

UTILISATION DE L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES POUR L'ÉTUDE DES PEUPELEMENTS EN MOLLUSQUES BENTHIQUES DU LAC TCHAD

CH. LÉVÊQUE* et M. GABORIT**

* Centre O.R.S.T.O.M., B. P. 65, Fort-Lamy (Tchad).

** Faculté des Sciences de Rouen, Mont-Saint-Aignan. 76.

RÉSUMÉ

Après un bref exposé des principes généraux indispensables à une bonne interprétation de la méthode utilisée, l'analyse factorielle des correspondances a été appliquée aux relevés effectués au cours de deux missions dans la région de Bol (1967 et 1970) et de deux missions sur l'ensemble du lac Tchad (1968 et 1970). On a mis en évidence l'individualité des peuplements de chaque type de fond recensé dans la région de Bol. Sur l'ensemble du lac, et pour une même zone géographique, la nature du sédiment intervient également sur la composition spécifique du peuplement.

Les peuplements de la zone centrale du lac, se distinguent fondamentalement des peuplements des autres biotopes par la dominance des *Melania* et l'importance des *Bellamya* dans la composition de leurs profils spécifiques. Les biotopes de la zone est du lac ont par contre des peuplements à dominance de *Cleopatra* où les *Corbicula* jouent également un rôle important. La présence de peuplements de transition entre les deux ensembles précédents, dans lesquels les *Melania* et les *Cleopatra* ont une importance relative assez voisine, incite à penser que l'on a affaire à deux espèces vicariantes, c'est-à-dire que l'une peut remplacer l'autre dans certaines conditions. Ce phénomène s'observe d'ailleurs en 1970 dans les peuplements de la vase de la région de Bol, mais on le retrouve également dans certains biotopes de la zone est du lac. Mise à part cette évolution, on constate généralement une certaine stabilité à deux ans d'intervalle, entre les relevés moyens d'un même biotope.

Il n'existe aucune affinité spécifique entre les 7 espèces étudiées.

ABSTRACT

After a brief account of basic principles necessary for a right interpretation of the method used, factorial analysis of correspondances has been applied to samples taken during two missions in the Bol area (1967 and 1970) and two missions on the whole lake Chad (1968 and 1970). Individuality of populations for each type of bottom recorded in the Bol area has been shown. In the lake as a whole and for the same geographical zone, nature of sediments has some influence on the specific composition of populations.

Populations of the central part of the lake, differ fundamentally from the populations of other biotops by dominance of *Melania* and importance of *Bellamya* in their specific profile. On the other hand *Cleopatra* are dominant in the eastern part of the lake where *Corbicula* are also of importance. Presence of intermediate populations between the two preceding units, in which the relative importance of *Melania* and *Cleopatra* is quite the same, leads to the conclusion that they are two vicariant species, that is to say that one species can be substituted for the other species under particular conditions.

This phenomenon could be observed in 1970 for populations of living on the mud in the Bol area, as well as for some biotops from the eastern zone of the lake. Apart from this evolution, stability is usually observed within a two year period for the average samples of one biotop.

There is no specific affinity between the seven species studied.

L'étude des peuplements en mollusques benthiques du lac Tchad a déjà fait l'objet de travaux préliminaires (DUPONT et LÉVÈQUE, 1968; LÉVÈQUE, 1972) auxquels on pourra se reporter pour la description du milieu et des méthodes utilisées. Rappelons simplement que l'on disposait des résultats de deux missions dans la région de Bol (janvier 1967 et janvier 1970) et de deux missions effectuées sur l'ensemble du lac (avril 1968 et mars 1970). Les premières études ayant été réalisées sans l'aide d'un ordinateur, la masse des données disponibles était difficile à manipuler. Après avoir défini un certain nombre de biotopes, on avait alors calculé la densité moyenne de chaque espèce par prélèvement et par biotope, pour rechercher ensuite les affinités entre les peuplements et entre les espèces à l'aide de matrices de corrélation.

Cependant l'utilisation de ces moyennes fait perdre une partie de l'information et en particulier ne donne aucune idée de l'homogénéité ou de l'hétérogénéité des relevés regroupés par biotope, même si l'on adjoint à la moyenne la variance qui lui correspond. Or sur un ensemble de prélèvements effectués dans un même biotope, il existe une certaine variabilité, voire même des prélèvements « aberrants ». Ces derniers peuvent être le simple fait du hasard, mais peuvent également résulter de modifications locales ou d'erreurs dans la délimitation des biotopes.

Pour chacune des missions la comparaison des différents relevés par l'analyse des correspondances a permis de vérifier l'homogénéité des peuplements au point de vue de leurs profils spécifiques. Une fois ce point acquis, on a alors utilisé les relevés moyens par biotopes et comparé les résultats obtenus par les corrélations à ceux que donne l'utilisation d'une méthode plus sophistiquée.

1. Présentation de la méthode.

Grâce à l'informatique, le biologiste peut recourir à des méthodes complexes sans avoir pour autant besoin d'en connaître parfaitement le processus mathématique. Il ne doit cependant pas ignorer les principes de la méthode utilisée s'il veut exploiter convenablement les résultats obtenus. C'est pourquoi, sans entrer dans les détails de l'analyse des correspondances employée ici et que l'on pourra trouver exposée chez LEBART et FÉNELON (1971) et chez CORDIER (1965), il paraît nécessaire d'en présenter brièvement les principales caractéristiques afin de faciliter les interprétations ultérieures.

Tout d'abord deux ensembles I et J sont en correspondance, s'il existe des relations entre les éléments de ces ensembles, et plus précisément si les éléments s'associent par couples (i, j) avec $i \in I$ et $j \in J$. C'est en particulier le cas d'un tableau à double entrée où

l'on porte les relevés dans les colonnes de 1 à j et les espèces sur les lignes de 1 à i. A tout couple (i, j) $\in I \times J$ correspond un nombre $k(i, j)$ qui est la densité de l'espèce i dans la station j. On peut définir une notion de proximité entre deux ensembles en correspondance : deux éléments i et i' de I seront d'autant plus proches l'un de l'autre qu'ils s'associeront de la même façon aux éléments de J et vice-versa. De même on pourra parler de proximité entre les éléments de I et ceux de J, un élément $i \in I$ étant plus proche des éléments $j \in J$ auxquels il s'associe le plus étroitement. On va donc rechercher les proximités éventuelles entre les lignes et les colonnes d'un tableau pondéré. Pour cela, la matrice de départ va être transformée de manière à remplacer les valeurs $k(i, j)$ par des probabilités conditionnelles qui sont des nombres compris entre 0 et 1.

$$\text{Soit } K = \sum_{(i,j) \in I \times J} k(i,j), \text{ on aura } p(i,j) = \frac{k(i,j)}{K}$$

où $p(i,j)$ est une estimation de probabilité de rencontrer l'espèce i dans le relevé j.

$$p(i) = \sum_{j \in J} \frac{k(i,j)}{K} = \sum_{j \in J} p(i,j)$$

où $p(i)$ sera la masse de l'espèce i et caractérise l'importance de cette espèce. De même, $p(j) = \sum_{i \in I} p(i,j)$ sera la masse du relevé j.

Supposons maintenant sur un plan plus général que l'on ait i espèces trouvées (ou non) dans j relevés. Chacune de ces espèces peut être représentée dans un espace à j dimensions, les coordonnées d'une espèce étant les densités de cette espèce dans les j relevés considérés. On a ainsi un ensemble de points dans un espace à j dimensions. Il est clair que celui-ci ne peut être visualisé dès que $j \geq 3$. Le but de l'analyse est de trouver la meilleure représentation de cet ensemble dans un espace de dimensions $n < j$ ce qui revient à rechercher l'espace de dimension n où la projection du nuage soit la moins déformée possible. Pour cela on définit une distance entre les espèces :

$$d^2(i, i') = \sum_{j \in J} \frac{1}{p(j)} \left[\begin{array}{cc} p(i,j) & p(i',j) \\ p(i) & p(i') \end{array} \right]^2$$

et on affecte à chaque espèce, sa masse $p(i)$.

Le meilleur espace W de dimension n permettant de représenter le nuage est alors choisi de telle façon que l'inertie du nuage par rapport à cet espace (somme des carrés des distances des n points à W, pondérés par le poids de chaque point) soit minimale.

Le problème précédent revient à rechercher les valeurs propres et les vecteurs propres d'une certaine matrice. Si $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$ désignent les valeurs propres (par ordre décroissant) et e_1, e_2, \dots, e_n les vecteurs propres correspondants, l'espace W est l'espace passant par le centre de gravité du nuage et dont les axes sont les vecteurs propres.

Le moment d'inertie du nuage projeté dans W est l'espace passant par le centre de gravité du nuage et dont les axes sont les vecteurs propres.

Le moment d'inertie du nuage projeté dans W est égal à $\sum_{i=1}^k \lambda_i$.

On aurait pu aussi considérer que les j relevés pouvaient être représentés dans un espace à i dimensions et travailler de la même façon. En fait il y a correspondance entre les deux analyses, c'est-à-dire que l'on peut passer de l'une à l'autre.

On peut rechercher à l'aide d'un sous-programme, les contributions absolues et relatives d'une espèce i (ou d'un prélèvement) à un axe.

La contribution absolue d'une espèce i est calculée par la formule : $p(i) G_{\alpha}^2(i)$, où $p(i)$ est la masse de l'espèce i , et $G_{\alpha}(i)$ sa composante sur l'axe α . $p(i)G_{\alpha}^2(i)$ représente le moment d'inertie de l'espèce i par rapport à l'espace orthogonal à l'axe α .

La contribution totale est ainsi $\sum_{\alpha=1}^n p(i) G^2(i) =$ variance de i , et la contribution relative de l'espèce par rapport à l'axe α : $\frac{d(i)G_{\alpha}^2(i)}{\text{var.}(i)} = \cos^2(i, \alpha)$, c'est-

à-dire le carré du cos de l'angle formé par l'axe α et le vecteur joignant i au centre de gravité. Si ce cos est très grand (voisin de 1 par exemple) cela signifie que l'angle est presque nul et que l'espèce en question est pratiquement sur l'axe α .

Remarques.

— Suite à la pondération du tableau initial, deux points de J seront proches l'un de l'autre, si les profils des colonnes qu'ils représentent sont voisins. C'est ainsi que deux relevés seront proches si leurs profils spécifiques sont semblables. Et inversement, deux espèces seront proches, si leur densité varie de manière identique dans les différents relevés.

— Le principe de l'analyse des correspondances est de comparer des profils : profils spécifiques pour les relevés ou profils spatiaux pour les espèces. La pondération du tableau initial ramenant les effectifs réels à des estimations de probabilités, il en résulte que la méthode ne tient pas compte de la densité des espèces dans les relevés. Deux relevés ayant le même profil mais des densités différentes seront donc confondus dans l'espace. Cependant leurs masses sont différentes.

— Étant donné qu'il y a correspondance entre l'analyse des espèces et l'analyse des relevés, on peut représenter sur un même graphique les positions des espèces et celles des relevés par rapport aux axes choisis. Ainsi un relevé j sera d'autant plus proche d'une espèce i que celle-ci intervient fortement dans le profil de ce relevé.

Dans la pratique, et pour interpréter correctement les projections du nuage dans le plan des axes retenus, il sera préférable d'utiliser les contributions relatives des espèces aux axes pour déterminer dans quelle mesure elles interviennent effectivement sur la position des relevés. En effet, du fait de la projection, une espèce peut se trouver située à proximité de certains relevés alors qu'elle en est très éloignée dans l'espace.

— Par rapport à l'analyse des composantes principales, l'analyse des correspondances ne nécessite pas une normalisation préalable des données.

2. Région de Bol.

Dans cette zone limitée du lac Tchad, une première étude avait permis en 1967 de distinguer cinq grands types de sédiments (Dupont et Lévêque, 1968). La nature des fonds avait alors été retenue comme critère pour distinguer les peuplements en mollusques benthiques de cette région. La validité de cette hypothèse a été confirmée pour les principales espèces par une analyse de variance.

La méthode des correspondances a, dans un premier temps, été appliquée à l'ensemble des relevés de chaque mission. Les valeurs propres et les pourcentages d'inertie expliquée par les cinq premiers vecteurs sont indiqués dans le tableau 1. On remarquera que les deux premiers vecteurs expliquent à eux seuls, respectivement 64,7 % et 81,7 % de l'inertie totale en 1967 et 1970. Ces valeurs très élevées sont en partie dues au fait que les peuplements ne sont constitués que par 7 espèces de mollusques seulement. La position des différents relevés a donc été indiquée (fig. 1 et 2) en fonction des axes 1 et 2 qui extraient la majeure partie de l'information. Chacun des relevés est représenté par un signe conventionnel correspondant au type de fond sur lequel il a été effectué. La position des espèces par rapport aux axes est également indiquée sur les figures.

TABLEAU 1

Valeurs propres et % d'inertie expliquée pour les 5 premiers axes et pour les 2 missions à Bol. Analyse portant sur l'ensemble des relevés de chaque mission

Inertie totale	Bol 1967		Bol 1970	
	4723,6		3863,3	
Vecteurs	λ	% expli- qué	λ	% expli- qué
1	0,4775	35,22	0,7343	71,90
2	0,4003	29,52	0,1004	9,83
3	0,1818	13,41	0,0637	6,24
4	0,1524	11,24	0,0554	5,43
5	0,1179	8,69	0,0374	3,66

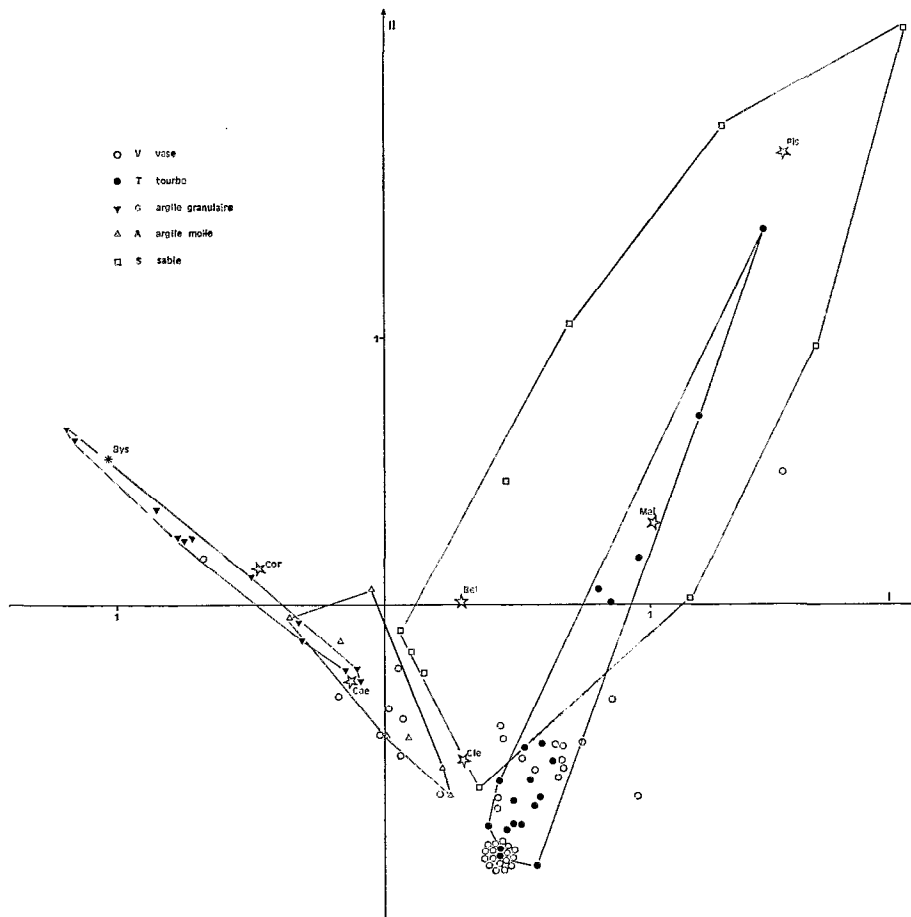


Fig. 1. — Bol 1967. Position des espèces et de chacun des relevés dans le plan des axes 1 et 2. Chaque relevé est représenté par un signe conventionnel selon le type de fond sur lequel il a été effectué.

Quatre types de fonds ont des peuplements assez bien individualisés en 1967 : l'argile molle et l'argile granulaire (dont les ensembles se chevauchent légèrement) ainsi que la tourbe et le sable, les peuplements de ce dernier ayant peu de points communs avec ceux des autres fonds.

La simple comparaison des profils spécifiques confirme donc la différence entre les peuplements de ces quatre types de sédiments. On peut cependant noter que si les relevés correspondant aux fonds d'argile granulaire, d'argile molle et de tourbe sont relativement bien groupés, les relevés des fonds de sable sont par contre beaucoup plus dispersés. On peut donc en conclure que les peuplements de ce fond sont assez hétérogènes malgré leur originalité.

En ce qui concerne la vase qui est le cinquième type de fond mis en évidence dans la zone étudiée, les relevés sont également dispersés, mais la majorité d'entre eux se superpose aux relevés de la tourbe. Ces

deux types de fonds hébergeaient donc en 1967 des peuplements très voisins du point de vue de leur profil spécifique, et la méthode des correspondances ne permet pas de pousser plus loin l'analyse. On peut cependant justifier leur distinction en comparant (fig. 3) la densité de l'espèce dominante (*Cleopatra*) sur ces deux substrats. Elle ne dépasse pas 11 individus par relevé sur la vase, alors qu'elle peut atteindre 38 individus par relevé sur la tourbe. Cette justification est particulièrement nette en 1970 (fig. 2) où le premier axe différencie les deux ensembles correspondant aux relevés de la vase et aux relevés de la tourbe. On notera la forte concentration des points aux extrémités du 1^{er} axe, et la présence d'une zone de convergence entre les positions des relevés des deux types de fond qui peut s'expliquer par l'existence d'une zone de peuplements de transition (écotone) entre ces deux milieux contigus. Par contre les peuplements de l'argile molle et de l'argile

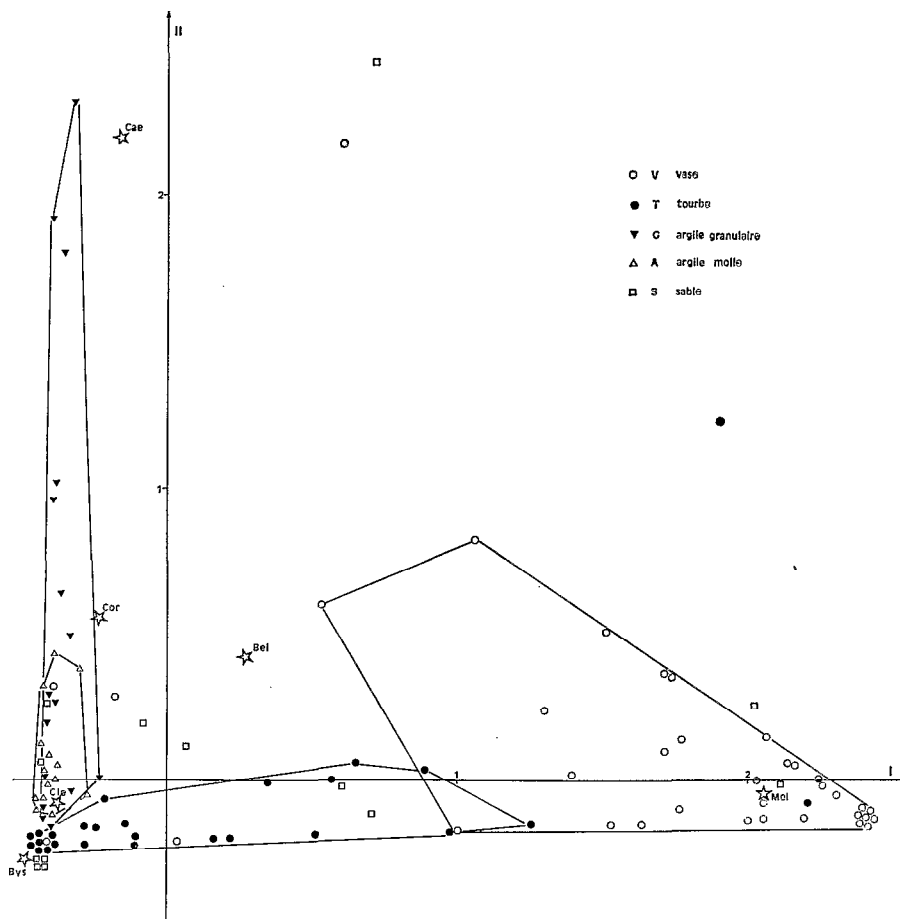


Fig. 2. — Bol 1970. Position des espèces et de chacun des relevés dans le plan des axes 1 et 2. Chaque relevé est représenté par un signe conventionnel, selon le type de fond sur lequel il a été effectué.

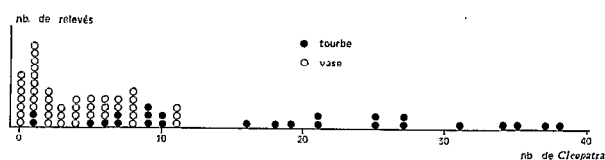


Fig. 3. — Bol 1967. — Comparaison entre la densité des *Cleopatra* par relevé (0,54 m²) sur les fonds de vase et les fonds de tourbe.

granulaire sont très proches en 1970 car les deux ensembles se superposent. L'axe 2 différencie cependant certains relevés de l'argile granulaire. Enfin, les relevés des sables sont très dispersés bien qu'une partie d'entre eux soit située à proximité de l'ensemble des relevés de la tourbe.

L'analyse des relevés des deux missions effectuées dans la région de Bol par la méthode des correspon-

dances, vient donc confirmer la présence de peuplements distincts en fonction de la nature des fonds. Il faut cependant émettre des réserves en ce qui concerne le peuplement du sable pour lequel on constate une grande hétérogénéité entre les divers relevés. La validité de ce biotope a déjà été discutée précédemment (Lévêque, 1972) et les conclusions que l'on peut tirer de cette étude viennent renforcer l'idée que le sable n'est pas un milieu homogène hébergeant un peuplement original, mais qu'il est fortement influencé par le peuplement de la tourbe qui topographiquement est toujours contiguë au sable.

On peut pousser l'analyse des fig. 1 et 2 par une étude plus approfondie des proximités entre relevés et espèces, et par l'utilisation des contributions totales et relatives de chaque espèce par rapport aux axes (tabl. 2). Pour cela il convient de rappeler brièvement les modifications intervenues dans la faune en 1970 par rapport à 1967. D'une part les

TABLEAU 2

Contributions totales des espèces à l'ensemble des axes et contribution relative pour les trois premiers axes. Analyse portant sur l'ensemble des relevés de chaque mission

Espèces	Bol 1967			Bol 1970				
	Contribution totale	Contribution relative			Contribution totale	Contribution relative		
		1	2	3		1	2	3
<i>Melania</i>	571,1	0,286	0,025	0,014	2354,2	0,999	0	0
<i>Cleopatra</i>	698,8	0,180	0,722	0,002	412,1	0,937	0,036	0,001
<i>Bellamyia</i>	554,4	0,041	0	0,613	211,6	0,016	0,039	0,042
<i>Corbicula</i>	519,2	0,319	0,018	0,364	206,8	0,060	0,331	0,189
<i>Caelatura</i>	118,1	0,009	0,042	0,169	321,0	0,004	0,752	0,176
<i>Pisidium</i>	1259,7	0,413	0,535	0,015	221,5	0,001	0,172	0,612
<i>Byssanodonta</i>	1007,3	0,661	0,186	0,056	138,1	0,165	0,055	0

Melania ont remplacé les *Cleopatra* sur les fonds de vase. D'autre part, les petits Lamellibranches (*Corbicula* mais surtout *Pisidium* et *Byssanodonta*) ont fortement regressé sur les fonds d'argile molle et d'argile granulaire en particulier. Ces modifications apparaissent d'ailleurs sur les profils moyens (fig. 4).

On constate tout d'abord que les fig. 1 et 2 se schématisent grossièrement par deux branches s'articulant autour de *Cleopatra* qui est l'espèce dominante de tous les peuplements à l'exception de ceux de la vase en 1970. L'une des branches se prolonge vers les *Melania*, alors que l'autre correspond aux Lamellibranches : *Byssanodonta*, *Caelatura* et *Corbicula*. Les *Bellamyia* sont situés quant à eux, un peu à l'écart de ces deux axes. D'autre part, on voit sur le tabl. 2 que deux espèces seulement ont une très forte contribution sur l'axe 1 en 1970 : *Melania* et *Cleopatra*. L'axe 1 va donc différencier les relevés principalement selon l'abondance relative de ces deux espèces. Sur l'axe 2, par contre, les *Caelatura* et à moindre degré les *Corbicula*, vont déterminer la position des relevés. Les

autres espèces n'ont qu'une assez faible influence dans le plan de ces deux axes. On assiste ainsi à une séparation des peuplements de la vase le long de l'axe 1, puis à celle des fonds d'argile de ceux de la tourbe le long de l'axe 2.

Le problème se posait un peu différemment en 1967 quand les *Cleopatra* étaient l'espèce dominante sur tous les fonds. Ce sont alors les *Byssanodonta* et les *Pisidium* (abondants à cette époque) qui contribuent fortement à l'axe 1, et les *Cleopatra* et les *Pisidium* à l'axe 2.

Cependant on retrouve des dominantes identiques pour les deux années, à savoir le groupement des relevés des argiles à proximité des Lamellibranches, et le groupement des relevés de la tourbe à proximité des *Cleopatra* avec cependant une influence des *Melania*. On peut donc considérer que si les peuplements ont changé d'un point de vue quantitatif, les espèces ont cependant conservé les mêmes préférences pour le type de fond, exception faite bien entendu des *Melania* sur les fonds de vase en 1970.

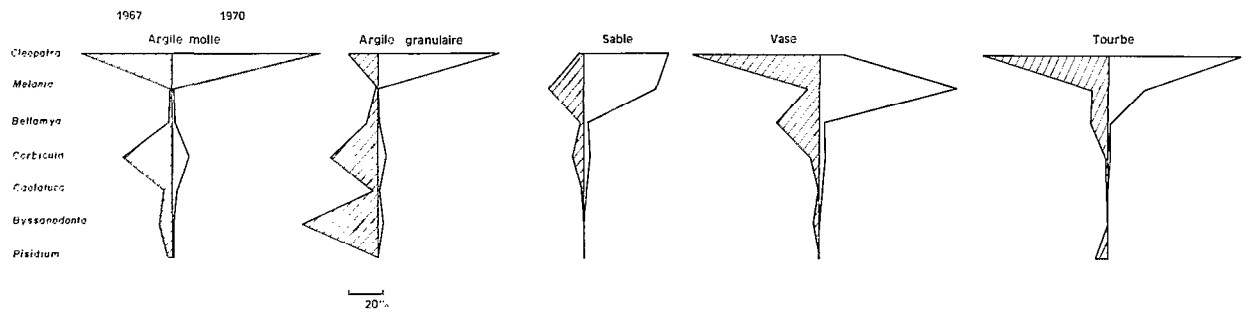


Fig. 4. — Profils spécifiques moyens en 1967 et 1970 pour les peuplements des différents types de fonds de la région de Bol.

L'analyse des correspondances ayant montré la bonne homogénéité des relevés pour chaque type de fond (exception faite du sable), les relevés moyens ont alors été soumis à la même analyse (fig. 5). On remarquera (tabl. 3) que les pourcentages d'inertie expliqués par le premier axe sont beaucoup plus élevés dans ce cas que pour l'ensemble des relevés. Les conclusions générales précédentes restent cependant toujours valables et les figures ont l'avantage d'être plus facilement lisibles. Elles sont d'ailleurs identiques aux fig. 1 et 2 quant à la position des espèces si l'on effectue pour celle de 1967, une rotation du plan autour de l'axe 1.

TABLEAU 3

Valeurs propres et % d'inertie expliquée par les 3 premiers axes pour chacune des 2 missions à Bol. Analyse portant sur les relevés moyens par type de fond

Inertie totale	Bol 1967		Bol 1970	
	241,1		113,6	
Vecteurs	λ	% expliqué	λ	% expliqué
1	0,5414	61,29	0,5205	96,14
2	0,2790	31,58	0,0136	2,50
3	0,0625	7,07	0,0065	1,20

La comparaison des fig. 5 aux résultats obtenus par l'étude des corrélations (Lévêque, 1972) montre que les conclusions que l'on peut tirer des deux méthodes sont les mêmes dans le cas présent à quelques nuances près : en 1967 l'analyse des correspondances isole beaucoup plus le peuplement de l'argile granulaire de celui des autres fonds (forte influence des *Byssanodonta*) que ne l'avait fait le coefficient de corrélation. Il en est de même en 1970 pour les peuplements du sable et de la tourbe.

La stabilité des peuplements à 3 ans d'intervalle a pu être vérifiée en soumettant les relevés moyens des deux années 1967 et 1970 et des 5 types de sédiment à l'analyse des correspondances. La position de chaque relevé est indiquée sur la fig. 6.

On constate que les relevés de la tourbe sont assez proches, ainsi que ceux de l'argile molle. Par contre, le relevé de l'argile granulaire de 1970 est assez éloigné de celui de 1967. Cet éloignement est parallèle à l'axe 2, et résulte comme on l'a déjà dit, d'une diminution de la densité des *Corbicula* et des *Byssanodonta* associée à une augmentation de la densité des *Cleopatra*. ces trois espèces contribuant d'ailleurs fortement à l'axe 2 (tabl. 4).

Le même phénomène se manifeste également, mais dans une moindre mesure, pour le relevé de 1970 de l'argile molle.

TABLEAU 4

Contributions totales des espèces à l'ensemble des axes et contribution relative pour les 3 premiers axes. Analyse portant sur l'ensemble des relevés moyens pour les 2 missions à Bol

Espèces	Contribution totale	Contributions relatives		
		1	2	3
<i>Melania</i>	181,1	0,495	0,113	0,391
<i>Cleopatra</i>	75,6	0,118	0,662	0,207
<i>Bellamyia</i>	13,8	0,001	0,256	0,107
<i>Corbicula</i>	41,8	0,136	0,495	0,036
<i>Caelatura</i>	5,2	0,047	0,027	0,012
<i>Pisidium</i>	108,1	0,673	0,140	0,186
<i>Byssanodonta</i>	207,0	0,122	0,662	0,164

Pour la vase, l'éloignement entre les relevés de 1967 et 1970 est surtout fonction de l'axe 1, pour lequel la contribution des *Melania* est forte, et résulte des changements faunistiques survenus sur ce substrat. Pour le sable enfin, la grande distance

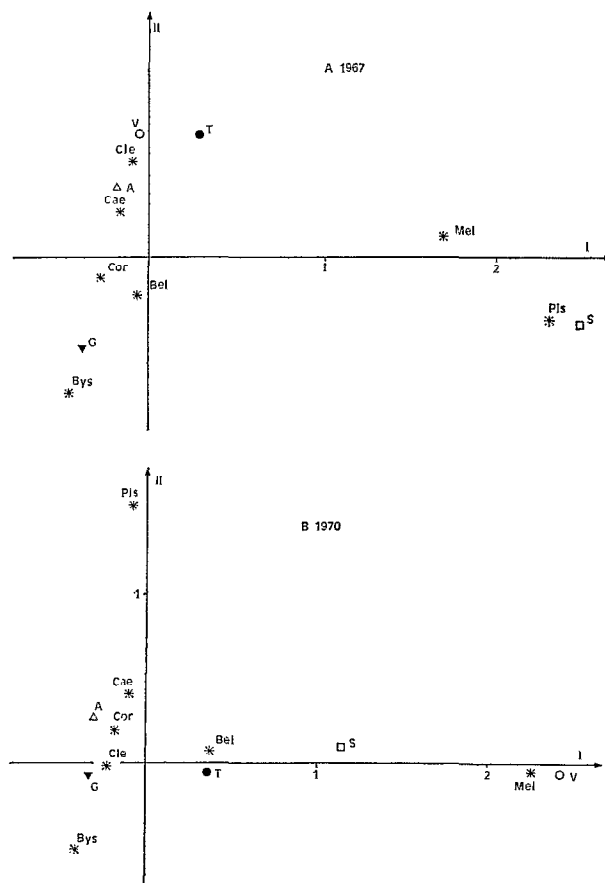


Fig. 5. — Position dans le plan des axes 1 et 2, des espèces et des relevés moyens par type de fond dans la région de Bol, en 1967 et en 1970.

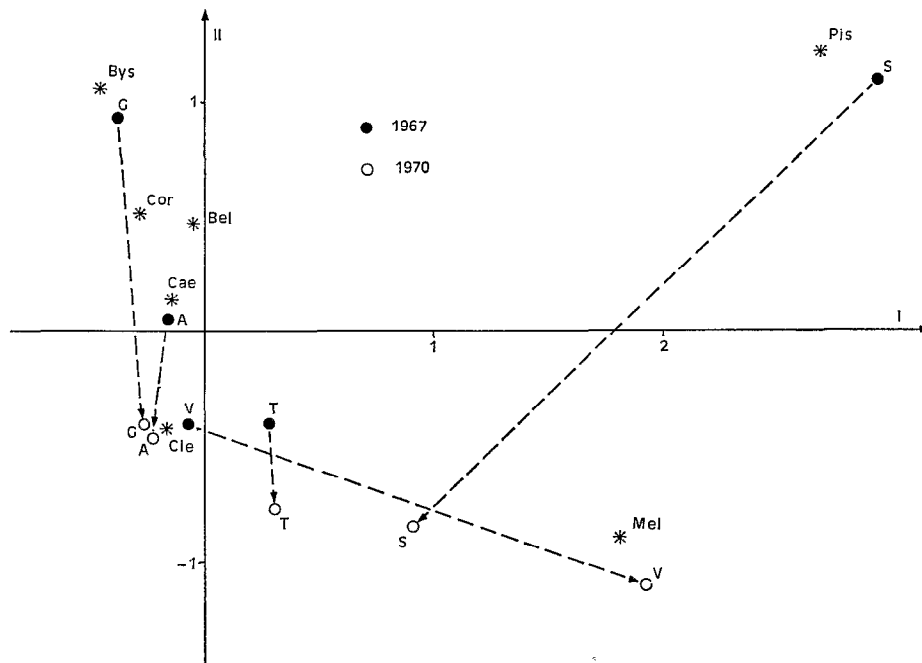


Fig. 6. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens par type de fonds. Analyse portant sur les résultats des années 1967 et 1970.

TABLEAU 5

Valeurs propres et % d'inertie expliquée par les 5 premiers axes pour l'ensemble des missions à Bol. Analyse portant sur les relevés moyens pour les deux missions à Bol

Inertie totale	632,6	
	λ	% expliqué
1	0,532	40,62
2	0,405	30,91
3	0,302	23,05
4	0,056	4,31
5	0,014	1,07

entre les relevés, traduit les profondes modifications survenues en 1970 pour toutes les espèces et particulièrement la quasi-disparition des *Pisidium*.

Les conclusions ci-dessus sont en tout point comparables aux résultats obtenus par l'étude des corrélations. L'avantage de la méthode utilisée ici est de mieux visualiser ces observations tout en montrant l'origine des modifications intervenues, si l'on recherche l'influence des espèces sur la position des relevés.

3. Ensemble du lac.

Comme pour la région de Bol, l'analyse des correspondances a été appliquée à l'ensemble des relevés de chaque mission (fig. 7 et 8, tabl. 6 et 8) et aux relevés moyens (fig. 9 et 10, tabl. 7 et 9). Chaque relevé est représenté par un signe conventionnel en fonction du biotope qu'il représente (cf. tabl. 10). En 1968, l'ensemble des relevés s'inscrit dans un triangle dont la base est à peu près parallèle au premier axe, et différencie les espèces *Melania* et *Cleopatra* qui ont une très forte contribution à cet axe. Mais ce sont surtout les *Corbicula* qui contribuent à l'axe 2. Pour les moyennes, l'axe 1 est déterminé par les mêmes espèces, mais ce sont les *Bellamyia* qui interviennent sur l'axe 2 au lieu des *Corbicula*.

De l'étude de ces deux figures, on peut distinguer grossièrement 3 grandes catégories de peuplements :

GRUPE 1 : ceux des biotopes 6-9-15-16-17-18 qui appartiennent tous à la zone centrale et à la zone nord du lac. Ce sont d'ailleurs les seuls biotopes caractéristiques pour ces zones au cours de la mission de 1968. Les peuplements sont à forte dominance de *Melania* et les relevés sont assez bien groupés pour un même biotope. La position des relevés moyens dans le plan des axes 1 et 2 montre cependant que les peuplements des biotopes 9 et 17 (archipel central)

TABLEAU 6

Valeurs propres et pourcentage d'inertie expliquée par les cinq premiers axes. Analyse portant sur l'ensemble des relevés effectués au cours de chaque mission

A	Lac 1968		Lac 1970	
	21102		17605,8	
Inertie totale				
Vecteurs	λ	% expli- qué	λ	% expli- qué
1	0,4039	41,68	0,4040	44
2	0,2514	23,82	0,2461	26,8
3	0,1857	17,6	0,1773	19,31
4	0,0923	8,75	0,0458	5
5	0,0496	4,7	0,0378	4,11

TABLEAU 7

Valeurs propres et pourcentage d'inertie expliquée par les cinq premiers axes. Analyse portant pour chaque mission sur les relevés moyens par biotope

B	Lac 1968		Lac 1970	
	1087,5		1026,5	
Inertie totale				
Vecteurs	λ	% expli- qué	λ	% expli- qué
1	0,2761	53,39	0,2793	55,30
2	0,1040	20,12	0,1343	26,59
3	0,0919	17,78	0,0751	14,87
4	0,0310	6,00	0,0091	1,81
5	0,0081	1,57	0,0044	0,88

TABLEAU 8

Contributions totales des espèces à l'ensemble des axes et contributions relatives pour les trois premiers axes. Analyse portant sur l'ensemble des relevés de chaque mission sur le lac

Espèces	1968			1970				
	Contribution totale	Contribution relative			Contribution totale	Contribution relative		
		1	2	3		1	2	3
<i>Melania</i>	3890,9	0,850	0,086	0,061	2519,8	0,666	0,068	0,261
<i>Cleopatria</i>	5898,3	0,883	0,111	0,004	4884,3	0,607	0,366	0,023
<i>Bellamya</i>	3306,6	0,020	0,008	0,958	3725,2	0,269	0,157	0,573
<i>Corbicula</i>	4078,2	0,037	0,892	0,034	4634,9	0,429	0,469	0,098
<i>Caelatura</i>	759,9	0,002	0,016	0,027	904,7	0,118	0	0,007
<i>Pisidium</i>	2033,4	0,002	0,150	0,012	772,5	0,001	0,001	0,003
<i>Byssanodonta</i>	1150,7	0,045	0,049	0,091	185,3	0,041	0,003	0,153

TABLEAU 9

Contributions totales des espèces à l'ensemble des axes et contributions relatives pour les trois premiers axes. Analyse portant sur les relevés moyens par biotope prospecté au cours de chacune des deux missions sur le lac

Espèces	1968			1970				
	Contribution totale	Contribution relative			Contribution totale	Contribution relative		
		1	2	3		1	2	3
<i>Melania</i>	267,7	0,835	0,144	0,017	146,0	0,628	0,110	0,260
<i>Cleopatra</i>	308,6	0,890	0,028	0,063	361,6	0,787	0,196	0,016
<i>Bellamya</i>	185,0	0,131	0,851	0,001	203,6	0,438	0,244	0,315
<i>Corbicula</i>	174,0	0,144	0,001	0,840	259,5	0,365	0,503	0,130
<i>Caelatura</i>	15,4	0,001	0,099	0,002	22,9	0,202	0,063	0,026
<i>Pisidium</i>	26,6	0	0,073	0,332	17,5	0,119	0,077	0,225
<i>Byssanodonta</i>	110,1	0,301	0,098	0,129	15,3	0,046	0,178	0,414

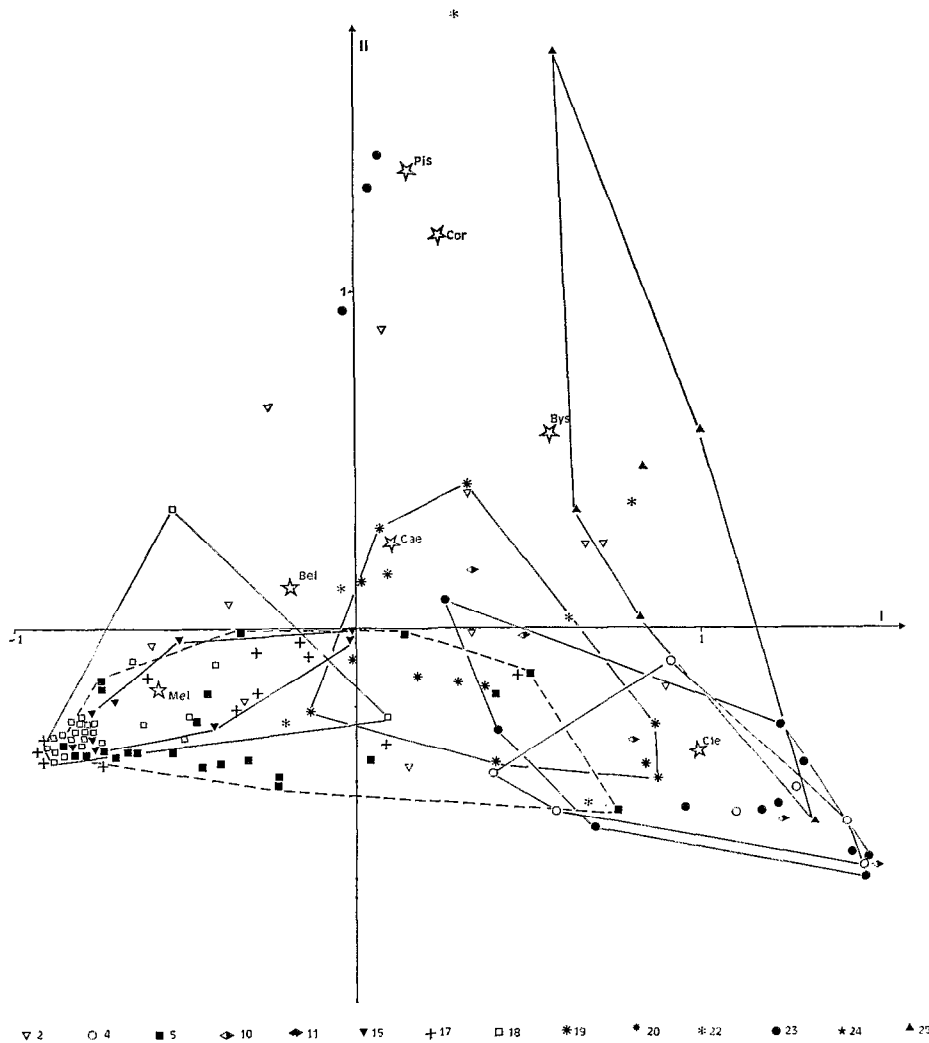


Fig. 7. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des différentes espèces et de chacun des relevés effectués sur le lac en 1968. Ces relevés sont représentés par un signe conventionnel selon le biotope auquel ils appartiennent.

TABLEAU 10. Liste des biotopes

- | | |
|--|---|
| 1. Sable (ensemble du lac) | 14. Tourbe des îlots bancs des eaux libres de l'est |
| 2. Pseudo-sable (à l'ouest du delta) | 15. Vase bleue de la zone centrale |
| 3. Pseudo-sable de la Grande Barrière | 16. Vase de la zone nord |
| 4. Argile bleue (est) | 17. Vase de l'archipel central |
| 5. Argile granulaire du sud | 18. Vase des eaux libres centrales |
| 6. Argile granulaire du nord | 19. Vase de la Grande Barrière |
| 7. Argile granulaire de la Grande Barrière | 20. Vase de la zone A |
| 8. Argile granulaire de l'archipel est | 21. Vase de la zone B |
| 9. Argile granulaire de l'archipel central | 22. Vase des îlots bancs du sud |
| 10. Tourbe de l'archipel est | 23. Vase de l'archipel est (ouest de Bol) |
| 11. Tourbe de la Grande Barrière | 24. Vase de l'archipel est (est de Bol) |
| 12. Tourbe des îlots bancs est | 25. Vase des îlots bancs est |
| 13. Tourbe des îlots bancs sud | |

sont plus riches en *Bellamy* que les autres. Au contraire dans le plan des axes 1 et 3 (pour ce dernier les *Corbicula* ont une forte contribution) ces biotopes sont assez bien groupés. En fait les peuplements de ces zones sont tous pauvres en *Corbicula*.

A cet ensemble il faudrait adjoindre le biotope 5 dont la majorité des relevés est très voisin de ce premier groupe. Ce biotope est cependant pauvre en *Bellamy* (plan des axes 1 et 2 des relevés moyens).

GRUPE II : Ceux des biotopes 4-7-8-11-14-23-24-25 qui sont à dominance de *Cleopatra*. Ces peuplements correspondent à des biotopes de la zone est, à l'exception des biotopes 7 et 11 qui appartiennent à la Grande Barrière. On remarquera que la dispersion des relevés sur la figure 7 est plus grande que pour le groupe 1.

Les relevés moyens sont assez bien groupés dans le plan des axes 1 et 2, mais l'axe 3 différencie assez nettement le biotope 8 et, à un degré moindre, les

biotopes 24 et 25 dont les peuplements paraissent plus influencés par les *Corbicula* que ceux des autres biotopes de ce groupe.

GRUPE 3 : ceux des biotopes 2-3-13-19-22 qui sont géographiquement situés entre les deux grands ensembles précédents et semblent posséder un peuplement intermédiaire, quant à la proportion relative des *Melania* et des *Cleopatra*, entre les deux peuplements extrêmes : l'un à forte dominance des *Cleopatra*, l'autre à forte dominance des *Melania*. Ces biotopes appartiennent à la zone sud, à la Grande Barrière, et à la vaste zone de pseudo-sable qui relie la Grande Barrière à la zone est. On notera cependant pour les relevés moyens que l'axe 2 différencie le pseudo-sable des eaux libres de l'est (2) du pseudo-sable de la Grande Barrière (3) plus riche en *Bellamy*. Au contraire l'axe 3 rapproche ces biotopes 2 et 3 et de manière générale, l'ensemble du groupe.

Les grandes tendances mises en évidence en 1968

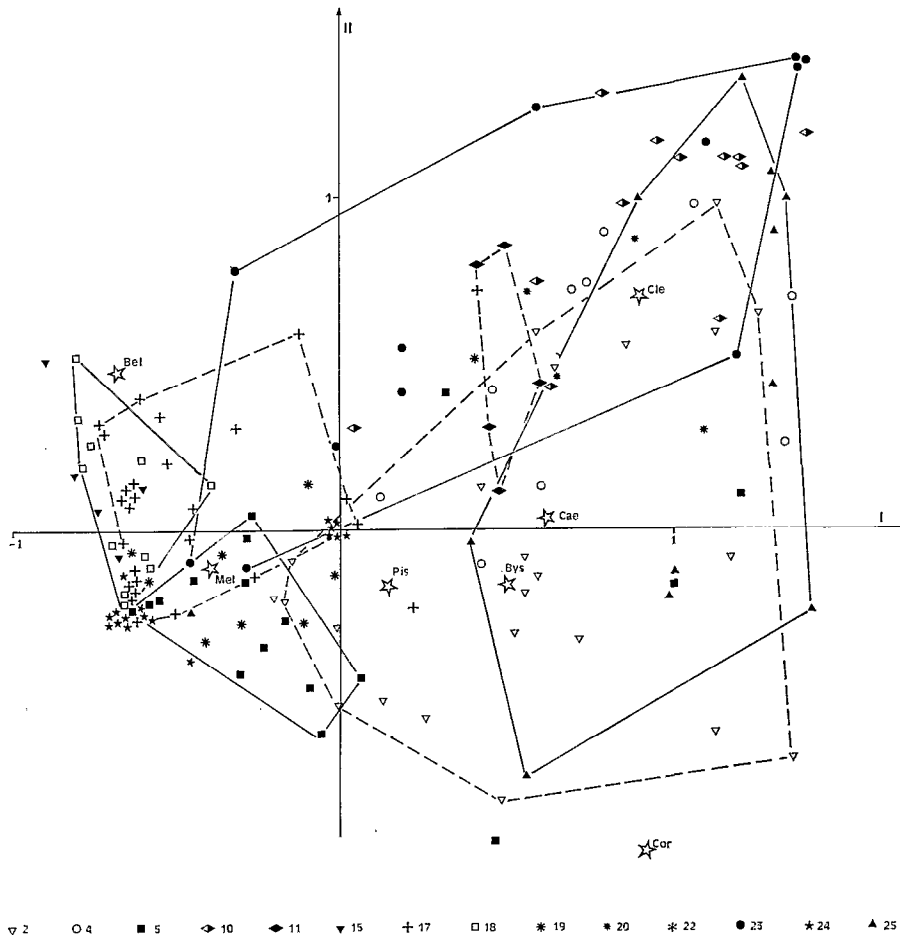


Fig. 8. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des différentes espèces et de chacun des relevés effectués sur le lac en 1970. Ces relevés sont représentés par un signe conventionnel selon le biotope auquel ils appartiennent.

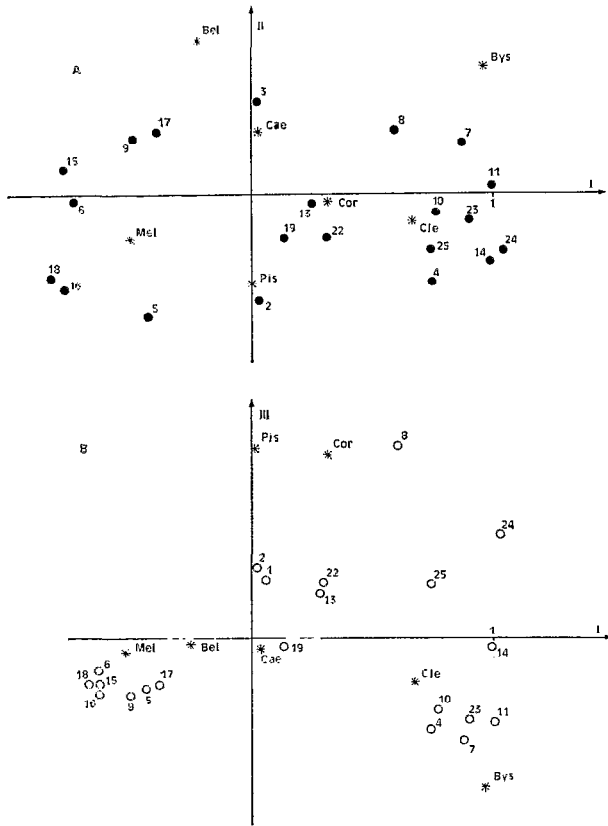


Fig. 9. — Position dans le plan des axes 1 et 2 (A) et 1 et 3 (B) des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1968 sur le lac Tchad.

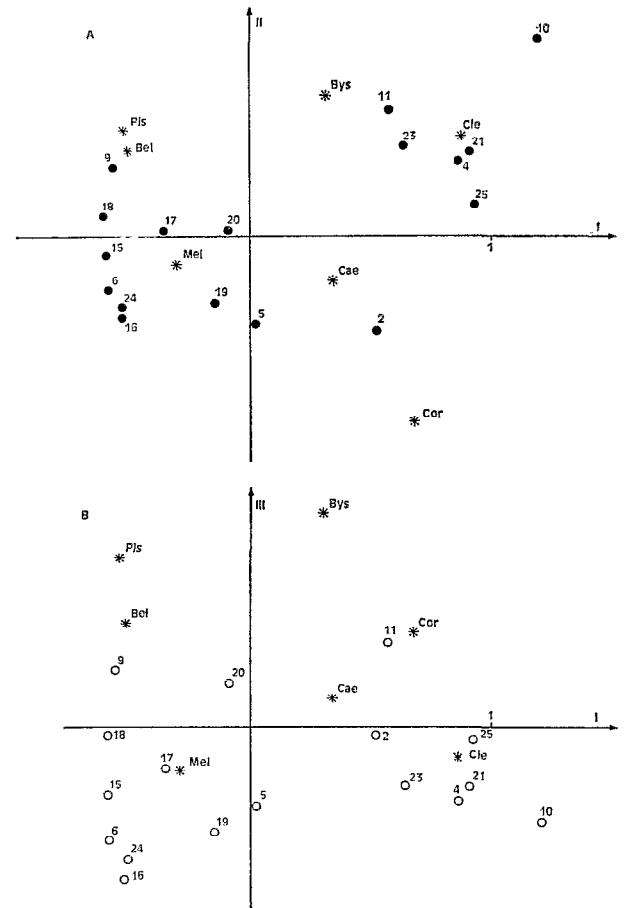


Fig. 10. — Position dans le plan des axes 1 et 2 (A) et 1 et 3 (B) des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1970 sur le lac Tchad.

se retrouvent en 1970 sur les fig. 8 et 10 avec cependant quelques petits changements :

— Le biotope 24 qui appartenait au groupe 2 se situe maintenant dans le groupe 1 des biotopes des zones nord et centrale. Il en est de même, mais de façon moins nette du biotope 19 qui se trouvait dans le groupe 3 en 1968 et du biotope 20 non prospecté en 1968.

— Bien que le relevé moyen du biotope 23 appartienne toujours au groupe 2, certains relevés de ce biotope (fig. 8) ont tendance à se rapprocher du groupe 1.

— Le biotope 10 du groupe 2 s'individualise par rapport aux autres biotopes de ce groupe, et le biotope 21, non prospecté en 1968, s'adjoint au groupe 2.

— Le groupe 3 n'est plus représenté que par le biotope 2 en 1970, soit que les autres biotopes n'aient pas été prospectés, soit qu'ils aient rejoint le groupe 1. A propos du biotope 2, il faut noter au passage (fig. 7 et 8) la dispersion assez grande des relevés dont

certains ont des affinités avec le groupe 1, d'autres avec le groupe 2.

— Le biotope 5 est plus individualisé qu'en 1968 par rapport au groupe 1. Il s'en distingue en particulier sur la fig. 10 par l'influence des *Corbicula* (forte contribution aux axes 1 et 2).

Toutes ces remarques concernant les modifications survenues dans le groupement des peuplements entre 1968 et 1970 apparaissent et s'expliquent plus clairement sur la fig. 11 où sont représentés les résultats, dans le plan des axes 1 et 2, de l'analyse de l'ensemble des relevés moyens des 2 années (tabl. 11).

Cette figure permet par la même occasion de vérifier la stabilité des peuplements. En 1970, on constate qu'un certain nombre de biotopes se sont déplacés plus ou moins parallèlement à l'axe 1 pour lequel les *Melania* et les *Cleopatra* ont une forte contribution. Le changement le plus marquant est celui du bio-

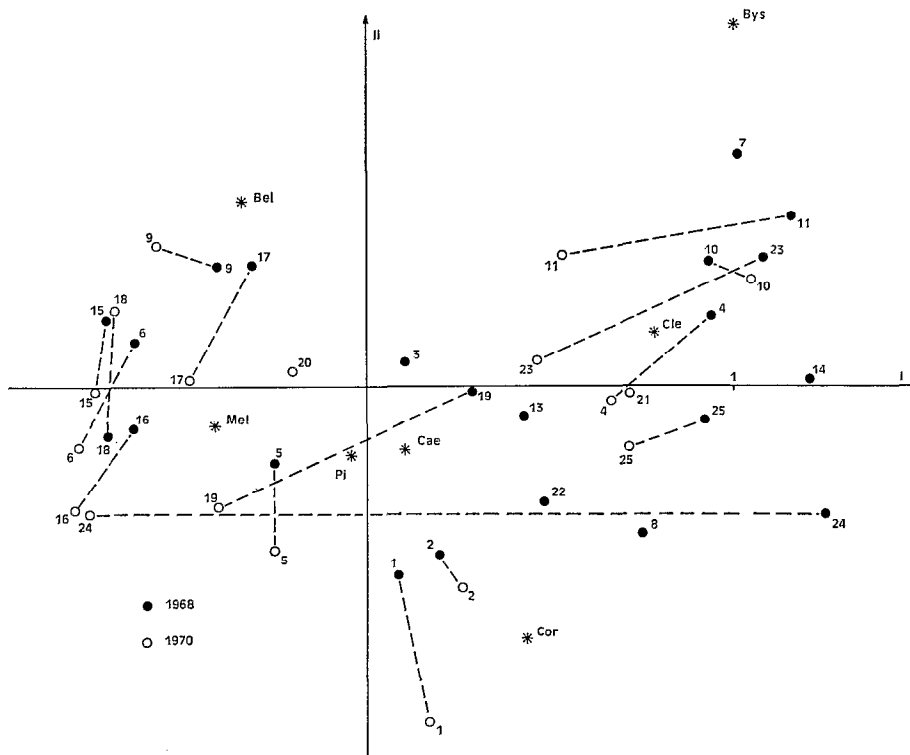


Fig. 11. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens des biotopes prospectés au cours des missions de 1968 et 1970 sur le lac Tchad.

TABEAU 11

Analyse portant sur les relevés moyens par biotope prospecté au cours des deux missions sur le lac

A : Valeurs propres et % d'inertie expliqué par les 5 premiers axes

B : Contributions totales et relatives des espèces aux axes

A			B				
Inertie totale	2245,4		Espèces	Contribution totale	Contribution relative		
Vecteurs	λ	% expliqué			axe 1	axe 2	axe 3
1	0,2853	52,4	<i>Melania</i>	432,9	0,784	0,060	0,148
2	0,1172	21,58	<i>Cleopatra</i>	699,2	0,892	0,035	0,063
3	0,0877	16,15	<i>Bellamyia</i>	388,5	0,213	0,454	0,313
4	0,0317	5,84	<i>Corbicula</i>	429,2	0,207	0,497	0,292
5	0,0145	2,67	<i>Caelatura</i>	46,8	0,015	0,039	0,017
			<i>Pisidium</i>	48,1	0,001	0,015	0,072
			<i>Byssanodonta</i>	200,6	0,219	0,207	0,017

tope 24 dont le peuplement était à dominance de *Cleopatra* en 1968 et qui est à dominance *Melania* en 1970. Ce biotope correspond à la vase de l'archipel est à l'est de Bol et il y a donc eu dans cette région, comme à Bol, un remplacement des *Cleopatra* par les *Melania*. Ce phénomène est également net pour les biotopes 23 (archipel est à l'ouest de Bol), 11 et 19

(Grande Barrière), et de manière moins sensible pour les biotopes 4 et 25 (zone est).

Il semble donc au vu de ces résultats, que les *Cleopatra* tendent à être supplantés par les *Melania* dans plusieurs biotopes de l'est du lac.

Par rapport à l'axe 2 (contribution importante des *Corbicula* et des *Bellamyia*) on note une diminution

de l'importance des *Bellamyia* dans les peuplements des biotopes 6, 15, 16 et 17, avec au contraire une augmentation de l'importance de cette espèce dans le biotope 18. De même, l'importance des *Corbicula* s'est accrue en 1970 dans les peuplements des biotopes 1 et 5.

Pour beaucoup de biotopes cependant, les profils spécifiques ont relativement peu changé entre les deux années, et l'on peut considérer qu'à l'exception des biotopes 24, 19, 23 et 11, le profil du peuplement est le même dans les autres biotopes à peu de choses près. Il faut en effet tenir compte des variations dues à l'échantillonnage qui peuvent expliquer certaines des différences observées. La comparaison des résultats concernant les affinités entre peuplements obtenus par l'analyse des correspondances, avec les interprétations par la méthode des dendrogrammes de l'étude des corrélations entre relevés moyens, montre qu'il existe un certain nombre d'analogies entre les deux méthodes mais aussi des différences importantes dans les conclusions que l'on peut en tirer. Les corrélations mettent en effet en évidence en 1970 :

— Une forte affinité entre les biotopes 6, 16, 23, 24, alors que l'analyse des correspondances sépare très nettement le biotope 23 des autres.

— Un groupe de biotopes 2, 4, 5, 19, 21, 25 dont certains sont assez éloignés par l'analyse des correspondances. En particulier, les biotopes 4, 21, 25 sont très différenciés des biotopes 5 et 19 (proches l'un de l'autre) et du biotope 2 (distant des deux groupes précédents).

— Une assez nette différence entre les biotopes de la zone nord (6 et 16) et ceux de la zone centrale alors qu'ils sont tous regroupés par l'analyse des correspondances.

— Un isolement des biotopes 10 et 11 qui ne présentent aucune affinité avec les autres biotopes. L'interprétation de l'analyse des correspondances est beaucoup plus nuancée (fig. 9) et montre que ces biotopes, tout en ayant une certaine tendance à s'isoler, sont cependant proches des biotopes de la zone est. Les deux analyses mettent en évidence la différence fondamentale qui existe entre les peuplements de la zone centrale et ceux de la zone est.

A la suite de ces observations, de nouvelles analyses ont été effectuées pour essayer d'apporter d'autres informations sur les peuplements et pour essayer de tester la méthode utilisée.

Tout d'abord il a été dit que les *Pisidium* et les *Byssanodonta* étaient des espèces peu abondantes sur le lac Tchad, particulièrement en 1970. On a donc éliminé ces deux espèces des relevés moyens et soumis ces derniers à l'analyse pour vérifier si le rôle des espèces rares pouvait être considéré comme négligeable dans les recherches des affinités entre les peuplements. Les résultats sont indiqués sur les

fig. 12 et 13. Il n'apparaît effectivement aucun changement notable, par rapport à l'analyse effectuée avec toutes les espèces, sur la position relative des relevés et des autres espèces. Les figures obtenues pour les deux axes sont en effet identiques aux fig. 9 et 10, si l'on effectue une rotation du plan de 180° autour de l'axe 1 en 1970.

Un autre problème que l'on peut chercher à résoudre vient des observations qui ont déjà été faites montrant généralement l'importance de deux espèces, *Melania* et *Cleopatra* qui sont presque toujours séparées par l'axe 1 et qui déterminent en grande partie la position relative des différents relevés par rapport à cet axe. On sait d'autre part que les *Melania* représentent plus de 50 % de l'effectif total en mollusques du lac. On peut se demander alors si cette espèce, très abondante, ne masque pas dans les profils certaines autres espèces qui pourraient permettre de mieux différencier les biotopes. On a donc soumis à l'analyse les relevés moyens des deux années en supprimant les *Melania*. En 1968 (fig. 14 et tabl. 12) la contribution des *Bellamyia* est alors importante pour le premier axe qui isole les biotopes du groupe 1 mis en évidence précédemment pour la totalité des espèces. Il apparaît donc pour les zones nord et centrale, que les *Melania* ne constituent pas le seul lien commun entre les peuplements des divers biotopes, mais que les *Bellamyia* entrent également pour une part importante dans la composition des peuplements de cette région. Les autres biotopes sont en effet tous situés sur l'axe 1 au niveau des *Cleopatra*.

L'axe 2 va quant à lui différencier le reste des peuplements en fonction de leur richesse en *Corbicula* et en *Cleopatra*. Il apparaît ainsi que les groupes 2 et 3 retenus auparavant ne sont plus justifiables dans ce cas, et que les *Corbicula* sont particulièrement bien représentés par rapport au reste de la faune surtout dans le biotope 1 (sable) et dans les biotopes 2 et 8 également.

En 1970 (fig. 15 et tabl. 13) les grandes lignes générales sont les mêmes, mais on notera cependant une diminution de l'importance relative des *Bellamyia* dans le profil spécifique du biotope 17 qui a déjà été signalée à propos de la fig. 11. D'autre part, dans le biotope 5, la proportion des *Corbicula* s'est accrue par rapport à 1968. Ce biotope est très proche alors du biotope 2, ce qui semble indiquer une certaine analogie entre les profils de leurs peuplements, qui diffèrent simplement par la proportion des *Melania* (fig. 10).

Pour l'année 1970, les relevés moyens ont alors été soumis à une autre analyse où les *Melania* et les *Cleopatra* avaient été supprimés de la liste des espèces (tabl. 14 et fig. 16). Le premier axe différencie les *Bellamyia* des *Corbicula*. On notera cette fois encore le bon groupement des biotopes du groupe 1 dans les peuplements desquels les *Corbicula* ne paraissent

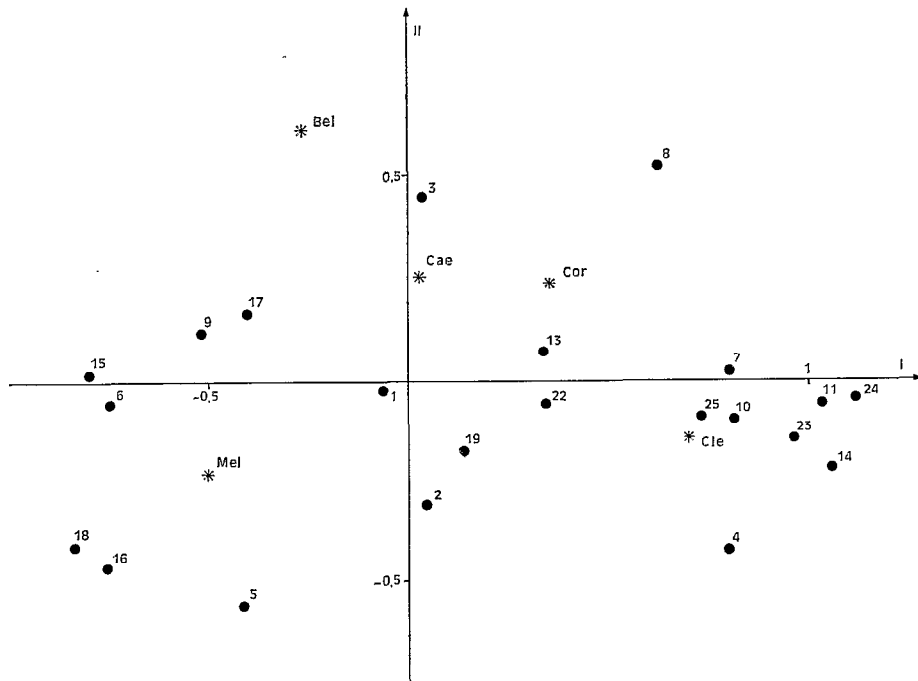


Fig. 12. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1968 sur le lac. Les *Pisidium* et les *Byssanodonta* ont été enlevés de la liste des espèces pour cette analyse.

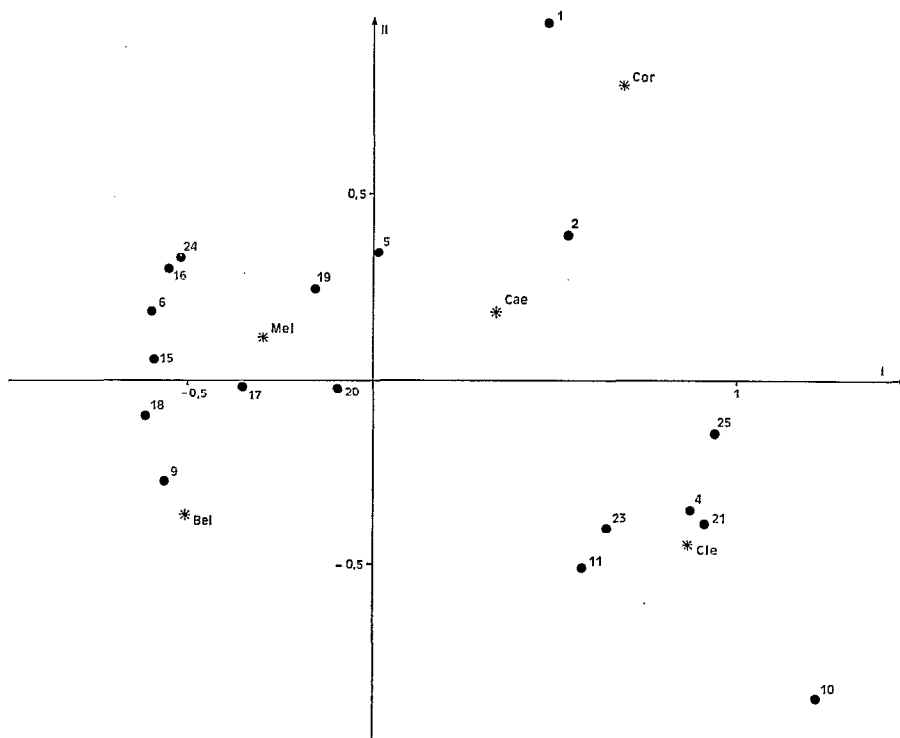


Fig. 13. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1970 sur le lac Tchad. Les *Pisidium* et les *Byssanodonta* ont été retirés de la liste des espèces pour cette analyse.

TABLEAU 12

Analyse portant sur les relevés moyens par biotope prospecté en 1968 sur le lac, les *Melania* ayant été ôtées de la liste des espèces

A : Valeurs propres et % d'inertie expliquée par les 5 premiers axes

B : Contributions totales et relatives des espèces aux axes

A			B				
Inertie totale	618,4		Espèces	Contribution totale	Contributions relatives		
Vecteurs	λ	% expliqué			axe 1	axe 2	axe 3
1	0,2778	57,31	<i>Cleopatra</i>	121,9	0,655	0,311	0,032
2	0,1407	29,04	<i>Bellamyia</i>	250,4	0,998	0,000	0,000
3	0,0427	8,82	<i>Corbicula</i>	141	0,150	0,832	0,009
4	0,0139	2,88	<i>Caelatura</i>	15,2	0,090	0,014	0,096
5	0,0094	1,94	<i>Pisidium</i>	27,6	0,027	0,398	0,000
			<i>Byssanodonta</i>	62,3	0,020	0,209	0,767

TABLEAU 13

Analyse portant sur les relevés moyens par biotope prospecté en 1970 sur le lac, les *Melania* ayant été ôtées de la liste des espèces

A : Valeurs propres et % d'inertie expliquée par les 5 premiers axes

B : Contributions totales et relatives des espèces aux axes

A			B				
Inertie totale	679,3		Espèces	Contribution totale	Contributions relatives		
Vecteurs	λ	% expliqué			axe 1	axe 2	axe 3
1	0,4613	66,72	<i>Cleopatra</i>	151,1	0,475	0,520	0,001
2	0,1836	26,55	<i>Bellamyia</i>	283,7	0,992	0,005	0,000
3	0,0252	3,64	<i>Corbicula</i>	189,4	0,474	0,519	0,005
4	0,0147	2,13	<i>Caelatura</i>	28,6	0,141	0,062	0,769
5	0,0065	0,94	<i>Pisidium</i>	20,1	0,284	0,006	0,070
			<i>Byssanodonta</i>	7,4	0,065	0,005	0,011

jouer aucun rôle. Inversement cette espèce est prépondérante dans d'autres biotopes : 1, 2, 4, 5, 19, 21, 25.

4. Les liaisons interspécifiques.

Le problème des liaisons interspécifiques est basé sur le postulat que les espèces dont les effectifs varient conjointement dans les relevés ont des exigences écologiques communes. Ce postulat doit être utilisé avec la plus grande prudence tant que l'on ne connaît pas les exigences écologiques de chaque espèce. En effet, pour chacun des facteurs écologiques connus ou inconnus on admet qu'il existe une zone optimale de développement de l'espèce, cette zone pouvant d'ailleurs varier elle-même si d'autres facteurs se modifient. Généralement les limites ne sont pas connues et dans la majorité des cas, on se contente donc de constater la présence simultanée ou non de

deux ou plusieurs espèces dans différents biotopes. Chez les mollusques benthiques du lac Tchad, on peut donc à la suite des analyses précédentes, constater deux faits importants :

— Les *Melania* et les *Cleopatra* sont toujours séparés par le premier axe qui extrait le plus d'information. Cependant (fig. 9 par exemple) ces deux espèces peuvent coexister dans certains biotopes. D'autre part l'une peut remplacer l'autre comme espèce dominante (vase à Bol, biotope 24). Ces deux espèces ne sont donc pas antagonistes puisqu'elles ne s'excluent pas, mais on pourrait plutôt les qualifier de « vicariantes ».

— Les *Bellamyia* sont abondants dans la zone centrale du lac et rares ailleurs. Inversement les *Corbicula* sont plus abondants à l'est de la Grande Barrière que dans la zone centrale. Ces espèces ne sont pas antagonistes car on les rencontre parfois dans le même biotope. D'autre part, l'une étant un

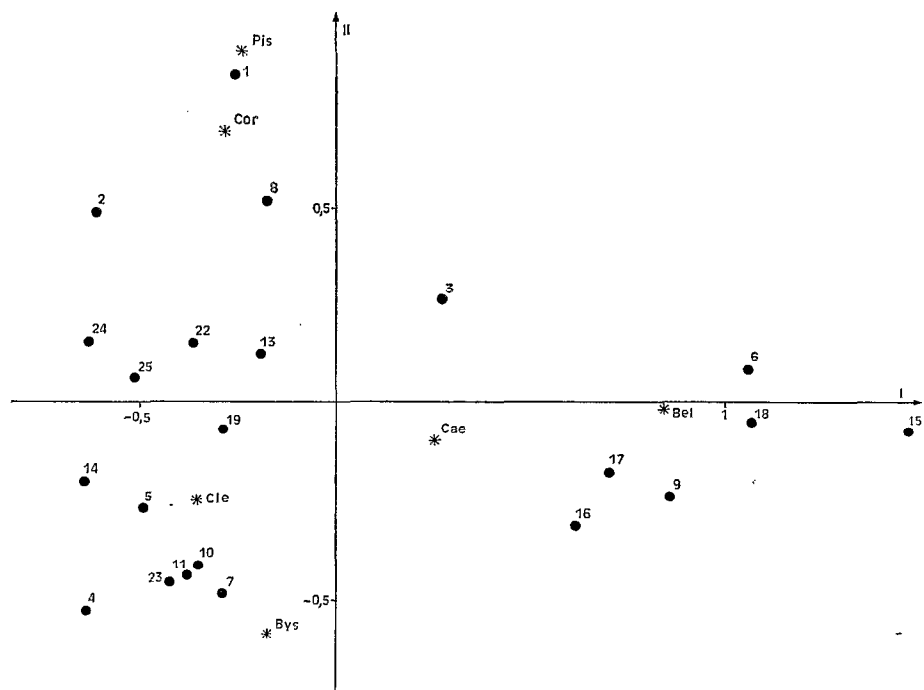


Fig. 14. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1968. Les *Melania* ont été retirés de la liste des espèces pour cette analyse.

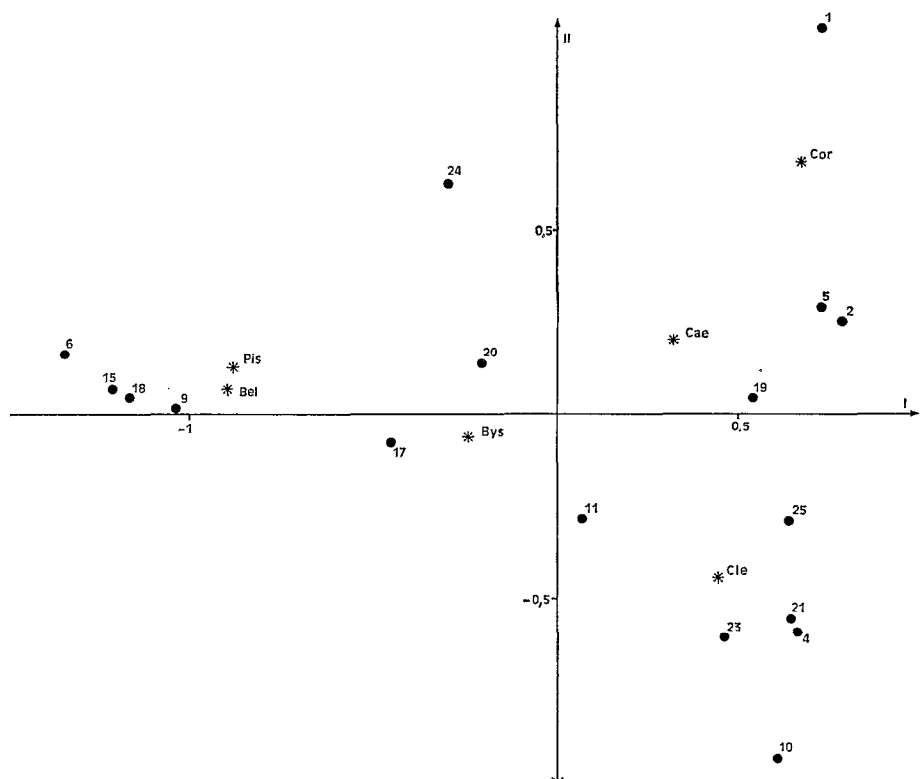


Fig. 15. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1970. Les *Melania* ont été retirés de la liste des espèces pour cette analyse.

TABLEAU 14

Analyse portant sur les relevés moyens par biotope prospecté en 1970 sur le lac, *Melania* et *Cleopatra* ayant été ôtés de la liste des espèces

A : Valeurs propres et % d'inertie expliquée par les 4 premiers axes

B : Contributions totales et relatives des espèces aux axes

A			B				
Inertie totale	376,5		Espèces	Contribution totale	Contributions relatives		
Vecteurs	λ	% expliqué			axe 1	axe 2	axe 3
1	0,5465	86,64	<i>Bellamya</i>	132,2	0,993	0,001	0,003
2	0,0527	8,35	<i>Corbicula</i>	184,8	0,981	0,015	0,000
3	0,0175	2,78	<i>Caelatura</i>	38,9	0,285	0,707	0,004
4	0,0140	2,23	<i>Pisidium</i>	12,5	0,175	0,078	0,550
			<i>Byssanodonta</i>	9,1	0,027	0,000	0,332

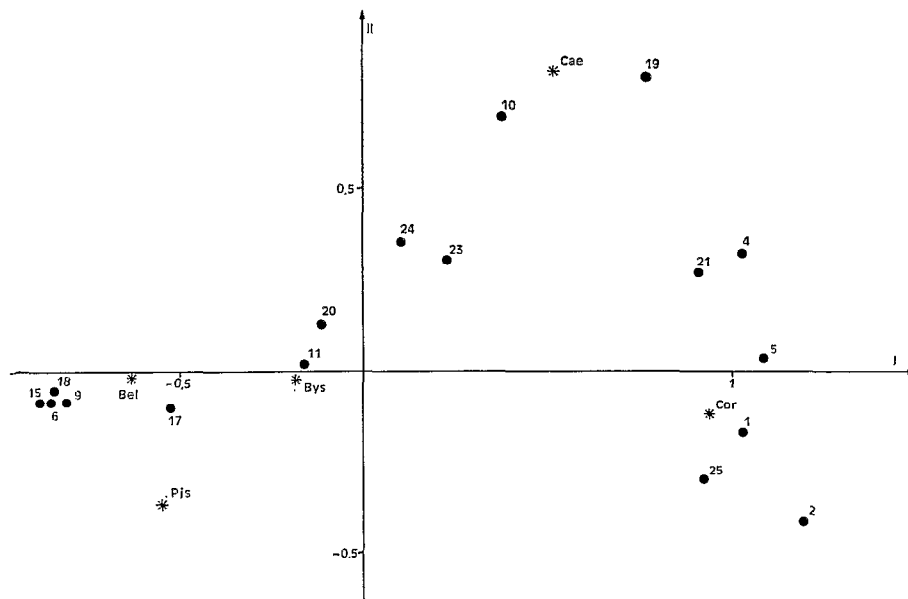


Fig. 16. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1970 sur le lac. Les *Melania* et les *Cleopatra* ont été retirés de la liste des espèces pour cette analyse.

Lamellibranche et l'autre un Prosobranch, leur mode de vie est très différent et l'on ne peut pas les considérer comme des espèces vicariantes. Il semble que ce soit alors les conditions écologiques différentes dans les deux zones qui expliquent leur répartition. Les *Corbicula* se rencontrent en effet en abondance sur le fonds de sable, de pseudo-sable et d'argile granulaire, autant de types de sédiments qui sont rares dans la zone centrale.

On peut chercher à retrouver par l'analyse des correspondances, les groupes d'espèces mis en évidence par les corrélations.

Pour la zone de Bol tout d'abord, on avait trouvé

en 1970 une forte corrélation entre les *Cleopatra*, *Corbicula*, *Caelatura* et *Byssanodonta*. Ce groupe se retrouve par les correspondances (fig. 5). Les *Bellamya* sont assez proches de ce groupe mais *Pisidium* et *Melania* sont bien individualisés. Ces résultats sont comparables à ceux obtenus par les corrélations.

En 1967, il en était de même pour les deux groupes d'espèces observés : *Melania* et *Pisidium* d'une part, *Cleopatra*, *Corbicula*, *Caelatura*, *Bellamya* et *Byssanodonta* d'autre part.

On retrouve donc par les deux méthodes une constante pour ces deux années : le groupe des espèces *Cleopatra*, *Corbicula*, *Caelatura* et *Byssano-*

donta, et à un moindre degré *Bellamy*, qui paraissent avoir des exigences écologiques communes dans cette zone tout au moins. Il faut noter que ces espèces sont surtout abondantes dans les argiles. Par contre *Melania* et *Pisidium*, assez proches en 1967, sont nettement séparés en 1970.

Pour l'ensemble du lac maintenant, les corrélations avaient mis en évidence en 1970 le groupe *Corbicula*, *Caelatura*, *Cleopatra* et deux autres sous-groupes : *Byssanodonta* *Pisidium* et *Melania-Bellamy*. Il apparaît que ce classement n'est plus tout à fait le même par les correspondances et que les espèces sont séparées les unes des autres à l'exception de *Pisidium* et *Bellamy*.

En 1968, la seule proximité constatée par rapport aux trois premiers axes est celle qui existe entre *Corbicula* et *Pisidium*.

De l'ensemble de ces analyses, il apparaît donc que les liaisons interspécifiques sont variables d'une année à l'autre, et de la zone de Bol à l'ensemble du lac. La seule conclusion réelle que l'on puisse tirer est qu'il n'existe aucune liaison constante entre les diverses espèces de mollusques benthiques du lac Tchad. Mais on peut également en conclure que la recherche des liaisons interspécifiques ne peut se faire sur une simple série de relevés sans risque d'interprétations erronées. Dans certaines conditions, certaines espèces ont effectivement des variations d'abondance identiques. Il reste à le vérifier dans d'autres conditions pour prouver que ces liaisons ne sont pas fortuites.

5. Discussions et conclusions.

Les résultats généraux de l'analyse des correspondances appliquée aux peuplements benthiques des mollusques du lac Tchad sont, dans leurs grandes lignes, identiques aux résultats obtenus précédemment par l'interprétation des matrices de corrélation. On peut cependant grâce à l'analyse des correspondances, pousser plus loin l'étude des données, et en extraire davantage d'informations. L'interprétation des axes principaux d'inertie permet, à l'aide des proximités entre relevés et espèces, d'expliquer dans une certaine mesure les raisons des affinités observées entre certains peuplements.

Les principaux faits mis en évidence en ce qui concerne les peuplements sont les suivants :

— Influence de la nature des fonds, ou du moins des conditions qui prévalent à leur niveau, sur la composition des peuplements en mollusques. Dans la zone de Bol en particulier, l'ensemble des relevés effectués sur un même type de substrat se différencie généralement assez nettement des autres relevés. Sur le lac et pour des biotopes appartenant à une même zone géographique, la nature des fonds intervient sur

la composition des peuplements. C'est le cas, sur la fig. 9 des biotopes 19 (vase) et 11 (tourbe) de la Grande Barrière, 24 (vase) et 10 (tourbe) de l'archipel est, 5 (argile granulaire) et 22 (vase) de la zone sud.

— Présence de deux grandes zones de peuplements bien distinctes géographiquement. Elles sont surtout mises en évidence dans l'analyse par l'importance relative des espèces *Melania* et *Cleopatra* dans la composition des profils spécifiques. Ce sont les zones nord et centrale à forte dominance des *Melania*, et la zone est à forte dominance des *Cleopatra* en 1968 (ce phénomène n'est plus aussi net en 1970 du fait du remplacement des *Cleopatra* par les *Melania* dans certains biotopes). Entre ces deux zones existe un certain nombre de peuplements de transition dans lesquels les *Melania* et les *Cleopatra* ont une importance relative plus ou moins équivalente. Selon leur proximité géographique de l'un des deux ensembles précédents, ces peuplements de transition seront plus ou moins influencés cependant par l'une ou l'autre des espèces dominantes.

Les peuplements de la zone centrale s'individualisent également par la proportion élevée des *Bellamy* et le peu d'importance des *Corbicula*. Au contraire, dans les autres biotopes du lac, les *Corbicula* jouent un rôle beaucoup plus grand que les *Bellamy* dans la composition des profils.

— Mise en évidence d'un processus d'évolution des peuplements dans la zone est où les *Melania* ont supplanté les *Cleopatra* à Bol, mais aussi dans d'autres biotopes (24 en particulier).

On peut faire quelques remarques en ce qui concerne la méthode utilisée ici et en particulier le groupement des relevés appartenant à un même biotope. On constate en effet sur les fig. 7 et 9 par exemple, que les relevés des biotopes de la zone est sont généralement moins groupés que ceux de la zone centrale. Il peut y avoir deux raisons à cela. L'une est que l'on a affaire à un peuplement hétérogène, ce qui est vraisemblablement le cas en 1970 du biotope 23 (fig. 8) dans lequel (et comme pour le biotope 24 où l'évolution est achevée) les *Melania* semblent être en train d'éliminer les *Cleopatra* en certains endroits. Mais d'autre part, le profil d'un relevé sera d'autant plus perturbé par la présence ou l'absence d'un individu ou d'une espèce que le nombre d'individus recueillis sera lui-même plus faible. Si l'on travaille toujours avec la même surface d'échantillonnage (comme ce fut le cas ici) certains prélèvements peuvent renfermer plusieurs centaines d'individus et d'autres en contenir moins d'une dizaine. Il est certain que l'allure des profils (en pourcentage d'abondance des espèces) sera susceptible de varier beaucoup plus pour les relevés où la densité des individus est faible que pour ceux où la densité est élevée. A la limite, sur des peuplements très clairsemés, il n'est

pas inconcevable de récolter un seul individu d'une espèce dans un prélèvement et un seul individu d'une autre espèce dans un autre prélèvement. Il est alors très probable que ces deux relevés ne seront pas situés à proximité l'un de l'autre sur le plan de projection des axes principaux. On ne peut en déduire pour autant que les relevés appartiennent à deux peuplements distincts car on se trouve alors à la limite d'utilisation de la méthode. Dans ce cas l'expérience du biologiste doit intervenir pour apprécier la validité des résultats obtenus. Ce problème se pose pour beaucoup de biotopes de la zone est du lac Tchad où la densité est faible et dont les relevés sont beaucoup plus dispersés que ceux de la zone centrale où la densité est élevée.

On remarquera en particulier sur un exemple précis, celui du biotope 23 (fig. 7) que trois relevés sont très éloignés des autres. Or ils ne renferment pas

l'espèce dominante (*Cleopatra*) de cette région où la densité n'est que de quelques individus par prélèvement. On peut estimer dans ce cas que les fluctuations observées sont dues au hasard de l'échantillonnage plutôt qu'à une hétérogénéité des peuplements. La variabilité observée pour les relevés du biotope 25 a également la même origine.

Il n'en est cependant plus de même pour les relevés du biotope 2 qui correspond à la vaste zone pseudo-sable qui relie la zone est à celles du sud et de la Grande Barrière.

Dans ce cas la densité des peuplements est assez élevée. La grande dispersion des relevés provient vraisemblablement de l'hétérogénéité du peuplement de ce type de sédiment, peut-être due à la grande surface occupée et au fait que ses extrémités coïncident avec des zones de peuplements très différents.

BIBLIOGRAPHIE

- BENZÉCRI (J. P.), 1968. — Distances distributionnelles et métriques du χ^2 en analyse factorielle des correspondances. Publ. du labor. de Stat. I.S.U.P. Paris.
- CORDIER (B.), 1965. — L'analyse des correspondances. Thèse de 3^e cycle, Rennes.
- DUPONT (B.), LÉVÊQUE (Ch.), 1968. — Biomasse en mollusques et nature des fonds dans la zone est du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, II, 2 : 113-126.
- LEBART (L.), FÉNELON (J. P.), 1971. — Statistique et informatique appliquées. Dunod, Paris, 426 p.
- LÉVÊQUE (Ch.), 1972. — Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, étude des peuplements et estimation des biomasses. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, VI, 1 : 3-46.