janvier-février 1973	B	26,7	3,6	5,1	0	35,3	75,6	101,3	212,2
		P	7,3	0,6	1,1		9,0	0,8	12,9	22,7
		P/B	0,27	0,16	0,21		0,25	0,01	0,13	0,11
	T = 19,1									= 9,3
	mars avril 1973	B	42,1	10,2	0	0,3	52,5	112,0	245,9	410,3
		P	28,3	3,2			31,5	6,7	60,6	98,8
		P/B	0,67	0,31			0,60	0,06	0,25	0,34
	T = 25,6									= 4,2

TABLEAU V

Moyenne et valeurs extrêmes du taux de production par temps De (GDe) des différentes populations ou groupes de populations en 1968, 1972 et 1973. Le nombre de valeurs par série est indiqué entre parenthèses. Chez *Thermocyclops neglectus* et *Mesocyclops leuckarti*, il s'agit des rapports relatifs à la production des stades copépodites et adulte seulement. La production des nauplies est intégrée sous la rubrique Cyclopides. ND = non déterminé ; EA = espèce absente ou très rare.

	Moina	Diaph.	Bosmina	D. barb.	Diapt.	Th.n.*	M.L.*	Cyclop.
MELIA 1968 (16).....	0,72 0,63 0,46	0,46 0,40 0,34	0,48 0,29 0,18	0,59 0,41 0,28	0,26 0,14 0,10	ND	ND	0,17
TCHONGOLÉROM	mai 1972 (5).....	0,82 0,71 0,57	0,42 0,30 0,11	0,52 0,41 0,30	EA 0,11 0,09	0,13 0,21	0,22	0,25
	juin 1972 (2).....	0,81	0,47	0,41	EA 0,10	0,18	0,28	0,26
	août 1972 (5).....	0,92 0,83 0,73	0,56 0,51 0,45	EA	EA 0,11 0,10	ND	ND	ND
	janvier 1973 (8).....	0,30 1,21 1,11	0,78 0,63 0,50	0,73 0,66 0,60	EA 0,08 0,07	0,29	0,42	0,28
	mars-avril 1973 (8)....	1,34 1,15 0,90	0,87 0,62 0,39	EA	EA 0,11 0,09	0,23	0,36	0,31
TCHONGOLÉROM-MÉLIA	août 1972 (5).....	0,91 0,72 0,59	0,51 0,42 0,31	EA	0,58 0,49 0,40	0,12 0,10 0,08	ND	ND
	janvier-février 1973 (8).	0,89 0,77 0,39	0,74 0,49 0,11	0,74 0,58 0,47	EA 0,05 0,01	0,36	0,59	0,37
	mars-avril 1973 (8)....	1,18 0,93 0,68	0,71 0,49 0,24	EA	EA 0,14 0,10	0,28	0,39	0,40

étant relativement plus abondants chez la première espèce (fig. 4 a). Les évolutions des profils de répartition de la production entre 1968 et 1973 sont très voisins chez les Diaptomides et chez *Thermocyclops*. Dans les deux cas on note un accroissement du pourcentage de production fourni par les derniers stades, particulièrement par le stade C₅. Cet accroissement correspond à la progression de ce stade en nombre et en biomasse.

Dans quelques cas, on observe des répartitions « accidentelles », ainsi dénommées parce qu'elles résultent de déséquilibres importants au niveau des structures démographiques. C'est particulièrement le cas des Diaptomides, dans les séries de janvier 1973 à Tchongolérom et à Tchongolérom-Mélia, où les nauplies ne forment que 0,3 et 0,8 % de la biomasse (2,7 et 18 % de la production), et dans la série de mars 1973 à Tchongolérom. Dans le premier cas

TABLEAU VI

Répartition de la production et de la biomasse entre les nauplies (N) les copépodites (C) et les adultes (A) chez les Diptomides et les Cyclopidés en 1968, 1972 et 1973. Production exprimée en mg de Ps/m³/unité de temps biologique. Pr = Production totale ; PAE = Production des adultes sous forme d'œufs ; Nd = non déterminé (voir page 000) ; * valeurs approximatives.

		DIPTOMIDES					CYCLOPIDES			
		PN (% Pt) BN (% Bt)	Pc Bc	PA BA	PAE (mg)	Pr (mg) Bt (mg)	PN (% de Pt) BN (% Bt)	Pc Bc	PAE BA	Pt (mg) Bt (mg)
MÉLIA	mars-avril 1968.....	29,9	49,5	20,7		25,9	Nd			
		8,5	27,8	63,7	2,2	185,5				
TCHONGOLÉROM	mai 1972.....	13,4	59,6	27,0		25,5	26,9	67,3	5,8	19,6
		2,2	19,7	78,1	3,0	236,0	13,2	31,2	55,6	77,3
	juin 1972.....	18,7	49,9	31,4		15,0	30,3	61,8	7,9	10,4
		2,8	14,4	82,8	2,1	149,4	15,7	27,4	56,9	40,9
	août 1972.....	17,8*	54,7	27,4		15,6	Nd			
		2,3*	18,2	79,5	2,1	142,2				
	janvier-février 1973.....	2,7	42,7	54,6		11,1	13,4	75,0	11,6	12,4
		0,3	7,5	92,2	4,3	139,3	4,8	23,9	71,3	43,6
	mars-avril 1973.....	9,5	46,3	44,2		6,2	33,1	55,7	11,2	55,2
		1,2	10,7	88,1	1,6	58,2	12,8	19,4	67,8	178,6
TCHONGOLÉROM-MÉLIA	août 1972.....	12,2*	69,8	18,0		9,7	Nd			
		2,1*	29,9	68,0	0,7	99,5				
	janvier-février 1973....	18,0	50,0	32,0		2,5	18,7	78,0	3,3	3,3
		0,8	5,7	93,5	0,4	75,6	8,6	31,9	59,5	101,3
	mars-avril 1973.....	18,5	39,2	42,3		14,5	36,4	57,2	6,4	97,2
		2,9	10,8	86,3	4,2	112,0	14,9	24,2	60,9	245,9

(janvier 1973 ; Tchongolérom) un déficit des nauplies existe, malgré une fécondité élevée des femelles (22 œufs par femelle ovigère et 76 % de femelles ovigères en moyenne pour *Thermodiaptomus*) (tab. III) ; il serait essentiellement le résultat d'une forte mortalité des œufs par parasitisme, mortalité qui a

été estimée à 90 % d'après le pourcentage des œufs contaminés de manière visible. Dans le second cas (janvier 1973 ; Tchongolérom-Mélia), le déficit des nauplies s'expliquerait par une fécondité faible et très fluctuante : 12,6 œufs par femelle ovigère (de 0 à 20,5) et 22 % de femelles ovigères (de 0 à 59 %).

TABLEAU VII

Taux de production des adultes et rapports entre les productions totale (Pt), par reproduction (PAE) et par croissance (PT-PAE) chez les Diptomides et les Cyclopidés. Il s'agit de la production par unité de temps biologique de sorte que $PAE = W \cdot E \cdot N$. ND = non déterminé.

		Diptomides			Cyclopidés		
		$\frac{PAE}{BA}$ ($\frac{PA}{BA}$)	$\frac{PAE}{PT-PAE}$	$\frac{PAE}{PT}$	$\frac{PAE}{BA}$	$\frac{PAE}{PT-BAE}$	$\frac{PAE}{T}$
MÉLIA	mars-avril 1968.....	0,021 (0,045)	0,092	0,084	ND		
TCHONGOLÉROM	mai 1972.....	0,016 (0,037)	0,134	0,118	0,026	0,061	0,058
	juin 1972.....	0,017 (0,038)	0,159	0,137	0,035	0,085	0,079
	août 1972.....	0,018 (0,038)	0,153	0,132	0,032	ND	
	janvier-février 1972.....	0,033 (0,047)	0,626	0,385	0,046	0,131	0,116
	mars-avril 1973.....	0,032 (0,054)	0,358	0,264	0,051	0,127	0,112
TCHONGOLÉROM MÉLIA	août 1972.....	0,010 (0,026)	0,072	0,067	0,019	ND	
	janvier-février 1973.....	0,005 (0,011)	0,173	0,148	0,020	0,034	0,033
	mars-avril 1973.....	0,044 (0,063)	0,414	0,293	0,042	0,069	0,064

Dans le troisième cas (mars ; Tchongolérom), le déficit, beaucoup moins prononcé, serait dû à des pourcentages de femelles ovigères relativement faibles (de 27 à 84 % et 51 % en moyenne).

GRANDS TRAITs DES VARIATIONS INTERSÉRIES DU TAUX DE PRODUCTION DES POPULATIONS ; VARIATIONS AVEC LA STRUCTURE ET LA FÉCONDITÉ

Pour la comparaison des taux de production des différentes séries, nous nous appuierons essentiellement sur le taux exprimé dans l'échelle de temps biologique (GDe), duquel le facteur thermique est « éliminé ».

Chez les Cladocères, on observe une augmentation de GDe entre 1968 et 1973, augmentation nette et régulière chez *Moina* et lorsqu'on considère les valeurs de Tchongolérom (tabl. V). L'augmentation est moins nette mais demeure probablement significative chez *Diaphanosoma*. Chez cette espèce, on note, en mai 1972 à Tchongolérom et en janvier 1973

à Tchongolérom-Mélia, de très fortes fluctuations de GDe provoquées par des mortalités surnuméraires d'embryons (présence d'embryons manifestement morts dans la poche incubatrice de certaines femelles). Chez les Diptomides, il y aurait stabilité de GDe autour d'une moyenne de l'ordre de 0,10. Deux valeurs sont supérieures à cette moyenne (1968 et mars 1973 à Tchongolérom-Mélia) et deux sont inférieures (janvier 1973 dans les deux stations), correspondant aux déséquilibres de structure déjà signalés. Chez les Cyclopidés, une augmentation du taux de production en 1973 n'est guère douteuse, étant donné la très forte accélération du développement juvénile constatée par rapport à 1968 (tabl. I).

Parallèlement aux variations précédentes du taux de production, on observe les modifications suivantes : a) une diminution de la durée du développement juvénile ; b) une tendance à l'augmentation de la fécondité (de la taille des pontes aussi bien que du nombre d'œufs par femelle) ; c) une augmentation de la proportion des adultes chez les diptomides et

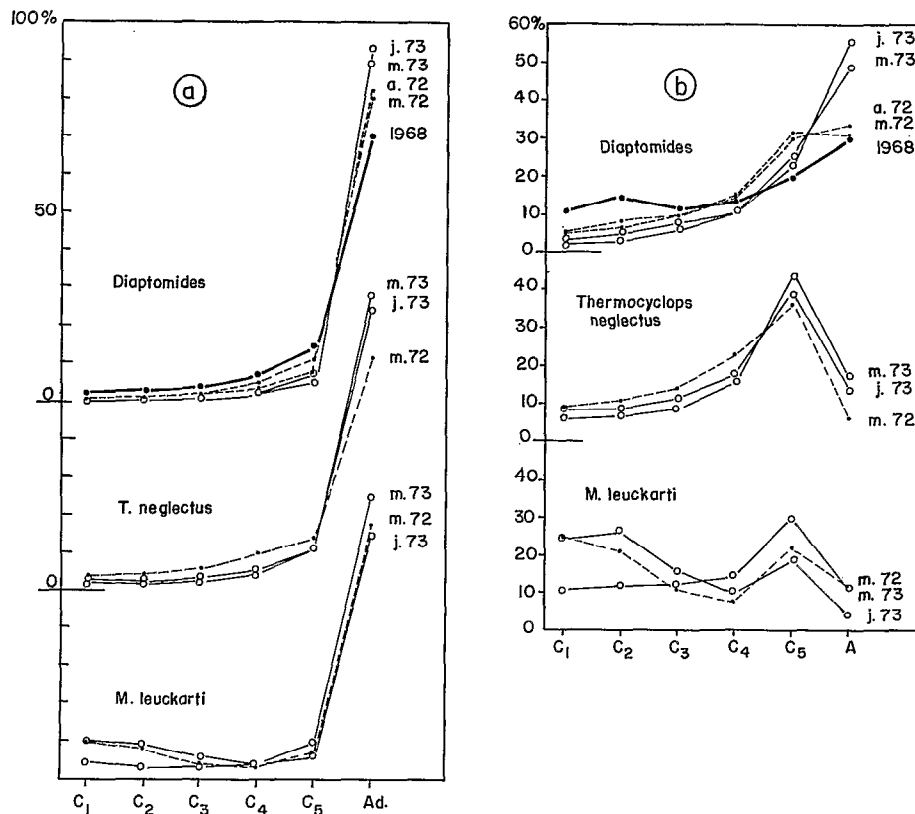


FIG. 4. — Répartition de la biomasse (a) et de la production (b) selon les stades de développement chez les Copépodes en 1968 et en 1972-73 à Tchongolérom.

les Cladocères, excepté chez *Bosmina longirostris*, où l'on a au contraire une diminution de cette proportion, interprétée dans GRAS et SAINT-JEAN, 1978 a. En fait les augmentations de la fécondité et du pourcentage d'adultes ne sont véritablement nettes qu'à Tchongolérom.

En première approximation, l'augmentation du pourcentage d'adultes tend à faire baisser la production de la population, alors que l'augmentation de la fécondité et la diminution de la durée des stades tendent à la faire croître. La résultante diffère selon les groupes : augmentation du taux de production chez les Cladocères, stabilité de ce taux chez les Diptomides. Ceci tend à montrer qu'aucun des trois facteurs (durée du développement, fécondité, pourcentage pondéral des adultes et des jeunes) n'est en soi un bon indice du taux de production d'une population.

VARIATION INTERSÉRIES DU TAUX DE PRODUCTION DU PEUPEMENT

Le taux de production du peuplement dans l'échelle biologique (G_u) reste du même ordre de grandeur

en 1968, 1972 et 1973 (fig. 5 d). Toutes les valeurs se situent près de la moyenne 0,215 de 1968. Le rapport entre taux maximum et taux minimum est voisin de 2 lorsqu'on considère l'unité biologique, et égal à 4 ($\frac{0,24}{0,06}$) lorsqu'on considère les taux journaliers. L'examen parallèle de la composition spécifique du peuplement exprimée en poids (fig. 5 a, b, c) et du taux de production (fig. 5 d), permet de vérifier, à quelques exceptions près, que G_u varie en premier lieu avec la composition du peuplement et principalement selon l'abondance respective de Diptomides (taux de production minimum) et des Cladocères, notamment de *Moïna* (taux maximum).

3.2. Production annuelle et production lacustre en période de Tchad Normal

La production annuelle a été calculée à partir des données récoltées en 1964-65 dans la région centrale de l'archipel de la cuvette sud. L'évaluation de la production dans les différentes régions du lac s'appuie sur les données d'échantillonnage de février-mars 1971.

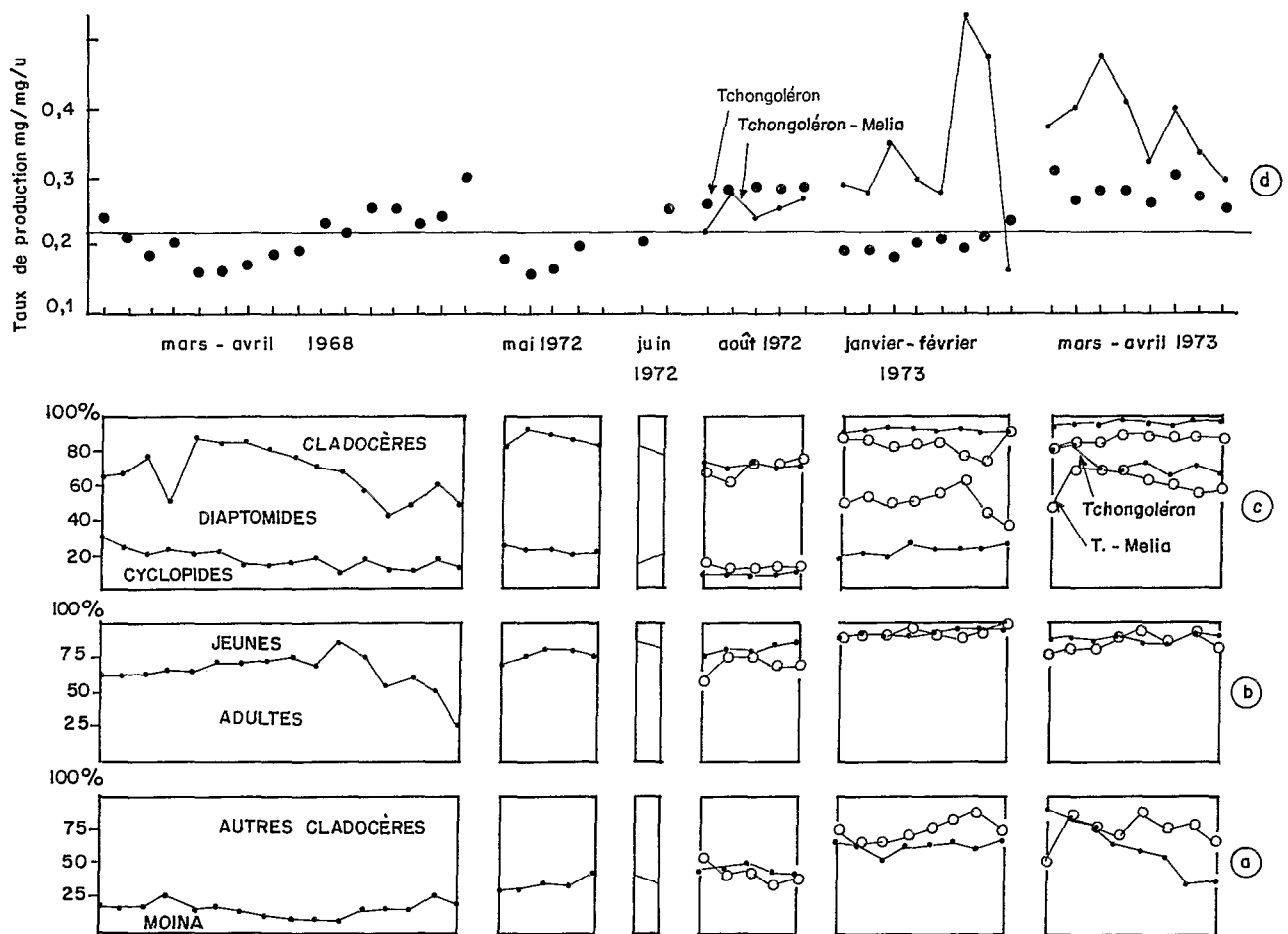


FIG. 5. — Variation du taux de production du peuplement (d), de sa composition pondérale (a, c), et du pourcentage en poids des jeunes et des adultes chez les Diptomides (b), en 1968, 1972 et 1973.

En 1964-65 les données disponibles sont la température, l'effectif total pour les espèces de Cladocères, l'effectif des nauplies et des différents stades copépodites pour les Cyclopidés et les Diptomides, toutes espèces confondues, et enfin l'effectif des adultes des différentes espèces de Copépodes. La production a été calculée à partir des taux de production Gde chez les Cladocères, et en prenant des accroissements de poids journaliers correspondant à un rapport Dp/De égal à 12 pour les Copépodes. En 1971, les données sont, outre la température, l'effectif pour les espèces de Cladocères, et l'effectif des nauplies, des copépodites et des adultes pour les Copépodes. Ces derniers n'ont été différenciés au niveau de l'espèce qu'à l'état adulte. Le procédé d'estimation de la production est analogue au précédent chez les Cladocères, mais il est différent pour les Copépodes, chez lesquels il revient toutefois à appliquer des croissances en poids journalières équivalentes à un rapport $Dp/De = 12$.

PRODUCTION ANNUELLE

Le classement des espèces d'après leur P/B annuel est naturellement identique au classement basé sur les P/B journaliers précédents (tabl. VIII). Les écarts sont toutefois légèrement modifiés en fonction du profil annuel d'abondance propre à chaque espèce. C'est ainsi que le taux de production de *Diaphanosoma* qui dépassait de 40 et 33 % les taux respectifs de *Bosmina* et *Daphnia* en 1968, les dépasse de 64 et 56 % à l'échelle annuelle. Cela provient de ce que les maximums d'abondance des deux derniers genres se situent en hiver pour des P/B journaliers très bas, alors que *Diaphanosoma*, comme *Moina*, étant une espèce thermophile, présente ses densités maximums à des périodes où la température et le P/B sont plus élevés. Chez *Bosmina*, la production journalière tend à demeurer constante au cours de l'année, contrairement à la biomasse dont les maximums sont centrés

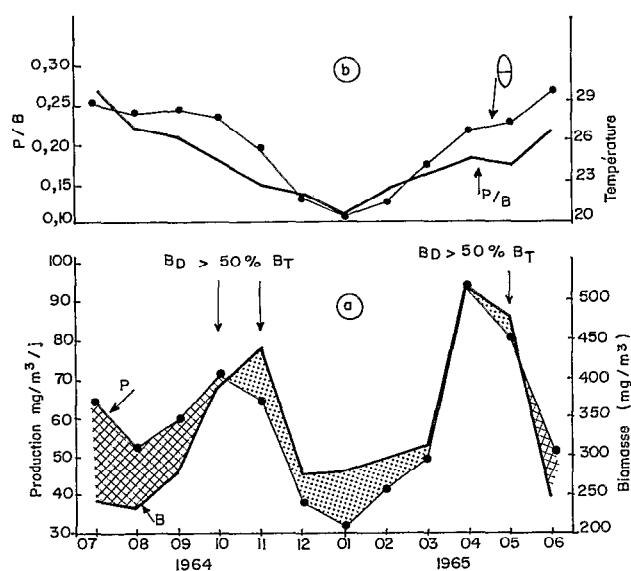


FIG. 6. — Variations de la biomasse, de la production et du taux de production en 1964-65 dans la région centrale de l'Archipel.

nord, 440 kg dans l'archipel de la cuvette sud et la grande Barrière, et 159 kg dans les eaux libres de la cuvette sud. Pour l'ensemble du lac, soit approximativement 18 000 km², la production annuelle peut être estimée à 780 000 tonnes de PS, soit 433 kg/ha, en période Tchad Normal, pour une altitude du plan d'eau de l'ordre de 282 m.

4. DISCUSSION

Les données traitées dans ce travail s'échelonnent sur une phase de récession du lac, vers la fin de laquelle on observe une rapide diminution du nombre d'espèces dans l'archipel de la cuvette sud. Seules 3 espèces, *Moina Micrura*, *Diaphanosoma excisum*, et *Thermocyclops neglectus* vont subsister en 1974-75, terme observé de ce changement, qui se dessine déjà 1972-73. Deux de ses aspects les plus importants sont la diminution du pourcentage pondéral des Cladocères et la disparition progressive des Diptomides au profit des Cyclopidés. C'est ainsi que les Cladocères, qui formaient environ 37 % de la biomasse (130 mg/m³) de 1964 à 1971, n'en représen-

TABEAU IX

Production journalière des espèces et du peuplement en mg/m³, et rapport $\Sigma P/\Sigma B$, calculés pour une température de 22 °C dans les différentes régions du lac échantillonnées en février-mars 1971. Entre parenthèses, le nombre de stations dans chacune des zones A, B, etc. (voir fig. 2). N, C, A = nauplies, copépodites, adultes.

Especies	Régions		Eaux libres et Archipel Nord				Archipel et Îlots bancs Sud				
	Eaux libres Sud										
	A (10)	B (10)	C (10)	D (10)	E (10)	F (10)	G (10)	H (9)	I (10)	J (5)	K (2)
<i>M. micrura</i>	4,5	1,4	2,4	0,7	0,2	1,5	7,6	1,2	18,5	17,8	9,2
<i>D. excisum</i>	2,0	1,1	1,8	0,1	0,2	1,5	4,4	3,9	16,5	15,1	6,7
<i>B. longirostris</i>	1,0	0,7	8,6	4,6	3,3	11,7	10,8	19,6	9,6	4,0	13,6
<i>Daphnia</i>	1,3	0,3	2,9	15,8	12,6	15,2	4,4	0,1	4,6	3,6	29,3
<i>Ceriodaphnia</i>	0,2	+	0	0	1,0	0	+	0	2,0	5,2	0
<i>N. Cyclopidés</i>	0,8	0,8	1,1	1,0	1,2	1,0	1,5	1,8	2,4	1,7	1,2
<i>C. Cyclopidés</i>	4,5	2,3	4,5	6,0	5,9	4,7	3,7	6,7	8,0	7,2	6,3
<i>A. Cyclopidés</i>	0,1	0,3	0,5	0,4	0,4	0,4	0,5	0,8	0,8	0,4	0,7
<i>N. Diptomides</i>	0,3	0,1	0,2	0,2	0,7	0,3	0,7	1,1	0,6	0,3	1,0
<i>C. Diptomides</i>	1,4	2,2	1,9	0,8	3,5	0,6	1,3	1,5	2,3	3,1	1,5
<i>A. Diptomides</i>	0,2	0,4	0,7	0,4	1,3	0,3	0,7	0,7	0,7	0,8	0,6
Cladocères.....	9,0	3,5	15,7	21,2	17,3	29,9	27,2	24,8	51,2	45,7	59,0
Cyclopidés.....	5,4	3,4	6,1	7,4	7,5	6,1	5,7	9,3	11,2	9,3	8,2
Diptomides.....	1,9	2,7	2,8	1,4	5,5	1,2	2,7	3,3	3,6	4,2	3,1
Total (P/m ³).....	16,3	9,6	24,6	30,0	30,3	37,2	35,6	37,4	66,0	59,2	70,3
$\Sigma P/\Sigma B$	0,18	0,10	0,13	0,16	0,11	0,17	0,15	0,14	0,18	0,19	0,18

TABLEAU X

P/B journalier moyen, P/B maximum, P/B annuel, et biomasse en mg de PS, pour différents Cladocères dans divers milieux de zone tropicale et tempérée. m 1 = méthode du temps de renouvellement ou variante ; m 2 = méthode des croissances cumulées. L'absence d'indication sur la période de l'année à laquelle se réfèrent les chiffres signifie qu'il s'agit de l'année entière. Le signe — sur le P/B max. signifie qu'il s'agit de moyennes ; l'absence de signe correspond à des valeurs isolées (maximums absolus). De même, pour les profondeurs ou les températures, le signe — correspond à des moyennes.

TR = intertropical ou subtropical ; TE : Tempéré.

Lac Pays	Cli.	Alt.	Pro.	Temp.	Espèce	P/B moyen	P/B max.	P/B annuel	B mg/m ³ *mg/m ²	Références ; remarques
L. Tchad (Tchad)	TR	282	$\overline{3,9}$	$\overline{26}$	<i>Daphnia</i> (3 espèces)	0,21	0,25	75,6	28	1964-65 ; présent travail ; m 1
					<i>Bosmina longirostris</i>	0,20	0,31	71,7	30	1964-65
						0,20-0,35	$\overline{0,35}$			Moy. pour des périodes de 8 ou 14 jours en 1972-73
					<i>Diaphanosoma excisum</i>	0,32	0,37	117,9	38	1964-65
						0,16-0,50	$\overline{0,50}$			Moy. pour les périodes de 8 ou 14 jours en 1972-73
					<i>Ceriodaphnia</i> (2 sp)	0,42		151,3	23	1964-65
					<i>Moina micrura dubia</i>	0,52	0,59	190,8	17	1964-65
						0,27-0,87	$\overline{0,87}$			Moy. pour des périodes de 8 ou 14 jours en 1972-73
L. Lanao (Philippines)	TR	702	$\overline{60,3}$	$\overline{24}$	<i>Diaphanosoma modigliani</i>	0,24		88,3	20	Lewis ; m 1 ; calcul d'après tabl. 4-1 et 9-1 ; m 1 ; Poids Frais (PF)
					<i>Moina micrura</i>	0,29		105,0	2,7	
					<i>Bosmina fatalis</i>	0,21		77,7	3,7	
L. Mikolajskie (Pologne)	TE		$\overline{11,7}$	$\overline{17,5}$	<i>Daphnia cucullata</i>	0,21			1650	Weglenska ; production estivale ; m 2 ; calcul d'après tabl. XV et XVI ; PF
					<i>D. longispina</i>	0,23			1200	
					<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0,24			770	
					<i>Bosmina coregoni</i>	0,22			1110	
L. Canyon Ferry (USA)	TE				<i>Daphnia schodleri</i>	0,15	$\infty \overline{0,25}$		1560*	Wright ; m 1 ; période de avril à septembre
					<i>D. galeata mendotae</i>	0,10	$\infty \overline{0,20}$		1110*	
L. Eglwy Nynydd (Grande Bretagne)	TE		$\overline{3,5}$	4 18	<i>Daphnia hyalina</i>	0,06	0,26	23,4	445	Georges, Edwards ; m 1 ; moyenne de 1970 et 1971
L. de Port Beilh (France)	TE	2285	18	4 13	<i>Daphnia longispina</i>	0,02	0,17	2,5	35	Rey et Capblancq ; m 2 ; période de dégel
L. Queen Elisabeth II (Grande Bretagne)	TE			5 20	<i>Daphnia magna</i> + <i>D. pulex</i> + <i>D. hyalina</i>	$\infty 0,1$	$\overline{0,2}$	$\infty 36$		Duncan ; m 2 ; calcul graphique (fig. 4)
L. Majeur (Italie)	TE				<i>D. hyalina</i>	0,1	$\overline{0,23}$			De Bernardi ; P/B = $b = \ln \left(1 + \frac{NE}{De.NT} \right)$; du 2 avril au 5/11

Lac Pays	Ch. Alt. Pro. Temp. (m) (m) (°C)	Espèce	P/B moyen	P/B max.	P/B annuel	B mg/m ³ * mg/m ²	Références remarques
L. Spruce Knob (USA)	TE 1174 $\overline{2,1}$ 4 22	<i>Bosmina longirostris</i>	0,22	$\overline{0,45}$	80,3		JANICKI, De COSTA ; m 2
L. Findley (USA)	TE 1131 $\overline{8}$	non précisé	0,05		17	7,5	PEDERSON <i>et al.</i> ; calculs d'après tabl. 5 et 6
L. Chester Morse	TE 474 $\overline{20}$	non précisé	0,07		25	5,6	
L. Sammamish	TE 8 $\overline{18}$	non précisé	0,06		23	10,3	
L. Tazenat (France)	TE 630	<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0,07				LAIR 1977 ; m 2 ; moy. relatives à la période de présence des espèces
L. Pavin	TE 1197	<i>Daphnia longispina</i>	0,11				
		<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0,19				
		<i>Polyphemus pediculus</i>	0,04				
L. d'Aydat (France)	TE 825	<i>Daphnia longispina</i>	0,3	0,9		506	LAIR 1978 ; m 2 ; période estivale
		<i>Bosmina longirostris</i>	0,3	$\sim 0,3$			
L. Farmoor I (Grande Bretagne)	TE $\overline{4,6}$ 5 à $\overline{8,9}$ 20	<i>Daphnia hyalina</i>	0,08		28,5	865	JONES <i>et al.</i> ; m 2

taient plus que 17 % (41 mg) en 1972-73, cette baisse correspondant en grande partie à la quasi disparition des genres *Daphnia* et *Bosmina*. De même, les Diptomides ne représentent plus que 25 % en mars 1973 dans les 2 stations prospectées. Pour diverses raisons discutées par ailleurs (SAINT-JEAN, sous presse), ces changements correspondent à une évolution du peuplement consécutive à la baisse de niveau des eaux et sont généralisables à l'ensemble de l'archipel de la cuvette sud. Il est beaucoup plus difficile de parler d'évolution, à propos des variations interséries de production. On ne peut en effet conclure que les variations de la structure démographique des Copépodes entre 1968 et 1972-73 sont généralisables, sans avoir au moins simulé les variations engendrées par les modifications des principaux paramètres dont elle dépend (fécondité, durée et mortalité des stades). D'autre part, on ne sait pas avec précision quelle peut être la représentativité des méthodes et des données de croissance utilisées dans les calculs de production. Nous pouvons toutefois admettre qu'une évolution liée au changement de composition du peuplement existe. A cet égard il semble possible de distinguer deux stades avant l'installation du petit Tchad. Le premier correspond à la période des hautes eaux et va jusqu'à 1972. Il se caractérise par

la prédominance des Cladocères, qui représentent 35 à 40 % de la biomasse et 60 % de la production du peuplement. Le second va de 1972 jusqu'à une période qui précède l'installation du Petit Tchad, que l'on peut situer vers juillet 1973. A ce stade, bref et instable, les Cladocères ne fournissent plus que 40 % de la production, pourcentage voisin de celui des Cyclopidés. Le changement est relativement brutal, de sorte que le premier stade peut être considéré comme caractéristique du Tchad Normal. On notera que les genres qui régressent, *Daphnia*, *Bosmina*, *Tropodiatonus*, *Thermodiatonus*, sont les moins productifs. Ce fait explique dans une certaine mesure que le taux de production du peuplement reste relativement stable jusqu'à la fin de la phase de récession considérée (fig. 5), malgré l'importance accrue des Copépodes, dont le taux de production est dans l'ensemble inférieur à celui des Cladocères.

L'inégale précision des données de production obtenues jusqu'ici, leur petit nombre, ainsi que le manque fréquent d'informations sur les milieux et les facteurs primaires de productions (température, nourriture) rendent assez aléatoire une analyse comparée de ces données, destinée à dégager des différences entre espèces ou entre groupes d'organismes, des variations liées au niveau d'eutrophisa-

TABLEAU XI

P/B journalier moyen et maximum, P/B annuel et biomasse en mg de PS, pour quelques Copépodes dans divers milieux de zone tropicale et tempérée ; mêmes symboles que dans le tableau XI.

Lac	Cli.	Alt.	Pro.	Temp.	Espèce	P/B moyen	P/B max	P/B annuel	B mg/m ³ *mg/m ²	Références ; remarques
L. Tchad (Tchad)	TR	282	3,9	26	<i>Tropodiatomus incogni-</i> <i>lus</i>	0,06	0,16	23,1	151,9	1964-65 ; m 2 ; présent travail
					<i>T.i.</i> et/ou <i>Thermodiatpto-</i> <i>mus galebi</i>	0,01-0,07	00,7			Périodes de 8 ou 14 jours en 1972-73
					<i>Cyclopides</i> (3 espèces)	0,17		63,5	56,4	1964-65
					<i>Cyclopides</i> (3 espèces)	0,10-0,26	0,26			Périodes de 8 ou 14 jours 1972-73
L. George (Uganda)	TR	913	2,3	25-26	<i>Thermocyclops hyalinus</i> (= <i>T. crassus</i>)	0,26		94,9	248,4	BURGIS ; m 1 ou autre méthode
						ou 0,08		ou 28,8		
L. Turkane (Kenya)	TR				<i>Tropodiatomus banfora-</i> <i>nus</i>	~ 0,06				FERGUSON ; m 1 ; de janvier à août ; P/B = NE De.Nt
L. Sibaya (Afrique du Sud)	TR			18 27	<i>Pseudodiatomus hessei</i>	0,11		40	5,7	HART, ALLANSON ; m 2 ; st. III
L. Lanao (Philippines)	TR	702	60,3	24	<i>Tropodiatomus giganto-</i> <i>viger</i>	0,07		25,6	113,9	LEWIS ; m 2 ; poids frais
					<i>Thermocyclops crassus</i>	0,13		46,0	149,7	
L. Kinneret (Israël)	TE			14 28	<i>Mesocyclops leuckarti</i> (= <i>M. ogunnus</i>)	0,10	0,17	37,2	1436*	GOPHEN ; m 2
L. Ototoa (Nouvelle Zélande)	TE			10 25	<i>Calamoecia lucasi</i>	0,03	0,05	11,3	11,7	GREEN ; m 2 ;
L. Mikolajskie (Pologne)	TE		11,7	17,5	<i>Eudiatomus graciloides</i>	0,10		17 (1)	3770	WEGLENSKA ; m 2 ; pé- riode estivale ; poids frais ; (1) d'après WATERS 197
L. Port Bielh (France)	TE	2285	18	4 13	<i>Mixodiatomus laciniatus</i>	0,01	0,05	1,7	64,7	REY, CAPBLANCO ; m 2 ; période de dégel
L. Tazenat (France)	TE	630			<i>Cyclops abyssorum prae-</i> <i>alpinus</i>	0,07				LAIR 1977 ; m 2 ; moy. relatives à la période de présence
L. Pavin (France)	TE	1197			<i>C. abyssorum praealpinus</i>	0,03				
					<i>Acanthodiatomus denti-</i> <i>cornis</i>	0,01				
L. d'Aydat (France)	TE	825			<i>Cyclops vicinus</i>	0,5	0,9		~ 53,0	LAIR 1978 ; m 2 ; période estivale

tion, au climat, etc. Les quelques références rapportées dans les tableaux X et XI ont donc essentiellement pour objet de situer les présents résultats par rapport aux productions observées pour d'autres milieux et conditions.

Le lac Tchad y apparaît, aussi bien au niveau des espèces qu'au niveau du peuplement, comme un des milieux les plus productifs à l'échelle annuelle, avec des P/B annuels compris entre 23 et 191 selon les espèces, et une valeur égale à 63,7 pour le peuplement dans son ensemble.

De façon générale les taux de production des milieux pérennes de zone tropicale recensés sont sensiblement supérieurs aux taux des milieux tempérés, excepté peut-être pour *B. longirostris* dans le lac Spruce Knob et pour *Cyclops vicinus* dans le lac d'Aydat, encore qu'il soit permis de douter de ces deux données tant elles diffèrent des autres. A l'extrême on a ainsi un P/B de 2,5 et une production annuelle de 80 mg/m³ pour *Daphnia longispina* dans un lac de montagne (lac Port Bielh), et 2g pour le genre *Daphnia* ou 14 g pour l'ensemble des Cladocères dans le lac Tchad en période de hautes eaux. La première raison de la plus forte productivité des milieux tropicaux pérennes, est que la production et la reproduction y sont continus, bien que susceptibles

de varier saisonnièrement de façon non négligeable comme au Tchad. Ce fait se traduit par des taux de production journaliers moyens plus élevés que les taux comparables en zone tempérée. Il semble en revanche que les taux de production puissent atteindre des valeurs maximales relativement voisines dans les deux zones climatiques, ainsi que le suggèrent les quelques maximums relevés en milieu tempéré pour les genres *Daphnia* et *Bosmina* ou pour les Diptomides (valeurs estivales des lacs Mikolajskie, Canyon Ferry, Eglwy Nynydd, et Majeur), à des températures inférieures de 10 °C environ (voir tabl. X). La comparaison des deux types de milieux sous cet aspect nous paraît être intéressante et demanderait à être approfondie.

En ce qui concerne les différences interspécifiques, ces quelques données semblent, sinon confirmer le classement des grands groupes par taux de productions décroissants tel qu'il apparaît au Tchad (Cladocères, Cyclopidés, Diptomides), du moins établir, de façon générale, la prééminence des Cladocères. Parmi ceux-ci *Moina micrura* apparaît nettement comme une espèce très productive (lac Tchad, lac Lanao).

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.
le 9 novembre 1982

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BURGIS (M. J.), 1974. — Revised estimates for the biomass and production of zooplankton in Lake George, Uganda. *Freshw. Biol.*, 4 : 535-541.
- CHOURET (A.), 1977. — La persistance des effets de la sécheresse sur le lac Tchad. FAO, Comité des pêches continentales pour l'Afrique, 3^e session 21-26/11/77, 17 p. multigr.
- DE BERNARDI (R.), 1974. — The dynamics of a population of *Daphnia hyalina* LEYDIG in lago Maggiore, northern Italy. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 31 : 221-243.
- DUMONT (H. J.), VAN de VELDE (I.), DUMONT (S.), 1975. — The dry weight estimates of Biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19 : 75-97.
- DUNCAN (A.), 1975. — Production and biomass of Three species of *Daphnia* co-existing in London reservoirs. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 2858-2867.
- FERGUSON (A. J. D.), 1975. — Invertebrate production in Lake Turkana (Rudolf) *Symposium on the Hydrobiology and fisheries of Lake Turkana*, 25-29th may 1975, 28 p. multigr.
- GEORGE (D. G.), EDWARDS (R. W.), 1974. — Population dynamics and production of *Daphnia* in a eutrophic reservoir. *Freshwat. Biol.*, 4 : 445-465.
- GOPHEN (M.), 1978. — The productivity of *Mesocyclops leuckarti* (Claus) in Lake Kinneret (Israël). *Hydrobiologia*, 60 (1) : 17-22.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1972. — Le zooplancton, in Grandes zones écologiques du lac Tchad *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 6 (2) : 125-131.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1976 a. — Durée du développement embryonnaire chez quelques espèces de Cladocères et de Copépodes du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 10 (4) : 233-254.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1976 b. — Étude de la répartition spatiale du zooplancton dans le lac Tchad : variation de la dispersion en fonction des modalités d'échantillonnage et des conditions hydrodynamiques du milieu. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 10 (3) : 201-229.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1978 a. Taux de natalité et relations entre les paramètres d'accroissement et

- d'abondance dans une population à structure d'âge stable : cas d'une population de Cladocères à reproduction par parthénogénèse. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 12 (1) : 19-63.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1978 b. — Durée et caractéristiques du développement juvénile de quelques Cladocères du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 12 (2) : 119-136.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1981 a. — Durée du développement juvénile de quelques Copépodes planctoniques du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14 (1) : 39-51.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1981 b. — Croissance en poids de quelques Copépodes planctoniques du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14 (2) : 135-147.
- GRAS (R.), ILLIS (A.), SAINT-JEAN (L.), 1971. — Biologie des crustacés du lac Tchad. II. Régime alimentaire des entomostracés planctoniques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 5 (3/4) : 285-296.
- GRAS (R.), LAUZANNE (L.), SAINT-JEAN (L.), 1981. — Régime alimentaire et sélection des proies chez les *Brachysynodontis batensoda* (Pisces, Mochocidae) du lac Tchad en période de basses eaux. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 74 (3) : 223-231.
- GREEN (J. D.), 1976. — Population dynamics and production of the Calanoid Copepod *Calamoecia lucasi* in a northern New Zealand Lake. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 50 (4) : 313-400.
- HART (R. C.), ALLANSON (B. R.), 1975. — Preliminary estimates of production by a Calanoid Copepod in subtropical Lake Sibaya. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1434-1441.
- ILLIS (A.), 1977. — Peuplements phytoplanctoniques du lac Tchad. III. Remarques générales. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 11 (3) : 189-199.
- IM (B. H.), 1977. — Étude de l'alimentation de quelques espèces de *Synodontis* (Poissons, Mochocidae) du Tchad. *Thèse spécialité, O.R.S.T.O.M., Paris*, 150 p. multigr.
- JANICKI (A. J.), DE COSTA (J.), 1977. — The effect of temperature and age structure on P/B for *Bosmina longirostris* in a small impoundment. *Hydrobiologica*, 56 (1) : 11-16.
- JONES (H. R.), LACK (T. J.), JONES (C. S.), 1979. — Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* var. *lacustris* in Farmoor I, a shallow eutrophic reservoir. *J. Plank. Res.*, 1 (1) : 45-65.
- KWIK (J. K.), CARTER (J. C. H.), 1975. — Population dynamics of Limnetic Cladocere in a Beaver Pond. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32 : 341-346.
- LAIR (N.), 1977. — Biomasse et production dans deux lacs du Massif Central français. *Arch. Hydrobiol.*, 79 (2) : 247-273.
- LAIR (N.), 1978. — Répartition spatio-temporelle, biomasse et production des populations zooplanctoniques du lac d'Aydat en période estivale. *Hydrobiologie*, 61 (3) : 237-256.
- LAUZANNE (L.), 1970. — La sélection des proies chez *Alestes baremoze* (Pisc. Characidae). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 4 (1) : 71-76.
- LAUZANNE (L.), 1976. — Régimes alimentaires et relations trophiques des poissons du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 10 (4) : 267-310.
- LEMOALLE (J.), 1979. — Biomasse et production phytoplanctoniques du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions de milieu. *Thèse d'État Univ. Paris VI*, 311 p.
- LEWIS (W. M.), 1979. — Zooplankton community analysis studies on a tropical system. *Spring Verlag. New York*, 163 p.
- PALOHEIMO (J. E.), 1974. — The calculation of instantaneous birth rate. *Limnol. Oceanogr.*, 19 (4) : 692-694.
- POURRIOT (R.), 1968. — Rotifères du lac Tchad. *Bull. Inst. Fond. Afr. noire, sér. A*, 30 (2) : 471-496.
- PEDERSON (G. L.), WELCH (E. B.), LITT (A. H.), 1976. — Plankton secondary productivity and biomass : their relation to lake trophic state. *Hydrobiologia* 50 (2) : 129-144.
- REY (J.), CAPBLANCO (J.), 1975. — Dynamique des populations et production du zooplancton du lac Port-Bielh (Pyrénées Centrales). *Annls Limnol.*, 11 (1) : 1-45.
- WATERS (T. H.), 1977. — Secondary production in inland waters. *Advances in Ecological Research*, 10 : 91-164.
- WEGLENSKA (T.), 1971. — The influence of various concentrations of natural food on the development fecundity and production of planctonic crustacean filtrators. *Ekol. Pol.*, 19 : 427-473.
- WINBERG (G. G.), 1971. — Methods for the estimation of production of aquatic animals. *Academic Press, London*, 175 p.
- WRIGHT (J. C.), 1965. — The population dynamics and production of *Daphnia* in Canyon Ferry reservoir, Montana. *Limnol. Oceanogr.*, 10 (4) : 583-590.