

***Les relations trophiques
dans la zone pélagique du lac Tanganyka
(secteur Burundi).
Essai d'évaluation***

Jacques MOREAU (1) et Boniface NYAKAGENI (2)

RÉSUMÉ

*Un modèle simple nommé ECOPATH décrit par POLOVINA en 1984 permet, à partir d'observations de terrain assez souvent disponibles, de représenter les relations entre différents niveaux trophiques et d'évaluer les biomasses et les productions écologiques à chacun de ces niveaux. Ce modèle est mis en œuvre pour décrire le fonctionnement d'un écosystème simple : la zone pélagique du lac Tanganyka (secteur Burundi). Il est démontré que le prédateur *Luciolates stappersii* consomme la plus grande partie de la production des Clupéidés zooplanctonophages. Des évaluations antérieures de biomasses et de productions exploitées ont pu être confirmées. La sensibilité du modèle ECOPATH aux variations de certains paramètres, notamment le rapport P/B a aussi pu être appréciée.*

MOTS-CLÉS : Lac Tanganyka — Modélisation — Chaîne trophique — Biomasse — Production.

ABSTRACT

TROPHIC RELATIONSHIPS IN THE PELAGIC AREA OF LAKE TANGANYKA (BURUNDI) : A TENTATIVE EVALUATION

*A simple model called ECOPATH allows to understand the relationships between different trophic levels and to estimate the mean annual biomass and ecological production, based on input data that are usually available. This model is used to describe the food-web of a rather simple ecosystem : the pelagic area in part of Lake Tanganyka (Burundi). Biomasses and ecological productions are computed. It is shown that most of the ecological production of zooplankton-eater clupeids is consumed by a predator, *Luciolates stappersii*. Previous estimates of biomasses appear to be relevant and the sensibility of ECOPATH model to variations of the values of needed parameters, mainly P/B is assessed.*

KEY WORDS : Lake Tanganyka — Models — Trophic network — Biomass — Production.

(1) Laboratoire d'Ichtyologie Appliquée, École Nationale Supérieure Agronomique, 145, avenue de Muret, 31076 Toulouse Cedex (France).

(2) Direction des Eaux et Forêts, B.P. 631, Dujumbura (Burundi).

INTRODUCTION

Plusieurs modèles ont été proposés qui permettent de simuler la dynamique d'un écosystème marin exploité et de quantifier les relations trophiques entre les différents peuplements et biocénoses (PARRISH, 1975; ANDERSEN et URSIN, 1977; LAEVASTU et LARKINS, 1981). Toutefois, ces modèles sont peu employés dans l'étude des stocks multispécifiques de poissons tropicaux car la plupart des données chiffrées requises ne sont pas disponibles faute d'études de terrain appropriées. Pour limiter cet inconvénient, il existe un modèle simplifié, appelé

par la suite ECOPATH (POLOVINA, 1984; POLOVINA et OW, 1983), déjà employé avec succès sur un écosystème corallien (POLOVINA, 1984) et un écosystème démersal proche des côtes de Malaisie (HENG et CHARK, 1986).

Ce modèle n'a pas encore été, au moins à notre connaissance, employé en eau douce et il est apparu utile d'appliquer ECOPATH à un écosystème simple pour lequel les données nécessaires sont effectivement accessibles. La zone pélagique du lac Tanganyika très étudiée, au moins dans le secteur burundais (fig. 1), semble répondre à ces conditions.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

ECOPATH est un modèle mathématique qui permet de partager l'écosystème en groupes d'espèces correspondant aux différents niveaux trophiques.

La mise en œuvre du modèle nécessite la connaissance des paramètres biologiques mentionnés ci-dessous et conduit à des estimations de la biomasse moyenne annuelle, de la production écologique et de la quantité de biomasse consommée par chaque groupe d'espèces dans les conditions d'équilibre. Il en résulte, pour chacun d'eux, une équation résumant son « budget de biomasse » et pouvant s'écrire :

$$\text{Production écologique} - \text{pertes par prédation} - \text{mortalité autre que la prédation} = 0 \quad (1)$$

Pour tous les groupes d'espèces étudiés au sein de l'écosystème, ECOPATH exprime chaque terme de l'équation (1) comme une fonction linéaire de la biomasse moyenne annuelle admise comme inconnue. Le système d'équations linéaires ainsi obtenu est ensuite résolu et les biomasses moyennes calculées.

Pour chaque groupe d'espèces (ou niveau trophique), les paramètres suivants doivent être connus :

- 1) La production exploitée annuelle pour les groupes subsistant effectivement une forte mortalité par pêche.

- 2) Le rapport P/B : Il s'agit du rapport : production écologique annuelle/Biomasse moyenne annuelle : ALLEN (1971) a démontré qu'en condition d'équilibre, P/B est équivalent à la mortalité totale définie en dynamique des populations de poissons (GULLAND, 1983; PAULY, 1984) lorsque la croissance obéit à une équation de von Bertalanffy.

- 3) La consommation annuelle de nourriture Q/B : ce paramètre désigne la quantité de nourriture consommée chaque année par unité de poids, par un individu d'âge moyen de chaque groupe. En fait, il s'agit du rapport entre la consommation annuelle de nourriture et la biomasse moyenne du groupe considéré.

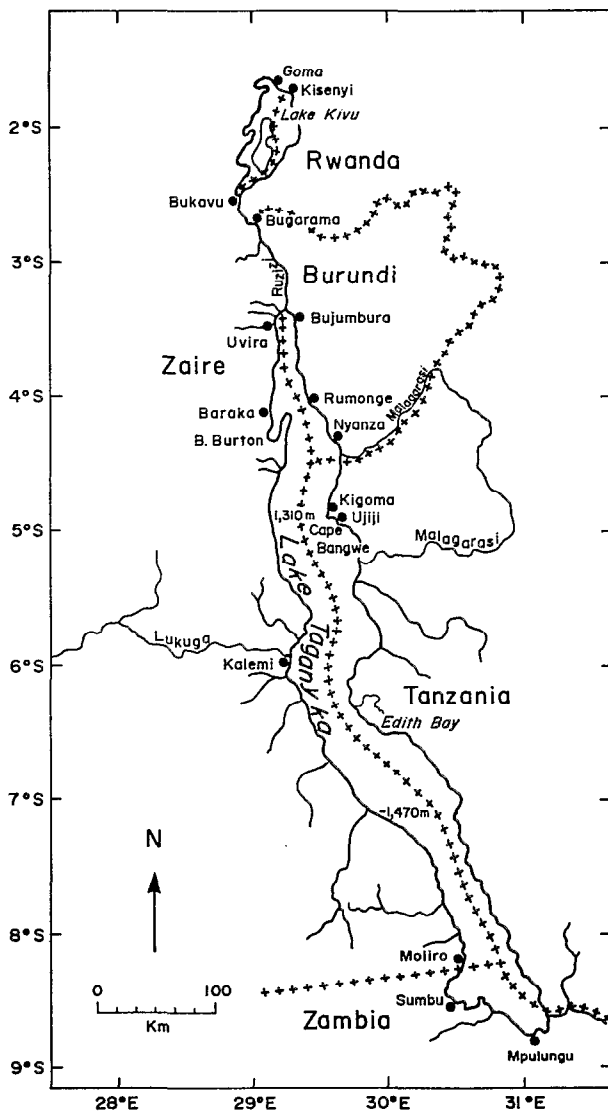


FIG. 1. — Carte du lac Tanganyika. *Lake Tanganyika*

4) Le rendement écotrophique EE (= Ecotrophic Efficiency) : il s'agit de la proportion de la production utilisée chaque année par la prédation et éventuellement la pêche et donc non exportée (RICKER, 1969); en général, elle est comprise entre 0,75 et 0,95. Lorsqu'il existe une importante activité de pêche, EE peut être admis proche de 0,90 (POLOVINA 1983).

5) La composition pondérale ou en volume du régime alimentaire : ceci désigne l'importance relative de tous les groupes dans le régime alimentaire de chacun. Ces informations sont fournies par les analyses de contenus stomacaux.

6) La surface totale de l'habitat étudié.

ECOPATH a été mis en œuvre à l'aide du programme en BASIC fourni par POLOVINA et OW (1983).

2. RÉSULTATS

Deux situations ont été étudiées : l'état du lac lors d'une exploitation intense du secteur burundais en 1974-1975 (COULTER; 1977, 1981) et la situation actuelle décrite par NYAKAGENI (1985).

Sur le tableau I figurent les renseignements chiffrés qui ont été entrés dans le programme ainsi que les origines des informations c'est-à-dire les références bibliographiques.

La nourriture consommée annuellement, rapportée à la biomasse moyenne du groupe considéré (Q/B)

a été évaluée chez les poissons par la méthode de PAULY (1986). Les éléments chiffrés servant aux calculs figurent en annexe. Pour le zooplancton, une valeur de Q/B = 75 a été choisie, comme suggéré par POLOVINA et OW (1983).

Par ailleurs, les régimes alimentaires des différents groupes sont les suivants :

Prédateurs :

5 % prédateurs (cannibalisme)	} chez les jeunes	} NYAKAGENI (1985)
90 % Clupéidés planctonophages		
4 % Zooplancton		
1 % Phytoplancton		

Clupéidés :

2 % Clupéidés (cannibalisme)	} CHAPMANN et VAN WELL (1978)
90 % Zooplancton	
8 % Phytoplancton	

Zooplancton :

10 % Zooplancton	} BURGIS (1983) HECKY et KLING (1981)
90 % Phytoplancton	

Les résultats obtenus à l'aide du programme ECOPATH sont portés sur les tableaux II et III.

ECOPATH amène à des évaluations de biomasses relativement proches pour les prédateurs et les Clupéidés zooplanctonophages. En revanche, ces derniers ont une production écologique extrêmement élevée mais, il faut remarquer qu'une fraction importante de cette production de Clupéidés est, en fait, consommée par les prédateurs eux-mêmes.

Cette communauté piscicole vit aux dépens d'un Zooplancton et d'un Phytoplancton très productifs même si leurs biomasses sont relativement faibles.

Les rapports évalués en poids frais entre la production de Zooplancton et la production primaire

TABLEAU I

Données quantitatives requises pour l'emploi du modèle ECOPATH (Zone burundaise du lac Tanganyka) pour la période de 1974-1975

Quantitative data needed for use of ECOPATH in Lake Tanganyka (1974-1975)

Niveau trophique	Production exploitée kg/ha (a)		P/B	Consommation annuelle par Kg de poids (Q/B) du prédateur	Rendement écotrophique EE (e)
	1974 1975	1983 1984			
Prédateurs	40 (a)	40 (a)	0,6 (b)	4,0	0,90
Zooplanctonophages	80 (a)	40 (a)	4,0 (b)	26,0	0,90
Zooplancton	-	-	26 (c)	75,0	0,75
Phytoplancton	-	-	450 (d)	0	0,75

(a) Sur la base de 120 kg/ha dont 1/3 de prédateurs pour 1974-1975 (COULTER 1977), et d'après NYAKAGENI pour 1983-1984.

(b) Suggéré par COULTER (1981) et vérifié par nos soins.

(c) Moyenne de deux valeurs possibles (23 et 29) proposées par BURGIS (1983).

(d) Moyenne établie à partir des données de HECKY et KLING (1981).

(e) Valeurs suggérées par RICKER (1969), POLOVINA (1983) et HENG et CHARK (1986). La valeur 0,90 a été admise pour les poissons en raison de la forte activité de pêche dans le secteur burundais du lac Tanganyka (cf. texte).

TABLEAU II

Biomasse moyenne annuelle et production écologique calculées par le modèle ECOPATH pour la période de 1974 à 1975
Mean annual biomass and ecological production in the pelagic area of lake Tanganyika (Burundi) as computed using ECOPATH

Niveau trophique	Résultats obtenus aux ECOPATH			Données préexistantes	
	Biomasse calculée (kg/ha)	Production écologique (kg/ha)	Production consommée par les prédateurs (kg/ha)	Biomasse observée en 1974 et 1975 (kg/ha)	Production écologique observée en 1974 et 1975 (kg/ha)
Prédateurs	118	71	23	100 (a)	60 (a)
Zooplanctonophages	163	654	508	150 à 250 (b)	560 (b)
Zooplancton	320	8 329	6 247	200 à 500 (c)	4 900 à 15 000 (c)
Phytoplancton	65	29 292	28 748	48,5 (d)	29 000 (c)
TOTAL	666	38 346	35 526	-	-

(a) COULTER (1981).

(b) COULTER (1981), CHAPMAN et VAN WELL (1978), MANN *et al.* (1977).

(c) BURGIS (1983), HECKY et KLING (1981).

(d) Calcul par la méthode de FERRO (1975) à partir de la turbidité moyenne calculée pour le lac à cette époque.

Valeur moyenne donnée, tous calculs faits, par HECKY et FEE (1981) : 59,0.

est de 28% et le rapport entre la production de prédateurs et celle de zooplancton est légèrement inférieure à 1%.

3. DISCUSSION

La biomasse de poissons présente en zone pélagique sur le lac Tanganyika a été plusieurs fois évaluée par écho-sondage.

BAZIGOS (1975) fait état de 2,8 millions de tonnes de poissons pour tout le lac (33.10³ km² au total), soit environ 850 kg/ha, chiffre considéré par la suite

comme élevé et correspondant sans doute à une situation exceptionnelle. Les autres évaluations font état de biomasses plus faibles, mais tout de même comprises entre 250 et 350 kg/ha (HERMANN, 1978 ; COULTER, 1981). Dans les deux cas de figures étudiés ici, l'ordre de grandeur des biomasses de poisson est conforme à ces dernières évaluations. Il en est de même des évaluations de biomasses de plancton par rapport à celles obtenues, au moins en 1974-75, par BURGIS (1983) et HECKY et KLING (1981).

TABLEAU III

Biomasse moyenne annuelle et production écologique calculée par le modèle ECOPATH pour la période 1983-1984
Mean annual biomass and ecological production in the pelagic area of lake Tanganyika (Burundi) as computed using ECOPATH (fisheries in 1983-1984)

Niveau trophique	Biomasse kg/ha	Production écologique kg/ha	Production consommée par le prédateur
Prédateurs	118	71	23
Zooplanctonophages	150	600	502
Zooplancton	295	7 671	5 750
Phytoplancton	60	26 977	20 232
TOTAL	623	35 321	26 507

TABLEAU IV

Variations des paramètres pour les poissons
Changes in the seeded parameters for fishes

Groupes	P/B	Q/B	E.E.
Prédateurs	0.5 - 0.7	3.5 - 4.5	0.85 - 0.95
Zooplanctonophages	3.5 - 4.5	22 - 30	0.85 - 0.95

La principale difficulté à considérer dans la mise en œuvre d'ECOPATH est sa sensibilité aux changements possibles des valeurs données pour chaque paramètre.

Sur un écosystème marin assez complexe, POLOVINA (1984) a réalisé une analyse de sensibilité du modèle qui a montré que les évaluations de biomasse et de production écologique pour les différents groupes étaient surtout sensibles aux variations du rapport P/B. Toutefois, même en pareil cas, la

TABLEAU V

Résultats apparaissant au tableau II lorsqu'un des paramètres du tableau I est modifié
Results obtained on Table II when modifying one parameter in table I

Niveau trophique	P/B = 0,5 chez les prédateurs			P/B = 0,7 chez les prédateurs			P/B = 3,5 chez les planctonophages			P/B = 4,5 chez les planctonophages		
	B (a)	P (b)	PC (c)	B	P	PC	B	P	PC	B	P	PC
Prédateurs.....	160	80	32	93	65	19	118	71	23	118	71	23
Zooplanctonophages.....	213	852	687	135	539	405	191	670	523	143	642	498
Zooplancton.....	417	10 854	8 140	264	6 862	5 146	375	9 748	7 311	280	7 273	5 455
Phytoplancton.....	85	38 178	28 628	54	24 130	18 097	76	34 279	25 709	57	25 577	19 183
TOTAL.....	875	49 964	37 487	546	31 596	23 667	760	44 768	33 566	598	33 563	25 159

(a) : B = biomasse évaluée en kg/ha

(b) = Production écologique en kg/ha

(c) = Production sous forme de nourriture en kg/ha

Niveau trophique	Q/B = 3,5 chez les prédateurs			Q/B = 4,5 chez les prédateurs			Q/B = 22 chez les planctonophages			Q/B = 30 chez les planctonophages		
	B	P	PC	B	P	PC	B	P	PC	B	P	PC
Prédateurs.....	110	66	19	127	76	29	118	71	23	118	71	23
Zooplanctonophages.....	138	552	417	193	772	614	159	637	494	168	671	524
Zooplancton.....	270	7 033	5 274	378	9 832	7 374	264	6 877	5 158	379	9 860	7 395
Phytoplancton.....	55	24 731	18 548	77	34 577	25 933	54	24 184	18 138	77	34 673	26 005
TOTAL.....	573	32 955	24 258	775	45 257	33 950	595	31 769	23 813	742	45 275	33 947

Niveau trophique	EE = 0,85 chez les prédateurs			EE = 0,95 chez les prédateurs			EE = 0,85 chez les planctonophages			EE = 0,95 chez les planctonophages		
	B	P	PC	B	P	PC	B	P	PC	B	P	PC
Prédateurs.....	129	77	26	108	65	22	118	71	23	118	71	23
Zooplanctonophages.....	177	707	556	152	609	458	175	699	514	154	614	503
Zooplancton.....	346	9 008	6 756	298	7 761	5 820	342	8 905	6 679	301	7 824	5 868
Phytoplancton.....	70	31 679	23 759	61	27 293	20 470	70	31 316	23 487	61	27 515	20 637
TOTAL.....	722	41 471	31 097	619	35 728	26 770	705	40 991	30 703	634	36 024	27 031

biomasse et la production écologique totale varient peu (moins de 8% pour des variations de P/B de 25% par rapport aux valeurs choisies au départ).

L'écosystème étudié ici est assez simple et, pour certains paramètres, des écarts vraisemblables par rapport à la valeur proposée peuvent être envisagés. Ils rendent compte des imprécisions usuelles des mesures dans ce type d'études.

Dans le tableau IV sont consignées des valeurs limites pour P/B, Q/B et EE entre lesquelles se situent très vraisemblablement la valeur «exacte» du paramètre considéré, même si elle est différente de celle adoptée plus haut.

En partant des données du tableau I nous avons noté les changements survenant dans le tableau II en modifiant à chaque fois la valeur d'un seul paramètre pour un seul groupe de poissons.

Le rapport P/B a été modifié de 16% chez les prédateurs et 12% chez les planctonophages et les variations dans les estimations de la biomasse et de la production écologique peuvent être de près de 25% surtout lorsqu'on diminue P/B.

La valeur de Q/B a été également modifiée d'environ 15% et les biomasses et les productions écologiques des divers groupes ont varié de 10 à 15%.

Le rendement écotrophique (EE) a été modifié de 5% seulement et les biomasses et productions écologiques de chaque niveau ont varié de 5 à 10%. Par ailleurs la correspondance assez bonne entre nos évaluations des biomasses et productions écologiques avec celles des autres auteurs révèle, entre autres choses, qu'un rendement écotrophique EE de 0,90 chez les poissons et de 0,75 chez le plancton est vraisemblable. Cela traduit selon RICKER (1969) et POLOVINA (1984) une très forte mortalité par prédation.

D'une façon générale, les estimations de biomasses et productions écologiques *totales* de l'ensemble de l'écosystème pélagique du lac Tanganyka sont beaucoup moins sensibles aux variations de chaque paramètre que les évaluations pour *chacun* des niveaux trophiques.

Les évaluations concernant les prédateurs restent

inchangées lorsque seuls les paramètres concernant les zooplanctonophages sont modifiés; d'une façon générale, les évaluations concernant le sommet de la chaîne alimentaire ne changent pas lorsque, seules les données des niveaux inférieurs sont modifiées.

POLOVINA (1984) avait déjà attiré l'attention sur l'importance d'une évaluation correcte de P/B et sur la sensibilité d'ECOPATH aux variations de P/B; ce qui justifie les recherches dans cette direction (LÉVÊQUE, DURAND et ECOUTIN 1977).

Toutefois, dans l'étude de la biocénose pélagique du lac Tanganyka, ECOPATH s'est révélé beaucoup plus sensible à tout changement que lors de son emploi par POLOVINA (1984). La raison principale en est sans doute la simplicité de la biocénose du lac Tanganyka envisagée ici en comparaison de l'écosystème marin étudié par POLOVINA (1984).

Cela ne signifie pas qu'ECOPATH se trouve en défaut au lac Tanganyka mais que pour une biocénose simple, il doit être employé avec la plus grande prudence et après évaluation précise des paramètres demandés.

CONCLUSION

La mise en œuvre du programme ECOPATH sur un écosystème simple comme la zone pélagique du lac Tanganyka a permis d'avoir un ordre de grandeur de la production primaire nécessaire pour supporter la biomasse de poissons telle qu'elle a été évaluée par plusieurs auteurs vers 1975. Parmi ces derniers, HERMAN (1978) semble avoir donné l'évaluation la plus proche de la réalité au moment où son étude a été faite.

De fortes variations de biomasses de poissons et de leurs ressources alimentaires ne sont pas à écarter, c'est pourquoi ECOPATH a dû être mis en œuvre séparément avec des données de périodes déterminées : 1974 et 1975 puis 1983 et 1984.

Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 10 novembre 1988

ANNEXE

Données quantitatives requises pour le calcul de Q/B chez les poissons par la méthode de PAULY (1986).

La méthode proposée par PAULY (1986) repose essentiellement sur l'estimation, en pisciculture ou sur le terrain, du coefficient de transformation (quantité de nourriture ingérée/gain de poids). Les autres données requises sont :

L^∞ , K, t_0 paramètres de l'équation de Von Bertalanffy,

a et b paramètres de la relation poids longueur $W = aL^b$ pour le calcul de W^∞ .

L'âge minimum t_m auquel le poisson a le régime alimentaire de l'adulte.

L'âge maximum t_{max} observé dans la population.

Le coefficient de mortalité totale Z.

Un programme en BASIC établi par PAULY (1986) et disponible auprès du premier auteur a permis le calcul de Q/B (tabl. I) avec les données suivantes :

	L^∞ cm	K (1/an)	t_0 (an)	W^∞ (gr)	t_m (an)	t_{max} (an)	Z	Qn
<i>Luciolates</i> sp (a)	51,0	0,250	0	1 168	0,5	7	0,6	4,5(+)
<i>Limnothrissa miodon</i> (b)	17,5	1,218	-0,137	22,8	0,25	2,5	3	11(+ +)
<i>Stolo thrissa tang</i> (c)	9,0	4,200	0	8,7	0,25	1	4,5	11(+ +)

(a) D'après ELLIS (1978).

(b) D'après HERMAN (1979), MARSHALL (1984).

(c) D'après CHAPMAN et VAN WELL (1978).

(+) Moyenne de diverses valeurs comprises entre 4 et 5 proposées par LAUZANNE (1977) pour *Lates niloticus*, et les poissons carnassiers, d'une façon plus générale.

(+ +) Moyenne des valeurs comprises entre 10 et 12 proposées pour des poissons consommateurs de zooplancton et d'intervertébrés, en général : *Alestes baremoze* (Lauzanne, 1969), *Perca fluviatilis* (Thorpe, 1977).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLEN (K. R.), 1971. — Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 28 : 1573-1581.
- ANDERSEN (K. P.) et URSIN (E. A.), 1977. — A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing with accounts of phosphorus circulation and primary production. *Medd. Dan. Fish Havunders*, N.S. 7 : 319-435.
- BAZIGOS (G. P.), 1975. — The statistical efficiency of echo surveys with special reference to lake Tanganyka. FAO Fish Techn. Pap. (139), 52 p.
- BURGIS (M.), 1983. — An estimate of zooplankton biomass for lake Tanganyka. *Int. Verh. Ang. Limnol.* 22 : 1199-1203.
- CHAPMAN (D. W.) et VAN WELL (P.), 1978. — Growth and mortality of *Stolothorissa tanganykae*. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 107 : 26-42.
- CHAPMAN (D. W.) et VAN WELL (P.), 1978. — Observations on the biology of *Luciolates stappersii* in lake Tanganyka (Tanzania). *Trans. Amer. Fish. Soc.* 107 : 567-573.
- COULTER (G. W.), 1977. — Approaches to estimating potential fish yield in lake Tanganyka. Doc. FAO/FI/DP/BDI/73, 20 p.
- COULTER (G. W.), 1981. — Biomass, production and potential yield of the lake Tanganyka Pelagic Fish Community. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 110 : 325-355.

- ELLIS (C. M. A.), 1978. — Biology of *Lucioides stappersii* in Lake Tanganyka (Burundi). *Trans. Amer. Fish. Soc.* 107 : 557-565.
- FERRO (W.), 1975. — Observations limnologiques dans le nord du lac Tanganyka. Rapport pour le projet FAO/BDI/73/020 Mimeo : 29 p.
- GULLAND (J.), 1983. — Fish stock assessment. A manual of basic methods. Wiley and Sons New York, 320 p.
- HECKY (R. E.) et KLING (H. J.), 1981. — The phytoplankton and protozooplankton in the eutrophic zone of the Lake Tanganyka. *Limnol. Oceanog.* 26 : 548-564.
- HECKY (R. E.) et FEE (E. J.), 1981. — Primary production and rates of algal growth in Lake Tanganyka. *Limnol. Oceanog.* 26 : 532-547.
- HECKY (R. E.) FEE (E. J.), KLING (H. J.) et RUDD (J. W.), 1981. — Relationship between primary production and fish production in Lake Tanganyka. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 110 : 336-345.
- HENG (C. E.) et CHARK (L. H.), 1986. — A study of Tropical Demersal Species (Malaysia). Rep. for IDRC/Canada 63 p.
- HERMAN (C.), 1978. — La pêche dans le lac Tanganyka. Situation actuelle et perspective de développement. FAO/CIFA/ *Tech. Pap.* (5) : 16-41.
- LAEVASTU (T.) et LARKINS (H. A.), 1981. — Marine Fisheries Ecosystems. Its quantitative evaluation and management. Fishing News Books. Farnham. U.K.
- LAUZANNE (L.), 1969. — Étude quantitative de l'Alimentation de *Alestes baremoze*. *Cah. ORSTOM., sér. Hydrobiol.*, vol. III, n° 2 : 15-27.
- LAUZANNE (L.), 1977. — Aspects qualitatifs et quantitatifs de l'Alimentation des poissons du lac Tchad. Thèse Doct. d'État Univ. Paris VI, 284 p.
- LÉVÊQUE (C.), DURAND (J.-R.) et ECOUTIN (J.-M.), 1977. — Relation entre le rapport P/B et la longévité des organismes. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.* 11 (1) : 7-31.
- MARSHALL (B. E.), 1984. — Small pelagic fishes and fisheries in African inland waters. FAO/CIFA *Tech. Pap.* (14) : 25 p.
- NYAKAGENI (B.), 1985. — Biologie du Mukeke (*Lucioides stappersii*) au lac Tanganyka. Thèse Doct. 3^e cycle U.P.S. Toulouse, 108 p.
- PARRISH (J. D.), 1975. — Marine trophic interactions by dynamics simulations of fish species. *Fish Bull U.S.* 73 : 695-716.
- PAULY (D.), 1984. — Fish population dynamics in tropical waters : a manual for use with programmable calculators. ICLARM studies and reviews. 8, 325 p. ICLARM, Manille, Philippines.
- PAULY (D.), 1986. — A simple method for estimating the food consumption of fish populations from growth data and food conversion experiments. *Fish. Bull. U.S.* 84 (4) : 827-840.
- PAYNE (A. I.), 1986. — Ecology of Tropical Lakes and Rivers. Ed. Wiley and Sons London : 458 p.
- POLOVINA (J. J.), 1984. — Model of a Coral Reef Ecosystem. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reef* 3 : 1-11.
- POLOVINA (J. J.) et OW (M. D.), 1983. — ECOPATH. A user's manual program listing. Southwest Fisheries Center National Marine Fisheries Service Honolulu. Rep. H. : 83-23, 46 p.
- RICKER (W. R.), 1969. — Food from the sea, p. 87-108. In «Resources and Man». Rep. of Committee on Resources and man to U.S. Nation. Acad. Sci. W. H. Freeman *et al.* San Francisco, 259 p.
- THORPE (J. E.), 1977. — Daily ration of Adult Perch. *Perca fluviatilis* during summer in Loch Leven. Scotland. *J. Fish Biol.*, 11 (1) : 55-68.