

Croissance et survie de Corbula trigona (mollusque, Pélécypode) dans une lagune du Sud-Bénin, le lac Ahémé

Jean-Luc MASLIN (1)

Résumé

L'étude de la croissance linéaire et pondérale de C. trigona est exposée dans ce travail.

Une description du lac Ahémé, situé en zone subéquatoriale, montre les effets du régime hydrologique, caractérisé par l'alternance de deux saisons sèches avec deux saisons humides, sur la salinité et l'oxygénation de ce milieu lagunaire.

Les données sur la croissance, obtenues à partir d'élevages réalisés en cage, ont été ajustées au modèle de Von Bertalanffy, à partir duquel on exprime:

- la croissance linéaire moyenne de C. trigona :

 $L_t = 11,13 (1 - e^{-0,3769 t})$

- la croissance pondérale moyenne de C. trigona :

$$P_{\text{sec}} = \frac{16,43}{\left(1 - e^{-0,3967 \text{ t}}\right) - 2,8577}$$

La croissance comparée des populations naturelles est également abordée en calculant les paramètres $l\infty$ et K de l'équation de Von Bertalanffy en saison sèche et pluvieuse, du nord au sud du lac. Il apparaît alors une différence entre le nord et le sud: la croissance est la même tout au long de l'année dans le nord; les données déduites de la succession des cohortes y correspondent bien à celles relevées en élevage. L'influence inhibitrice de la saison sèche se fait sentir uniquement dans le sud, en liaison avec les variations des facteurs de l'environnement.

Mots-clés : Croissance — Lamellibranches benthiques — Lagune — Bénin — Afrique de l'Ouest — Corbula.

SUMMARY

The growth and life span of *Corbula trigona* (Mollusca Pelecypoda) in lake Aheme, a coastal lagoon in South Benin

This paper describes the growth in width and in weight of Corbula trigona.

The study of the sub-equatorial Lake Ahémé points out the effects of hydrological conditions (two dry seasons alternating with two rainy seasons) on the salt and oxygen content of the water.

Records of growth in cages were adjusted to the Von Bertalanffy model. The equations were as follows:

- Average linear growth of C. trigona:

$$L_t = 11,13 \left(1 - e^{-0,3769 t}\right)$$

— Average growth in weight of C. trigona:

$$W_{dry} = \frac{16,43}{\left(1 - e^{-0.3967 \text{ t}}\right) - 2,8577}$$

⁽¹⁾ Assistant Coopérant à Université de Tuléar, Madagascar. U.A. C.N.R.S. 367, Université Claude Bernard Lyon I, 43, Boulevard du 11 novembre, F-69622 Villeurbanne Cedex.

The growth of free-living populations was also calculated by the Von Bertalanffy equations and the terms $l \infty$ and K compared for different seasons and various parts of the lake. A difference between the northern and southern parts thus appeared: growth was uniform throughout the year in the north, where the rate measured in cages corroborated the data computed from the natural cohorts. The inhibitory impact of the dry season, via the environmental factors, was evident in the south.

KEY WORDS : Lagoons - West Africa - Molluscs - Growth - Corbula.

1. INTRODUCTION

Pourtant typique des milieux ouest-africains à salinité variable, la malacofaune des lagunes du Sud-Bénin a été peu étudiée jusqu'à présent et toujours de façon qualitative (Nozeran-Pasquier, 1975; PABADIS, 1976; TEXIER et al., 1980).

Si l'on met à part la macrofaune exploitée (crabes et crevettes), les peuplements benthiques du lac Ahémé sont très largement dominés, en effectifs et en biomasse, par des mollusques Lamellibranches. Six espèces y vivent actuellement (Corbula trigona, Tellina ampullacea, Congeria africana, Tagelus angulatus, Crassostrea gasar, Mactra sp.) et deux ont disparu récemment (Anadara senilis et Tellina nymphalis) à la suite d'une surexploitation. Parmi les premières, Corbula lrigona est un petit organisme de moins de 2 cm de long qui est présent sur l'ensemble du lac et se rencontre sur tous les types de fonds, avec cependant des densités plus importantes sur les faciès sableux à faible taux de carbone organique (MASLIN, 1985).

Possédant une large euryhalinité et se rencontrant du Sénégal au Zaïre (NICKLES, 1950), ce pélécypode est l'un des représentants les plus caractéristiques du benthos des estuaires et des lagunes de l'Afrique de l'Ouest. A lui seul, il peut représenter de 70 à 90 % de la biomasse benthique globale dans le lac Ahémé. A titre de comparaison, GOMEZ (1978) a estimé à 99 % la part de la biomasse benthique attribuée à *Corbula* dans un secteur de la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire); mais les densités maximales enregistrées dans le lac Ahémé sont de l'ordre de 5.000 à 7.000 individus par mètre carré et n'atteignent jamais les valeurs extrêmes (16.000 ind./m²) rencontrées par cet auteur.

Ces chiffres prouvent la grande importance de ce mollusque au niveau des cycles de la matière et de la productivité biologique dans le milieu lagunaire et justifient l'étude particulière de sa biologie et de sa croissance, entreprise dans le lac Ahémé.

2. DESCRIPTION DU MILIEU

2.1. Situation géographique

Orienté perpendiculairement à la côte atlantique et couvrant une superficie d'environ 85 km², le lac Ahémé appartient au complexe lagunaire côtier du Sud-Bénin, dont il est la composante majeure du réseau occidental. Jouant un rôle socio-économique important sur le plan régional (PLIVA, 1980), cette lagune saumâtre est alimentée en eau douce par le Kouffo au nord, par les remontées du Mono en période de crue au sud et par les pluies. La communication avec l'océan Atlantique se fait par l'intermédiaire de la passe des « Bouches du Roi » et de l'Aho (fig. 1). Une description topographique plus précise en est faite par GUILCHER (1969) et PARADIS (1981).

2.2. Caractéristiques hydroclimatiques

Le lac Ahémé est situé en zone de climat subéquatorial caractérisé par l'alternance annuelle de deux saisons sèches et de deux saisons de pluies (900 mm/ an); son régime hydrologique et ses conditions physico-chimiques varient en fonction des apports antagonistes continentaux et marins.

Les variations annuelles de hauteur d'eau (1 m d'amplitude) influent sur la salinité, dont les valeurs sont maximales de décembre à mars (saison sèche : jusqu'à 30 % au sud) et minimales d'avril à novembre (saison des pluies : jusqu'à 0 %). La salinité présente un gradient permanent, croissant du nord au sud.

Aux fortes variations spatio-temporelles de la salinité, s'ajoutent des fluctuations parfois importantes du pH (6,85 à 8,35), de l'oxygène dissous et de la transparence, alors que les températures restent toujours élevées et stables (27 à 31 °C).

Les interactions de tous ces facteurs (MASLIN et BOUVET, à paraître) influencent nettement la biologie des espèces et semblent déclencher, dans la partie méridionale, des crises dystrophiques périodiques en fin de saison sèche, de durée et d'intensité variables suivant les années.

2.3. Les stations d'étude

2.3.1. CHOIX DES STATIONS

Les stations d'observation en milieu naturel ont été choisies en fonction des critères suivants :

— les prélèvements devaient être répartis du nord au sud, afin d'essayer de mettre en évidence une



- Station d'élevage in situ
- Stations d'étude des populations naturelles
- Localité

FIG. 1. - Position géographique du Bénin en Afrique (A). Complexe lagunaire occidental du Sud-Bénin (B) Location of L. Ahémé

action éventuelle du gradient de salinité sur la biologie des organismes.

— les stations devaient être situées assez loin d'une zone de fort peuplement humain et d'accès relativement difficile sans embarcation afin de ne pas subir de perturbations anthropiques incontròlées.

La station d'élevages expérimentaux en milieu naturel a été installée à Bopa en raison de la collaboration des autorités municipales qui a permis la préservation des enceintes d'élevage.

2.3.2. Description des stations d'étude (fig. 1)

Les stations I et IV sont situées dans les zones boisées, la première dans la ceinture de la mangrove résiduelle de la rive nord, la seconde à proximité d'une rive plantée de palmiers. Les stations III et VI sont au large de vastes plaines d'inondation à *Paspalum vaginatum*, tandis que les stations II et V sont dominées par les falaises de terre de barre. Les élevages expérimentaux de Bopa sont établis dans une baie au rivage dénudé, sur fond de sable vaseux. L'ensemble des stations correspond à des sédiments sableux à sablo-vaseux.

2.3.3. Évolution des paramètres physico-chimiques

Seuls seront donnés les résultats concernant les stations extrêmes, I, V et VI, les autres stations se comportant, de manière générale, comme des intermédiaires. Toutes les mesures sont effectuées en début d'après-midi.

2.3.3.1. Salinilé

Le cycle annuel est assez régulier, avec une augmentation des amplitudes dans le sud. La grande saison des pluies, les crues des fleuves et la petite saison des pluies se traduisent par une dessalure généralisée, suivie d'une remontée de la salinité durant la grande saison sèche (fig. 2 A). Le lac se dessale moins vite au nord qu'au sud. La faible profondeur du lac et l'agitation constante de ses eaux entraînent une homogénéité de la salinité sur toute la hauteur d'eau, contrairement à ce qui a pu être observé dans d'autres lagunes ouest-africaines plus profondes (VARLET, 1978).

2.3.3.2. pH

Légèrement alcalin, il présente de faibles différences entre la surface et le fond. On observe des variations annuelles en relation avec l'hydroclimat lagunaire (fig. 2 B). Les remontées du Mono par l'Aho lors de sa grande crue de 1982 (année exceptionnellement pluvieuse), ainsi que la dystrophisation du sud du lac durant la saison sèche, peuvent expliquer la forte chute du pH enregistrée à Gonké entre mars et mai.

2.3.3.3. Oxygène dissous (fig. 2 C)

On observe une stratification d'étiage surtout sensible au sud et allant de pair avec des valeurs très élevées en surface; ceci correspond à des phénomènes de fleurs d'eau dont l'effet saisonnier s'atténue en remontant vers le nord. En dehors de ce cas particulier, les eaux du lac sont bien oxygénées.

2.3.3.4. Transparence

Elle présente des variations importantes, qui s'accentuent du sud au nord et semblent corrélées avec les pluies, les crues, les intrusions salines et la densité du phytoplancton (fig. 3).

Il apparaît que le cycle annuel des facteurs mésologiques des eaux du lac Ahémé, typique des lagunes de cette région (DUFOUR, 1982; DUFOUR et SLE-POUKHA, 1975; DURAND et SKUBICH, 1979), est essentiellement modulé par les variations de la pluviosité régionale.

Il convient de noter cependant que le sud du lac Ahémé est l'objet de crises dystrophiques régulières en saison sèche, caractérisées, en plus de valeurs élevées de la salinité et de la température, par l'apparition de fleurs d'eau spectaculaires, liées à une brutale augmentation de la biomasse phytoplanctonique, par des sursaturations importantes en oxygène dissous en surface, par de fortes baisses des valeurs au fond (proches de l'anoxie durant la nuit) et par des cas de mortalités massives et totales au niveau de certaines composantes aérobies du benthos (MASLIN, 1983).

3. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les résultats concernant la croissance de *Corbula trigona* dans le lac Ahémé ont été obtenus à l'aide d'élevages *in situ*, suivant la méthode décrite et utilisée par Lévèque (1971), permettant de conserver des conditions très proches de celles du milieu naturel. L'étude de la dynamique des populations naturelles dans les six stations a permis de suivre l'évolution de leurs tailles moyennes au cours du temps, de comparer les croissances dans différents secteurs du lac et de vérifier la validité des résultats expérimentaux.

3.1. Échantillonnage

Des prélèvements quantitatifs ont été effectués dans chaque station à l'aide d'un ramasseur de





Seasonal variations of salinity (Sal), pH and oxygen at a southern station (Gonké) and a northern station (Nord)

Friedinger de 342 cm^2 de surface de prise, toutes les 6 semaines en moyenne. Dix coups de benne sont donnés à chaque passage, correspondant à une surface totale échantillonnée de 0,34 m². Le sédiment récolté est tamisé sur un tamis de 0,315 mm de vide de maille. Le benthos trié est conservé en glacière jusqu'à isolement des Mollusques et ensuite fixé au formol à 10 %.

3.2. Répartition en classes de taille

Chaque prélèvement de Corbules est trié pour une répartition des individus en classes de taille demimillimétriques, basées sur la largeur de la plus grande valve; ce paramètre permet d'éviter les trop grandes erreurs dues aux déformations en longueur chez les individus âgés.



FIG. 3. — Évolution, au cours du temps, de la transparence (en cm) dans les deux stations d'étude les plus extrêmes Secchi disc transparency, southern and northern stations

3.3. Pesées

Dans les calculs sur la production, il est nécessaire d'utiliser la croissance pondérale des individus. La connaissance de la seule croissance en taille nous a obligé à rechercher la relation entre le poids et la taille, permettant de passer de la croissance linéaire à la croissance pondérale. Les manipulations ont été effectuées sur 202 individus récoltés dans le nord du lac et couvrant un éventail de tailles le plus large possible. Les parties molles et les coquilles ont été traitées à part.

Nous avons choisi d'utiliser le poids sec, qui est celui qui demeure après élimination de l'eau interne et dont l'intérêt est d'atténuer, dans les mesures de production et de biomasse, l'importance de la partie molle d'organismes tels que *Corbula trigona* (petite taille, très mou et riche et eau). L'évaluation du poids sec a été faite suivant la méthode préconisée par PAINE (1971), pour les parties molles et les coquilles, après passage à l'étude à 110 °C durant 24 h.

3.4. Techniques d'élevage

Le problème consistant à déterminer rapidement le taux de croissance pour différentes tailles et dans une période d'étude limitée dans le temps, on suit la croissance de différents lots d'individus de tailles proches au moment de leur mise en élevage (Lévêque, 1971). Pour les stades juvéniles, ces lots peuvent être assimilés à des cohortes. Les groupes de Corbules ont été ainsi élevés dans des caisses métalliques grillagées ($50 \times 25 \times 25$ cm), à demi remplies de sédiment préalablement tamisé et fixées sur le fond, à l'intérieur d'une vaste cage réceptrice fermée. Le tout a été immergé au large de Bopa (fig. 1), à 1,20 m de profondeur. Le fait d'avoir associé les populations et les autorités locales à la réussite de ces expériences a permis de retrouver les caisses intactes jusqu'au bout.

Les lots d'individus étaient marqués avec des vernis à ongles du commerce de couleurs différentes. Chacun des trois lots comptait 90 individus initiaux. A chaque passage, ceux-ci étaient retriés après tamisage, séchés extérieurement, marqués à nouveau puis mesurés, pour une trentaine d'entre eux, sur le terrain. Les individus morts étaient comptés puis éliminés. Le reste était ensuite à nouveau remis en élevage. Au cours de l'expérience, qui s'est déroulée du 16.1.82 au 24.10.82, les densités dans les cages ont été en moyenne de 40 à 50 individus, ce qui reproduit les conditions de répartition de l'espèce en milieu naturel, dans cette région. En octobre 82, nous avons retrouvé nos caisses remplies par les apports sédimentaires dus à l'agitation du fond et aux matières en suspension. Certaines s'étaient désagrégées. Nous avons cependant pris en considération les résultats concernant les individus restant pour l'établissement des calculs à venir.

3.5. Cas des populations naturelles

3.5.1. Séparation des cohortes

La brièveté du cycle vital des Bivalves du lac Ahémé et la relative constance des températures ambiantes n'ont pas permis de mettre en évidence des structures différenciatrices significatives (stries d'accroissement par exemple) sur les coquilles examinées. Or la détermination des classes d'àges, par l'analyse des histogrammes de fréquence des tailles, s'avère très difficile en raison du chevauchement des modes lorsque l'âge augmente (BACHELET, 1980).

Pour identifier les différentes cohortes des histogrammes de fréquence, lorsque celles-ci se chevauchaient, nous avons appliqué la méthode de BHATTA-CHARYA (1967). Cette dernière, basée sur les différences logarithmiques des effectifs de chaque classe de taille considérée, a été appliquée avec succès aux Poissons par LAURENT et MOREAU (1973) et à certains Invertébrés (Do-CHI et LASSERRE, 1974; BAYNE et WORRAL, 1980).

Les principes de cette méthode, sa validité et ses limites d'application sont précisés par Laurent et Moreau (1973) et Maslin (1983).

La possibilité de suivre l'évolution temporelle des tailles moyennes des différentes cohortes artificielles ainsi discriminées nous permettra de vérifier la correspondance entre la croissance déduite de cette méthode et celle mesurée expérimentalement dans les élevages.

3.5.2. CARACTÉRISTIQUES DES POPULATIONS NATU-RELLES

Le suivi des six stations d'étude a permis de mettre en évidence une relation entre la dynamique des populations naturelles de Corbula trigona et les conditions de milieu (MASLIN et BOUVET, à paraître). Les cohortes se succèdent tout au long de l'année dans le nord et les peuplements semblent y être en équilibre, alors qu'ils présentent une instabilité de plus en plus marquée vers le sud. Dans la station la plus méridionale (Gonké), les crises dystrophiques semblent avoir une incidence très forte sur le maintien de cette espèce qui peut être éliminée plusieurs mois de l'année de cette zone, mais qui possède un fort potentiel de recolonisation du milieu. On assiste ainsi au passage progressif d'un mode de reproduction saisonnier, centré sur les pluies dans le sud, à un mode de reproduction plutôt continu dans le nord, avec cependant toujours un maximum de recrute ment durant les pluies.

Pour tenter de prouver une influence éventuelle de la saison et du secteur géographique sur le taux d'accroissement mensuel moyen, nous distinguerons les résultats obtenus durant la saison sèche et ceux obtenus durant la saison des pluies en considérant les périodes couvrant respectivement les intervalles mi-décembre - avril et mai - mi-décembre.

3.6. Traitement des données

Les données tirées des élevages expérimentaux et de l'évolution des tailles moyennes des individus des populations naturelles ont été ajustées au modèle de croissance de Von Bertalanffy (Von BERTA-LANFFY, 1983) :

$$l_{t} = l_{\infty} \left(1 - e^{-K} \left(t - t_{0} \right) \right)$$

où l₁ est la largeur d'un individu au temps t, l ∞ la largeur maximum théorique pouvant être atteinte, K une constante de la croissance et t₀ le temps théorique correspondant à une taille nulle.

Les observations sont faites sur des individus dont on connaît la taille mais pas l'âge (séries atéliques au sens de Lévêque, 1971) et pour lesquels on trace la courbe des accroissements :

$$l_{t} + 1 - l_{t} = (l \infty - l_{t}) (1 - e^{-Kt})$$

Au niveau de la croissance expérimentale, les paramètres K et l ∞ ont été déterminés en utilisant la droite de Ford-Walford (FORD, 1933; WALFORD, 1946).

En ce qui concerne les analyses faites au niveau des évolutions des différents modes des histogrammes de fréquences au cours du temps, nous sommes passés par le taux d'accroissement mensuel moyen l/mois. Les prélèvements n'étant pas toujours réguliers, l'emploi de ce taux permet de rapporter au mois les variations des tailles enregistrées entre deux échantillonnages successifs. La détermination des paramètres de l'équation de Von Bertalanffy a ainsi pu se calculer par la méthode de GULLAND (1971).

Les limites de ce modèle de croissance ont été longuement analysés (BAYLEY, 1977; RICKER, 1968; GALLUCCI et QUIN, 1979 et 1980; MISRA, 1980). L'équation de Von Bertalanffy a déjà servi à décrire la croissance en taille de certains bivalves (Lévêque, 1971; EVANS et TALIMARK, 1977; BROUSSEAU, 1979; HAUKIOJA et HAKALA, 1979; MACKIE, 1979; SHAFFEE, 1980; BACHELET, 1981; DENIS, 1981; BROOM, 1982, etc.).

4. RÉSULTATS

4.1. Morphométrie

Nécessaires pour les calculs de biomasse, des relations ont été établies d'abord pour vérifier que, dans un secteur, la largeur varie proportionnellement à la longueur, puis pour estimer le poids sec des parties molles (Psec) et le poids sec de coquilles (Pcoq) en fonction de la largeur mesurée. L'échelle des largeurs mesurées a été prise aussi étendue que possible (de 1,8 à 13,9 mm).

4.1.1. Relation Longueur-Largeur

10

Les opérations ont porté sur 202 individus du secteur nord. L'expression de la relation : longueur de la coquille (L) en fonction de sa largeur (l) est une droite d'équation :

1 (mm)

L (mm) = 1,1287.1 + 0,435 avec un coefficient de corrélation r = 0,98

La largeur, définie comme la distance entre l'umbo et le bord ventral de la plus grande valve (droite) apparaît comme une bonne estimation de la taille, dans un secteur donné.

4.1.2. Relation poids sec - largeur

410 individus du nord ont été mesurés et pesés pour établir cette relation. La relation poids sec-largeur est du type exponentielle croissante. En coordonnées logarithmiques, on obtient la droite de régression décrite par la relation :

log (Psec) = 2,8577. log (l) + log (0,0168) avec r = 0,96 soit Psec = 0,0168. $1^{2,8577}$



FIG. 4. — Croissance observée de trois lots de Corbula trigona marqués et mis en élevage à Bopa Growth of Corbula trigona in three cages at Bopa

4.1.3. Relation poids coquille - largeur

Les mêmes individus que précédemment ont servi pour cette étude. La régression par les logarithmes donne la droite de régression décrite par :

 $\log (Pcoq) = 3,2426. \log (l) + \log (0,1656) \text{ avec } r = 0,97$ soit Pcoq = 0,1656. $l^{3,2426}$

Rev. Hydrobiol. trop. 19 (2): 109-129 (1986).

4.2. Élevages

La figure 4 récapitule les résultats obtenus sur Corbula trigona grâce aux expériences de marquage in situ et matérialise la croissance en largeur des différents lots considérés.

Les résultats bruts montrent une croissance rapide jusque vers 9 mm, puis un ralentissement net



FIG. 5. — Résultats des élevages de Corbula trigona à Bopa. (a) : Croissance calculée sur les moyennes des tailles moyennes des différents lots considérés, et ajustement avec la droite théorique donnée par l'équation de Von Bertalanffy. (b) : Paramètres de l'équation de Von Bertalanffy obtenus par application de la méthode de Ford-Walford

Observed and computed mean growth at Bopa (a). Computation of growth constants of the von Bertalanffy equation according to the method of Ford-Walford (b)



FIG. 6. - Modélisation de la croissance de Corbula trigona obtenue en élevage à Bopa (a): Croissance linéaire l (mm) = f (t en mois).
(b): Croissance pondérale ----- Poids sec (mg) = f (t en mois) ---- Poids coquille (mg) = f (t en mois Accroissement relatif en poids organique sec par 15 jours

A model of Corbula growth in cages at Bopa (a) : width (mm) as a function of time (months). (b) : weight (mg) as a function of time (months); dry weight (P. sec), shell weight (P. coq), and relative dry weight increase every 15 days (ΔP sec)

et un palier asymptotique atteint vers 11-12 mm. On note également une légère diminution du taux de croissance à la fin de la saison sèche, suivie d'une reprise au moment des pluies. La durée de l'étude est ici d'environ 10 mois.

4.3. Modélisation de la croissance

Les écarts entre les valeurs de l dans les 3 lots sont faibles tout au long de l'année. Un test F de comparaison de droites appliqué aux droites de Ford-Walford correspondantes montre qu'elles ne peuvent pas être statistiquement confondues. Malgré cette variabilité des lots, il paraît justifié de prendre la moyenne des valeurs observées pour établir un modèle de croissance unique.

4.3.1. CROISSANCE LINÉAIRE

La figure 5 représente la courbe de croissance moyenne obtenue à partir des valeurs moyennes de la figure 4.

Rev. Hydrobiol. trop. 19 (2): 109-129 (1986).

Sur la même figure, les tiretés matérialisent la courbe de croissance théorique associée, obtenue à partir des données tirées de la droite de Ford-Walford (fig. 5 b).

Les calculs des paramètres de l'équation de Von Bertalanffy ont donné :

 $l \propto = 11,13$ K = 0,3769 avec r = 0,99 (coefficient de corrélation de la droite de régression de la figure 5 b).

L'expression de la croissance linéaire moyenne de *Corbula trigona* dans le secteur de Bopa, peut s'écrire :

$$l_{t} = 11,13 \left(1 - e^{-0,3769. t} \right)$$
(1)

Il convient de rappeler que l ∞ n'a aucune signification biologique précise et qu'il ne s'agit que d'une simple estimation de la taille théorique maximale moyenne, obtenue à partir des données d'observation (KNIGHT, 1968). Cette courbe de croissance théorique est tracée dans la figure 6 a.



FIG. 7. — Courbes de survie de Corbula trigona. (1, 2 et 3) = Courbes de survie en fonction du temps observées sur les trois lots mis en élevage à Bopa. (4) = Courbe de survie tracée suivant les moyennes des pourcentages des différents lots % s Survival as a function of time for three cages at Bopa, and mean relative survival (dois, % S)

4.3.2. CROISSANCE PONDÉRALE

En considérant la relation liant le poids organique sec et la largeur et en remplaçant dans l'équation (1), la largeur par son expression en fonction du poids, on obtient l'expression de la croissance pondérale moyenne de *Corbula* en fonction du temps, soit après transformation :

Psec =
$$\frac{16,43}{(1 - e^{(-3967. t)}) - 2,8577}$$
 (2)

La courbe obtenue (fig. 6 b) a une allure sigmoïde. Elle présente un point d'inflexion (I), de coordonnées : $T_1 = 2,78$ mois; $P_I = 4,78$ mg et une asymptote (P ∞) dont la valeur est : P $\infty = 16,44$ mg.

Ce genre de courbe correspond au type de courbe logistique ajustée selon la méthode décrite par RICKLEFS (1967). Dans sa description de la croissance pondérale des organismes, BRODY (1945) différencie deux phases de croissance distinctes. La phase située avant le point d'inflexion est dite « d'auto-accélération » et celle après celui-ci « d'autoinhibition ».

La première phase est exponentielle, et est décrite par :

$$\frac{\mathrm{dP}}{\mathrm{dt}} = \mathrm{K}_{1}. \mathrm{P}$$

et la deuxième phase, de type exponentielle décroissante par :

$$\frac{\mathrm{dP}}{\mathrm{dt}} = \mathrm{K}_{z} \left(\mathrm{P} \infty - \mathrm{P} \right).$$

Ainsi que l'a déjà fait CHASSE (1942), les valeurs de ces paramètres ont été estimées, en calculant les

J.-L. MASLIN

TABLEAU I

Caractéristiques de la croissance des populations naturelles de *Corbula trigona* dans les 6 stations d'étude du lac Ahémé (S = saison sèche ; P = saison pluvieuse ; S + P = ensemble de l'année)

- 1 = Valeurs des paramètres des droites de régression de l'accroissement instantané en fonction de la largeur ; a : pente ; b : ordonnée à l'origine ; r : coefficient de corrélation.
- 2 = Valeurs des paramètres des équations de croissance de Von Bertalanffy.

3 = Valeurs des coefficients de Snédecor associés aux tests de linéarité (analyse de variance) appliqués aux droites de l (F1 = paramètres relatifs à la régression ; F1s = valeurs critiques de la distribution de F1 aux niveaux de 5 % et 1 % ; F2 = paramètres relatifs à la linéarité ; F2s = valeurs critiques de la distribution de F2 aux niveaux de 5 % et 1 % ; v1 et v2 = degrés de liberté pour les carrés moyens les plus grands et les plus petits.

4 = Comparaison des droites de régression S et P de 1, sur la base de leurs paramètres a et b (analyse de covariance).

	Station	NORD			GUANTITOME			PAGO			KING PATOME		ADJA TOKPA		GON KE	
	Saison	S	P	S+P	5	P	S+P	S	Р	S+P	5	₽	S	Р	5	Р
	í a	-0,307	-0,201	-0,239	-0,141	-0,363	-0,330	-0,235	-0,338	0,304	-0,055	-0,202	-0,019	-0,348	-0,060	-0,244
1	ęь	3,179	2,535	2,762	1,951	4,487	3,900	2,886	4,308	3,625	0,967	2,774	0,283	3,993	0,720	2,969
	L r	0,890	0,840	0,840	0,630	0,840	0,600	0,900	0,780	0,770	0,280	0,810	0,230	0,930	0,430	0,800
2	[‰(mm)			11,550			11,810			12,580		13,730		11,470		12,170
	lκ			0,270			0,400			0,360		0,230		0,430		0,280
	f F1	27,100	14,230	•	13,770	14,860		15,590	5,470		7,410	13,250	0,870	96,520	2,450	5,660
	F1s 5%.	2,840	2,450		3,360	2,360		4,150	2,550		4,070	2,250	3,330	2,780	3,060	3,020
	F1s 1%	4,440	3,560		5,670	3,360		8,100	3,770		7,590	3,140	5,640	4,220	4,890	4,950
	V1	7,000	8,000		4,000	7,000		8,000	7,000		3,000	9,000	5,000	4,000	4,000	9,000
	v2	13,000	20,000		11,000	28,000		6,000	19,000		8,000	27,000	10,000	24,000	15,000	10,000
3	ζ F2	4,310	3,380		2,920	1,790		3,950	0,280		9,870	3,060		2,520		1,670
	F2s 5%	2,920	2,520		3,590	2,440		4,210	2,630		4,460	2,300		3,010		3,070
	F2s 1%	4,620	3,710		6,220	3,530		8,260	3,940		8,050	3,260		4,720		5,060
	V1	6,000	7,000		3,000	6,000		7,000	6,000		2,000	8,000		3,000		8,000
	v2	13,000	20,000		11,000	28,000		6,000	19,000		8,000	27,000		24,000		10,000
	Linéarité	oui	oui		oui	oui		oui	oui		non	oui	non	oui	non	oui
	∫ F1	0,800			1,030			0,800								
	F1= 5%	4,050			4,040			4,070								
	F15 17	7,210			7,190			7,270								
	v1	1,000			1,000			1,000								
4	{ v2	47,000			48,000			42,000								
	F2	2,480			0,160			2,230								
	F2s 5%	4,040			1,030			4,060								
	F2s 1%	7,190			7,170			7,240								
	v1	1,000			1,000			1,800								
	L v2	47,000			49,000			43,000								
	C.pentes	++		++			++									
	C.ordon.or.	+	+		+	+			++							
	Crois.S et P	+++			+++			+++								

pentes des droites de régression Log (P) = f (t) et en séparant les poids situés avant et après l'inflexion. On obtient ainsi : $K_1 = 1,12$ et $K_2 = 0,08$.

En nous servant des relations reliant le poids sec des coquilles à la largeur, nous avons pu établir, de la même façon, une courbe de croissance pondérale des valves d'équation :

$$Pcoq = 0,1656 (11,13 (1 - e^{-0,3769.t})) 3,2426$$

Ces courbes de croissance pondérale ont été complétées, ainsi que l'a fait Lévêque (1973), par une courbe d'accroissement en poids (poids sec) par unité de temps. On observe un accroissement très rapide durant les trois premiers mois après lesquels la vitesse de croissance diminue régulièrement.

4.4. Mortalité-survie

Le décompte des individus morts dans les élevages, à chaque passage, a permis de tracer l'évolution du nombre de survivants pour chaque lot.

Les résultats sont représentés sur la figure 7. Nous avons également tracé la courbe moyenne (en % de survivants), établie sur les trois lots, ajustés dans le temps. La taille moyenne de départ est de 4,74 mm et celle de la fin de 11,02 mm.

On peut distinguer (BARBAULT, 1981) les trois phases classiques d'une courbe de survie : une phase juvénile à mortalité forte au cours de laquelle le taux de mortalité tend à décroître (jusque vers 3 mois, de 4,74 à 8,50 mm), suivie d'une phase adulte où le taux de mortalité se stabilise (de 3 à 5,5 mois environ et de 8,5 à 10 mm) et enfin une phase de



FIG. 8. — Évolution des moyennes de taille (μr) des sous-populations de *Corbula Irigona* discriminées par la méthode de Bhattacharya à la station Nord

Mean width (μr) in mm of the sub-populations in the North station

sénescence (de 6 à 9 mois et de 10 à 11,02 mm) avec un taux de mortalité croissant.

D'autre part, compte tenu de la taille de départ et de l'âge supposé lors de la mise en élevage des différents lots, ainsi que de la variation possible entre ces derniers, les courbes de survie établissent que la longévité moyenne de *Corbula trigona* est d'un peu plus d'un an à Bopa en dehors de toute prédation.

4.5. Croissances comparées des populations naturelles

Les données concernant les évolutions, en tailles, des populations naturelles sont tirées des analyses des structures démographiques par la méthode de Bhattacharya (MASLIN et BOUVET, 1986). Ces études

Rev. Hydrobiol. trop. 19 (2): 109-129 (1986).

ont pu mettre en évidence le recrutement et le renouvellement des différentes cohortes, leur évolution et leur longévité au cours du temps.

Pour chacune des droites d'ajustement saisonnières, reliant le taux de croissance à la taille moyenne entre deux mesures, on a cherché à définir la signification de la régression, si cette régression est linéaire et si les droites obtenues en saison sèche et en saison des pluies sont significativement différentes ou non. Le tableau I récapitule les caractéristiques de la croissance des populations naturelles dans les six stations d'étude.

4.5.1. STATION NORD

Dans ce secteur dessalé de la lagune, on constate (fig. 8) la présence de jeunes dans tous les prélèvements, tout au long de l'année. On observe cependant une apparition plus massive d'individus de petites tailles en fin de saison sèche (mars-avril), suivie de recrutements, dont l'intensité et la succession varient selon les années, durant la grande saison des pluies (mai-juillet) et ce, jusque vers décembre-janvier. En plus du caractère continu de la reproduction, l'examen des structures de classe de taille a permis également de constater une croissance et une succession rapides des cohortes, une longévité naturelle d'environ 1 an et une forte mortalité après la période supposée de la reproduction (environ 8 mois).



FIG. 9. — Taux d'accroissement mensuel des populations naturelles de Corbula trigona en fonction de la largeur moyenne, entre deux prélèvements, à la station Nord Mean growth rate (mm per month) of natural populations, as a function of mean size, North station

Représentées sur la figure 9, les droites de Gulland construites pour les saisons sèche et pluvieuse, dont les paramètres de régression figurent en (1) - tableau I, ont permis de calculer les paramètres des équations de Von Bertalanffy correspondants (tableau I-2). La croissance est rapide, même en saison sèche, au cours de laquelle il existe un recrutement non négligeable et où les densités sont toujours beaucoup plus faibles qu'en saison des pluies. L'analyse de variance (tableau I, 3) accorde une signification aux régressions et aux linéarités au risque de 1 %, quelle que soit la saison. L'analyse de co-variance (tableau I, 4) montre qu'au niveau des droites (pentes et ordonnées à l'origine), il n'apparait pas de différences significatives. On peut ainsi en conclure que la croissance de *Corbula trigona* est la même dans le nord du lac Ahémé, tout au long de l'année. La saison n'intervenant pas significativement, on a pu calculer la croissance globale (tableau I1,2).

4.5.2. STATION GANTITOMÉ

On remarque que, dans cette station, les observations générales faites pour la station nord, s'appliquent encore assez bien, malgré des densités plus faibles. Si la vitesse de croissance semble cependant un peu plus élevée et la longévité maximale légèrement plus faible (0,9 an contre 1,4 pour le nord), la reproduction conserve un caractère continu au cours de l'année avec un maximum de recrutement durant les pluies et un net ralentissement en saison sèche (fig. 10). De même que précédemment, les analyses effectuées (tableau I) montrent l'acceptation des linéarités des régressions et la différence non significative au niveau des pentes et des ordonnées à l'origine.

La croissance en saison sèche ou en saison des pluies est donc la même à Guantitomé. Il convient également de rapprocher la valeur de K trouvée pour les élevages à Bopa et celle obtenue à Gantitomé, station la plus proche (0,37 et 0,40).

4.5.3. STATION DE PAGO

Cette station, aux eaux déjà nettement saumâtres durant une longue période de l'année est caractérisée par des densités toujours faibles de *Corbula* (600 i/m² au maximum). Les périodes d'apparition de jeunes sont nettement plus marquées qu'au nord et correspondent plus strictement aux alternances des pluies. Les cohortes sont en nombre assez réduit et la longévité maximale est de l'ordre de 1,3 an (fig. 11).

Au plan de la croissance, les résultats obtenus à Pago (tableau I) sont proches de ceux de Guantitomé; l'influence de la saison n'apparaît toujours pas significative. Dans ces conditions, on ne peut proposer, en saison sèche, de modèle de croissance. On peut seulement conclure que les populations de *Corbula* sont affectées par l'augmentation de la salinité et que leur croissance est perturbée.

4.5.4. STATION DE KINGPATOMÉ

Dans cette station déjà méridionale, l'aspect saisonnier marqué du cycle de reproduction, déjà



FIG. 10. — Guantitomé (légende fig. 8) Mean size (μr) in mm of the sub-populations, Guantitomé station

mis en évidence à Pago, se renforce (fig. 12). Le recrutement n'a lieu que durant la saison des pluies. La mortalité reste élevée à partir des classes de tailles 10-11 mm mais aussi durant la saison sèche pour l'ensemble des groupes d'âge. On observe de nombreuses cohortes, des densités parfois importantes (jusqu'à 2500 i/m²) et une longévité maximale d'environ 1,10 an. L'analyse de la figure 12 montre une nette diminution de la vitesse de croissance durant la saison sèche. Le coefficient de corrélation entre taux de croissance et taille moyenne devient faible et la linéarité de la régression n'est pas acceptée au seuil de 5 %.

4.5.5. STATION ADJATOKPA

Les phénomènes précédemment mis en évidence sont amplifiés ici (fig. 13). Toutes les classes de tailles voient leur croissance stagner simultanément en

Rev. Hydrobiol. trop. 19 (2): 109-129 (1986).

saison sèche et leurs effectifs s'effondrer, suite à une forte mortalité. Les cohortes sont cependant assez nombreuses, les densités peuvent être élevées $(2\ 000\ i/m^2)$ et la longévité maximale semble importante $(1,7\ an)$. Pour la saison sèche, la corrélation est inexistante (tableau I) et le test F prouve d'emblée que la régression n'est pas significative. Au contraire, la croissance en saison des pluies montre une linéarité acceptée au niveau de la régression. La croissance est donc différente, à Adjatokpa, en saison sèche et en saison des pluies, comme à Kingpatomé.

4.5.6. STATION DE GONKÉ

Dans cette station, les crises dystrophiques, affectant le sud du lac en saison sèche, atteignent leur paroxysme. On sait (MASLIN et BOUVET, 1986), que les peuplements de *Corbula* présentent une insta-



FIG. 11. — Pago (légende fig. 8) Mean size (μr) im mm of the sub-populations, Payo station

bilité de plus en plus marquée vers le sud et qu'à Gonké la dystrophie paraît avoir une incidence très forte sur le maintien de l'espèce, qui peut être éliminée totalement durant plusieurs mois de cette zone mais qui possède un fort potentiel de recolonisation, sans doute allochtone. La figure 14 montre que toutes les classes de tailles sont touchées par l'arrêt de leur croissance en saison sèche et la mortalité dans ce secteur finit par être totale, bien avant la reprise des pluies.

La survie maximale à Gonké est de l'ordre de 0,8 an. L'examen de la fig. 15 montre effectivement qu'en saison sèche, on ne rencontre plus que de grands individus dont la taille n'augmente plus. Il y a donc indépendance entre ΔL et taille moyenne, confirmée par un coefficient de corrélation faible (tableau I) et une droite de régression sans aucune signification statistique.

5. DISCUSSION ET CONCLUSION

Les observations concernant la croissance des mollusques lagunaires africains sont inexistantes. Il n'est donc pas possible de comparer la croissance de *Corbula trigona* avec celle des mollusques d'autres régions que le lac Ahémé. On peut cependant souligner les principaux résultats acquis.

Les élevages expérimentaux réalisés au nord du lac, ont montré que *Corbula trigona* possède, dans ce secteur, une croissance en taille rapide, ne paraissant pas dépendre de la saison, ainsi qu'une longévité d'environ un an, à l'abri de toute prédation. Une étude réalisée sur les populations naturelles de six stations, échelonnées du nord au sud, a permis de confirmer la longévité et de mettre en évidence une relation entre les stratégies démographiques et les conditions de milieu (MASLIN et BOUVET, 1986).



Mean width (µr) in mm of the sub-populations, Kingpatomé station

Les différences majeures entre le nord et le sud du lac, au niveau des conditions physico-chimiques et des modes de reproduction de *Gorbula trigona* (plutôt continus dans le nord et saisonniers, centrés sur les pluies, dans le sud), se répercutent sur l'aspect de la croissance du bivalve dans ces différents secteurs.

On note ainsi une influence marquée de la saison sèche dans le sud, provoquant un ralentissement ou une stagnation de la croissance de toutes les classes de tailles durant cette période, alors que la croissance paraît être plutôt uniforme tout au long de l'année dans le nord et n'être pas affectée de façon significative par la saison. L'ensemble de ces résultats a permis de construire un modèle de la croissance en taille et en poids, par l'utilisation de l'équation de Von Bertalanffy, pour chaque station étudiée.

Comme l'a relevé Lévêque (1971), si l'influence de la saison sèche est réelle sur la croissance des mollusques, elle est cependant limitée par deux facteurs. Le premier est la durée relativement courte de cette période par rapport à ce que nous avons appelé saison des pluies et le second est la diminution naturelle du taux de croissance avec l'augmentation de la taille. Ce dernier fait intéresse surtout les stations méridionales, dans lesquelles le recru-



Mean width (µr) in mm at Adjatokja

tement n'intervient qu'après le début de la saison des pluies.

Si dans le secteur nord on peut considérer une croissance globale qui tient compte des résultats des deux saisons, la croissance en saison sèche étant perturbée, voire stoppée, dans le sud, la courbe de croissance en saison des pluies pourra être considérée comme une bonne approximation de la croissance réelle, surtout compte tenu de la longévité des Corbula (tableau I).

On ne peut cependant pas tirer de conclusions claires de la comparaison des équations de ces courbes, si ce n'est que la croissance théorique paraît varier d'un endroit à l'autre sans qu'il soit possible de les

Rev. Hydrobiol. trop. 19 (2): 109-129 (1986).

relier précisément. Les tailles limites sont comprises entre 10.4 et 13.7 mm et les valeurs de K entre 0.2 et 0,4. Les variations suivant les stations sont telles que l'influence de l'environnement semble prépondérante.

Les courbes de croissance, globales pour le secteur nord du lac et correspondant à la saison des pluies pour le sud, sont représentées pour chaque station sur la figure 16. Ces courbes montrent les différences entre les stations. La croissance semble plus rapide dans la zone sud du lac, ceci pouvant être en partie dû à ce qu'aux stations du sud les données de saison sèche, durant laquelle on trouve le maximum de stades âgés, ne sont pas intégrées.



FIG. 14. – Gonké (légende fig. 8). Les périodes de crise dystrophique sont matérialisées par les triangles hachurés Mean width (μ r) of the different sub-populations at Gonké. Dystrophy periods are shown by hatched triangles

Les différences de croissance entre les stations ont été testées, par l'intermédiaire des droites de régression Δl en fonction de $\frac{l_1 + l_2}{2}$.

On trouve ainsi, pour l'ensemble des stations, un F de 19,27 pour V1 = 5 et V 2 = 120, correspondant à un F seuil de 2,29 à 3,17 (5 % et 1 %). La valeur du F étant très supérieure à celle du seuil, on en déduit que les droites sont significativement différentes et qu'elles ne peuvent être confondues.

L'hétérogénéité de la lagune se répercute ainsi au niveau de la croissance et il n'est pas possible de calculer un seul modèle de croissance pour l'ensemble du lac Ahémé.

Quoiqu'il en soit, les résultats des élevages in situ

de Bopa paraissent en assez bonne concordance avec ceux obtenus dans l'étude de la croissance théorique à Guantitomé, secteur le plus proche géographiquement; ils sont représentatits d'une croissance de 10 mois dans ce secteur, étalée sur deux saisons et à l'abri de toute prédation. Il convient cependant de rappeler que les résultats obtenus sur les six autres stations ne sont pas basés, comme à Bopa, sur les moyennes de tailles très proches, mais sur des modes de cohortes artificielles, distinguées au hasard, au cours du temps et discriminées par une méthode qui ne permet en fait que de formuler des séries d'hypothèses.

Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 15 octobre 1986



FIG. 15. — Taux d'accroissement mensuel des populations naturelles de Corbula trigona en fonction de la largeur moyenne, entre deux prélèvements, à la station de Gonké Monthly growth of natural Corbula trigona populations as a function of mean size, at lhe Gonké station



FIG. 16. — Comparaison des courbes de croissance de *Corbula trigona* dans les différents secteurs du lac Ahémé. Croissance moyenne sur toute l'année pour les trois stations du Nord. Croissance en saison des pluies pour les trois stations du Sud

Growth of Corbula trigona at different stations in lake Ahémé: yearly means for the three northern stations, rainy season data for the three southern stations

RÉFÉRENCES

- BACHELET (G.), 1980. Growth and recruitment of the Tellinid Bivalve Macoma balihica at the Southern limit of its geographical distribution, the Gironde estuary (SW France). Mar. Biol., 59, 105-117.
- BACHELET (G.), 1981. Application de l'équation de Von Bertalanffy à la croissance du Bivalve Scrobicularia plana. Cah. Biol. Mar., XXII, 291-311.
- BARBAULT (R.), 1981. Écologie des populations et des peuplements. Coll. Biologie Maîtrises, Éd. Masson, Paris, 200 pp.
- BAYLEY (P.), 1977. A method of finding the limits of application of the Von Bertalanffy growth model and statistical estimates of the parameters. J. Fish. Res. Board Can., 34, 1079-1084.
- BAYNE (B. I.) and WORRALL (C. M.), 1980. Growth and production of Mytilus edulis from two populations. Mar. Ecol. Progr. Ser., 3, 317-328.

- BERTALANFFY (L. VON), 1938. A quantative theory of organic growth. Human Biol., 10 (2), 181-213.
- BHATTACHARVA (C. G.), 1967. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, 23, 115-135.
- Bougis (P.), 1976. Océanographie biologique appliquée. L'exploration de la vie marine. Coll. Biologie Maîtrises, Éd. Masson, Paris, 320 pp.
- BRODY (S.), 1945. Bioenergetics and growth, with special reference to the efficiency complex in domestic animals. Reinhold. Public. Corp. New York.
- BROOM (D.), 1982. Analysis of the growth of Anadara granosa (Bivalvia, Arcidae) in natural, artificially seeded and experimental populations. Mar. Ecol. Prog. Ser., 9, 69-79.
- BROUSSEAU (D. J.), 1979. Analysis of growth rate in Mya arenaria, using the Von Bertalanffy equation. Marine Biology, 51, 221-227.

- CHASSE (C. M.), 1972. Économie sédentaire et biologique (production) des estrans meubles des côtes de Bretagne. Thèse 3° cycle, Univ. Brest, 293 pp.
- DENIS (P.), 1981. Croissance linéaire, croissance pondérale et période de reproduction de Abra ovala (Mollusque Pélecypode) dans la partie orientale du golfe du Morbihan. Cah. Biol. Mar., XXII, 1-19.
- Do-Chi (T.) et LASSERRE (G.), 1974. Structure de population, relation toille-poids et estimation du stock de Crabes verts *Carcinus mediterraneus* — Czerniavski, 1984 — dans un étang du littoral languedocien. *Bull. Ecol.*, 5 (2), 91-104.
- DUFOUR (P.) et SLEPOUKHA (M.), 1975. L'oxygène dissous en lagune Ebrié. Influences de l'hydroclimat et des pollutions. Doc. Scieni. C.R.O., Abidjan, VI (2), 75-118.
- DUFOUR (P.), 1982. Les frontières naturelles et humaines du système lagunaire Ebrié. Incidences sur l'hydroclimat. Hydrobiologia, 94, 105-120.
- EVANS (S.) and TALLMARK (B.), 1977. Growth and biomass of Bivalve Molluscs on a shallow, sandy bottom, in Gullmar Fjord (Sweden). Zoon, 5, 33-38.
- FORD (E.), 1933. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924-1933. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 19, 305-384.
- GALLUCCI (V.) and QUINN (T.), 1979. Reparameterizing, fitting and testing a simple growth model. Trans. Amer. Fish. Soc., 108, 14-25.
- GALLUCCI (V.) and QUINN (T.), 1980. Von Bertalanffy growth parameters. Trans. Amer. Fish. Soc., 109, 225-253.
- GOMEZ (M.), 1978. Données biologiques sur deux peuplements benthiques autour de l'île Boulay et de l'île Leydet. Thèse Doct. 3° cycle, Univ. Nat. Côte d'Ivoire, 103 pp.
- GUILCHER (A.), 1959. La région côtière du bas Dahomey. Bull. Inst. Fr. Afr. noire, XXI (3-4), 357-424.
- Gulland (J. A.), 1971. The fish resources in the oceans. Fishing news, London, 255 pp.
- HAUKIOJA (E.) and HAKALA (T.), 1979. Asymptotic equations in growth studies. An analysis based on Anodonta piscinalis (Mollusca Unionidae). Ann. Zool. Fennici., 16, 115-122.
- KNIGHT (W.), 1968. Asymptotic growth. An example of nonsense disguised as mathematics. J. Fish. Res. Bd. Can., 25, 1303-1307.
- LAURENT (M.) and MOREAU (G.), 1973. Influence des facteurs écologiques sur le coefficient de condition d'un Téléostéen (Collus gobio L.). Ann. Hydrobiol., 4 (2), 211-228.
- Lévèque (C.), 1971. Équation de Von Bertalanffy et croissance des Mollusques benthiques du lac Tehad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., V (3-4), 263-285.
- Lévêque (C), 1973. Dynamique des peuplements et estimation de la production des Mollusques benthiques du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., VII (2), 117-147.

- MACKIE (G. L.), 1979. Growth dynamics in natural populations of Sphaeriidae clams (Sphaerium, Musculum, Pisidium) Can. J. Zool., 57, 441-456.
- MASLIN (J. L.), 1983. Les Mollusques benthiques d'une lagune du Sud-Bénin, le lac Ahémé : les facteurs de leur répartition, dynamique de population et estimation de la production de *Corbula trigonu*. Thèse doct. 3^e cycle, Univ. Lyon 1, 152 pp. 68 fig.
- MASLIN (J. L.), 1984. Les peuplements de Mollusques benthiques d'une lagune du Sud-Bénin (le lac Ahémé) : facteurs de leur répartition et impact des variations des conditions du milieu. Vehr. Internat. Verein. Limnol., 22, 3300-3305.
- MASLIN (J. I.) et BOUVET (Y.), 1986. -- Population dynamics and reproductive strategy of the clam Corbula trigona in lake Ahémé (Bénin). Oikos, 46 : 292-302.
- MASLIN (J. L.) et BOUVET (Y.). Le lac Ahémé (Bénin) : Présentation du milieu, caractéristiques mésologiques, nature des fonds et distribution des peuplements malacologiques (à paraître).
- MISRA (R. K.), 1980. Statistical comparisons of several growth curves of the Von Bertalanffy type. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37, 920-926.
- NICKLES (M.), 1950. Mollusques Testacés marins de la côte occidentale d'Afrique. P. Lechevalier éd. Paris, 269 pp.
- NOZERAN PASQUIER (S.), 1976. Écologie des Mollusques des lagunes du bas Dahomey. Notes Contrib. CERPAB, nº 11, 96 pp.
- PAINE (R. T.), 1971. The measurement and application of the calorie to ecological problems. Ann. Rev. Ecol. Syst., 2, 145-164.
- PARADIS (G.), 1976. Recherche sur le quaternaire récent Sud de la R. P. du Bénin (ex-Dahomey). Études des thanatocoenoses de Mollusques. Notes Contrib. CER-PAB, 12, 171 pp.
- PARADIS (G.), 1981. Écologie et géomorphologie littorale en climet subéquatorial sec : la végétation côtière du bas-Bénin occidental. Ann. Univ. Abidjan, sér. E, XIV, 8-56.
- PLIYA (J.), 1980. La pêche dans les lagunes du Sud-Ouest du Bénin. A.C.C.T., Paris, 296 pp.
- RICKER (W. E.), 1968. Methods for assessment of fish production in freshwater. I.B.P. Hand-book, 3, Blackwell Oxford, 326 pp.
- RICKLEFS (R. E.), 1967. A graphical method for fitting equations to growth curves. *Ecology*, 48, 978-983.
- TEXIER (H.), COLLEUIL (B.), PROFIZI (J. P.) et DOSSOU (C.), 1980. — Le lac Nokoué, environnement marginolittoral Sud-Béninois : bathymétrie, lithofaciès, salinités, Mollusques et peuplements végétaux. Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine, Bordeaux, 28, 115-142.
- WALFORD (L. A.), 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull.*, Woods Hole, 90 (2), 141-147.