

DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS BIOLOGIE, ET ESTIMATION DE LA PRODUCTION DES MOLLUSQUES BENTHIQUES DU LAC TCHAD

G. LÉVÊQUE*

Hydrobiologiste de l'O.R.S.T.O.M.

RÉSUMÉ

Grâce à des prélèvements réguliers, les populations de mollusques benthiques ont été suivies durant plus d'un an dans trois localités (Samia, Bol, Baga Kawa). L'évolution de la structure démographique (structure en taille) des populations au cours des prélèvements successifs a permis de préciser la biologie des espèces étudiées et plus particulièrement la période de reproduction et la longévité. Ainsi les *Bellamya* et les *Melania* se reproduisent toute l'année avec cependant une diminution du taux de natalité en saison fraîche. Inversement les *Corbicula* ont une période de forte reproduction en saison fraîche. Pour cette dernière espèce, la longévité qui est d'environ un an dans les conditions habituelles peut être considérablement allongée (jusqu'à trois ans et plus) dans certaines conditions de milieu.

Après avoir présenté brièvement deux méthodes de calcul de la production dans le cas des cohortes (méthodes de Bojsen-Jensen et méthode du taux instantané de croissance pondérale) une méthode a été proposée qui est applicable aussi bien aux cohortes qu'aux populations à structure complexe. Elle nécessite l'utilisation conjointe de la croissance pondérale moyenne d'un individu et de la structure démographique des populations. On calcule ainsi un taux instantané de croissance pondérale de la population (G) à partir duquel on peut estimer la production instantanée par la formule $P = G.B$.

Cette méthode a été testée avant d'être appliquée aux populations de mollusques benthiques du lac Tchad. Dans le cas de cohortes de *Corbicula* et de *Bellamya* en élevage expérimental *in situ*, les résultats obtenus par la méthode proposée ou des méthodes plus classiques sont très voisins. Il en est de même pour des populations de *Bellamya* en élevage expérimental.

La production annuelle (en poids organique sec et en coquilles) des populations naturelles de *Melania*, *Cleopatra*, *Bellamya* et *Corbicula* a été estimée dans les stations où avaient été faites les études de démographie et de dynamique. Le rapport P/B annuel a également été calculé afin de comparer plus facilement les résultats. Il varie selon les espèces et les localités mais il est généralement compris entre 3 et 6.

L'utilisation du taux instantané de croissance pondérale de la population (G) a été discutée. On a montré pour diverses espèces l'existence d'une relation entre G et le poids moyen d'un individu de la population (W). Cette relation n'est valable que dans certaines limites de W . D'autre part il existe aussi une assez bonne relation entre G et la longévité moyenne pour diverses espèces de mollusques aquatiques.

SUMMARY

In accordance with periodical samplings, populations of benthic molluscs from lake Chad have been observed for more than one year in three localities (Samia, Bol et Baga Kawa). The evolution of the demographic structure (size structure) of the populations during successive samplings has given us the opportunity to specify the biology of the studied species and more particularly reproduction periods and longevity. So, *Bellamya* and *Melania* reproduce all the year round, nevertheless during the cool season a decrease of the birth rate can be notice. On the opposite, *Corbicula* have a heavy reproduction during this cool season. With regard to this last species, the longevity which is usually of one year in the normal conditions, can be considerably extended (to three years and more) under certain conditions of environment.

* École Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46, rue d'Ulm, 75005-Paris.

After a brief explanation of two methods for production calculation in the case of cohorts (Bojsen Jensen method and method of instantaneous growth rate) one method has been suggested which is available as well for the cohorts than to the populations with complex age structure. This method requires to use both the average weight growth of one individual and the demographic structure of populations. Following this method, the instantaneous growth rate of the population (G) may be obtained and from which, the instantaneous production could be estimated with the formula $P = G \times B$.

This method has been experimented before it has been applied to benthic molluscs populations from lake Chad. With the cohorts of *Corbicula* and of *Bellamya* in experimental *in situ* rearings, the obtained results with the said method or with more classical ones are very similar. It is the same for the *Bellamya* populations in experimental rearings.

The annual production (for dry organical weight and for shells weight) of natural populations of *Melania*, *Cleopatra*, *Bellamya* and *Corbicula* has been estimated in localities where the studies of demography and dynamics have been effected. The annual P/B ratio has been also calculated in order to compare more easily the results. According to the species, and the localities, it varies between 3 and 6.

The use of instantaneous growth rate (G) of the population has been discussed. It has been pointed out for different species the presence of a relation between G and the average weight of an individual of the population ($\bar{W}$). This relation is valid only within certain limits of $\bar{W}$. On the other hand, another fairly good relation exists between G and average longevity for different species of aquatic molluscs.

L'étude de la production des écosystèmes, qui a suscité des recherches de plus en plus nombreuses au cours de ces dernières années, constitue une approche quantitative plus fondamentale des phénomènes naturels qui se déroulent dans l'écosystème que de simples estimations de biomasse. De tels travaux sont indispensables à un double point de vue : sur le plan théorique, ils conduisent à une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes; sur le plan pratique, ils permettent d'envisager une exploration plus raisonnée des milieux naturels.

Dans le domaine des eaux continentales le Programme Biologique International, en particulier, a favorisé et encouragé les recherches sur la production dans les eaux douces. C'est dans cet esprit qu'ont été entreprises les recherches sur le lac Tchad effectuées par l'équipe d'Hydrobiologie de l'O.R.S.T.O.M. Un tel programme se justifiait d'autant plus que le lac Tchad contribue notamment à l'économie des pays riverains et que la pêche en particulier se développe très rapidement dans le lac et dans son réseau fluvial. Il s'agissait néanmoins d'un programme ambitieux qui, en raison de la diversité des peuplements ne pouvait être réalisé que par la collaboration d'une équipe de spécialistes travaillant chacun dans des domaines particuliers. Les recherches sur la productivité des mollusques benthiques, un des groupes zoologiques les mieux représentés dans la biomasse (LÉVÊQUE, 1972), constituent donc un élément important dans la réalisation de ce programme.

Tout essai d'estimation de la production de popu-

lations naturelles implique l'acquisition de données de base sur la vitesse de croissance des espèces d'une part, sur la structure démographique et la densité des peuplements d'autre part. Dans le cas présent, il était hors de question d'étudier la production des mollusques dans les différents biotopes du lac. L'obtention des données de base nécessite en effet des observations assez régulièrement espacées dans le temps qui auraient posé des problèmes matériels insurmontables en raison de la superficie du lac qui est de l'ordre de 20 000 km². Il était donc indispensable de choisir quelques stations dans lesquelles les peuplements pourraient être considérés comme représentatifs des peuplements du lac, et d'extrapoler ensuite les résultats obtenus à l'ensemble de la biomasse. Ces stations devaient être facilement repérables, accessibles, et héberger si possible la majorité des espèces importantes dans la biomasse de l'ensemble du lac.

Le choix a porté sur les zones de Bol, Samia et Baga Kawa (fig. 1). Dans chacune de ces localités, des élevages *in situ* ont été réalisés pour calculer la courbe de croissance des différentes espèces, et des prélèvements ont été effectués assez régulièrement dans quelques stations. Le dépouillement de ces prélèvements a permis de connaître les variations saisonnières de densité, d'établir les structures démographiques des populations et de préciser la biologie des espèces, en ce qui concerne notamment les périodes de reproduction. En outre des observations complémentaires ont été réalisées pour certaines espèces dans d'autres endroits du lac comme le delta du Chari par exemple.

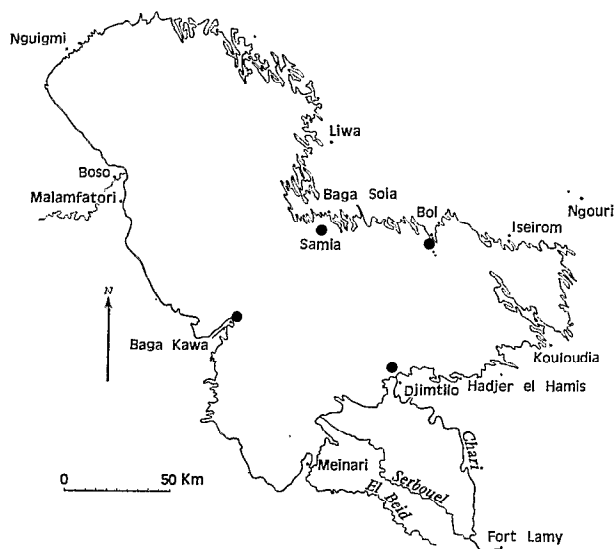


Fig. 1. — Situation des stations étudiées.

A. DYNAMIQUE DES PEUPELEMENTS ET ÉTUDE DÉMOGRAPHIQUE

L'étude des variations de densité en fonction du temps est un préliminaire indispensable à toute estimation de production d'une population naturelle. Dans le cas des mollusques du lac Tchad, dont la durée de vie est égale ou supérieure à un an, cette étude a été suivie durant un cycle annuel qui fait intervenir les fluctuations saisonnières d'ordre climatique ou hydrologique. Conjointement à ces observations, l'analyse de la structure démographique et de son évolution au cours d'une série chronologique de prélèvements, permet d'interpréter les variations de densité et de préciser la biologie des espèces.

Un certain nombre d'observations préliminaires concernant les variations saisonnières de densité des mollusques benthiques du lac Tchad avait déjà été réalisé dans la zone est du lac (DEJOUX, LAUZANNE, LÉVÊQUE, 1969). Ces études ont été reprises et complétées à Bol et étendues à d'autres régions du lac (Samia et Baga Kawa).

1. Méthodes.

Les prélèvements ont été réalisés avec une benne d'Ekman de 30 cm de côté. Le sédiment récolté a été lessivé sur des tamis de maille 0,8 mm et les mollusques triés sur place étaient conservés dans l'alcool à 70°.

Les observations ont été effectuées dans trois localités éloignées géographiquement (Bol, Samia,

Baga Kawa) afin de comparer la dynamique des populations d'une même espèce dans diverses conditions de milieu. Pour chacune de ces localités quelques stations choisies en fonction de la nature des fonds ont fait l'objet de prélèvements réguliers. Dans les deux stations de Samia et les trois stations de Baga Kawa, vingt coups de benne étaient donnés lors de chaque passage. Dans les trois stations de Bol où la densité des organismes est plus faible, la surface de prélèvements était de trois à six mètres carrés suivant les stations.

Pour les espèces qui constituent une part importante de la biomasse (LÉVÊQUE, 1972) et dont on voulait étudier la productivité, la structure en taille de la population a été déterminée lors de chaque prélèvement dans un certain nombre de stations où elles étaient bien représentées. Une des dimensions de la coquille (hauteur pour les Prosobranches, largeur pour les Lamellibranches) était prise comme critère pour établir les histogrammes d'abondance des individus par classe de taille. Ce sont les mêmes dimensions qui ont été utilisées pour établir les courbes de croissance en taille des espèces. Pour chaque prélèvement, et pour chaque espèce, quelques centaines d'individus étaient généralement mesurés, lorsqu'ils étaient en nombre suffisant tout au moins. Les mensurations étaient faites à la loupe binoculaire à oculaire micrométrique pour les espèces de petite taille (classes de taille de 5 en 5 divisions micrométriques, 5 divisions = 0,875 mm) ou au pied à coulisse (classes de taille de mm en mm).

Les structures en taille des populations ont été utilisées pour interpréter les variations de densité des espèces. Elles ont servi également de base aux calculs de la production. Il faut noter que l'interprétation des variations de densité au cours de séries chronologiques dans une même station, nécessite parfois de faire appel à des phénomènes d'émigration ou d'immigration. Bien que ces phénomènes existent et soient parfois démontrables, il n'en reste pas moins qu'il est souvent difficile de faire la part exacte entre immigration et mortalité par exemple. En raison de cette difficulté, l'influence possible de ces facteurs sera sous-entendue dans les interprétations ultérieures.

2. Structures en taille des populations et dynamique des peuplements.

2.1. BOL.

A la suite d'une étude préliminaire qui avait montré l'influence de la nature des fonds sur la composition des peuplements en mollusques benthiques (DUPONT et LÉVÊQUE, 1968), des prélèvements réguliers ont été effectués de novembre 1967

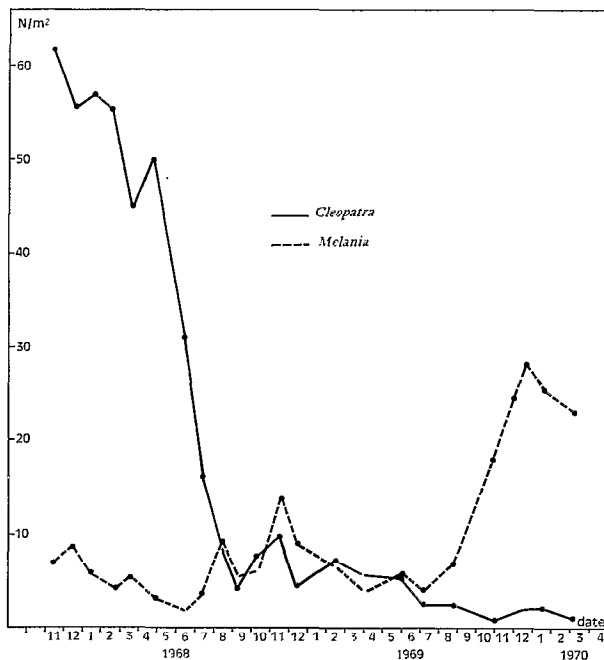


Fig. 2. — Bol, station 1 ; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (novembre 1967 à mars 1970).

à avril 1970 dans trois stations de la région de Bol, chacune de ces stations correspondant à un type de fond déterminé.

— station 1 sur fond de vase (fig. 2).

Nettement dominants en 1967, les *Cleopatra* régressent rapidement vers le milieu de 1968 puis plus lentement jusqu'en 1970. Au contraire, les *Melania* peu abondants en 1967 et 1968, voient leur densité augmenter en 1969 et 1970.

On assiste donc à une évolution en sens inverse de la densité de ces deux espèces et au remplacement progressif des *Cleopatra* par les *Melania* entre 1967 et 1970. Ce phénomène n'est pas particulier à la station étudiée et l'on a pu montrer (LÉVÊQUE, 1972) que cette évolution était non seulement générale à tous les fonds de vase de la région de Bol, mais affectait également une grande partie des fonds de vase de l'archipel est. L'augmentation de la teneur en eau des vases en liaison avec la baisse du niveau du lac pourrait expliquer ce remaniement dans la structure des peuplements.

— station 2 sur argile molle (fig. 3).

Cleopatra est l'espèce dominante dans cette station. Sa densité décroît d'abord lentement et

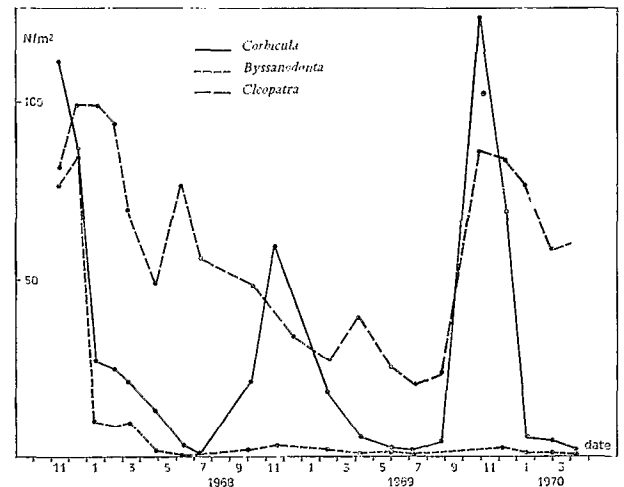


Fig. 3. — Bol, station 2 ; variation de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (novembre 1967 à avril 1970).

plus ou moins régulièrement de décembre 1967 à août 1969 puis remonte assez brutalement en octobre 1969 pour décliner de nouveau par la suite. L'examen des structures de taille (fig. 4) permet de constater que l'augmentation de densité en octobre 1969 résulte d'une forte natalité (un mode de jeunes bien marqué à cette époque), alors que cette dernière paraît être faible et ne pas compenser la mortalité naturelle durant tout le reste de la période d'observation. Il n'apparaît donc pas de cycle saisonnier d'abondance des *Cleopatra* dans cette station, alors que l'on observe chaque année un maximum de densité des *Corbicula* en début de saison fraîche qui correspond à une période de forte reproduction de l'espèce. Les *Byssanodonta*, abondants en novembre 1967 diminuent rapidement et disparaissent presque complètement par la suite.

— station 3 sur fond d'argile granulaire (fig. 5).

Les fonds d'argile granulaire sont les plus riches en espèces de la région de Bol et hébergent une grande partie de la biomasse en mollusques benthiques de cette région. A l'inverse de ce qui se passe dans la station 2, la densité des *Cleopatra*, assez faible au début des observations, augmente en deux paliers, l'un au début de 1969, l'autre à la fin de 1969, pour atteindre des densités moyennes de 400 individus par m². L'examen des structures en taille des populations montre que ces deux augmentations de densité sont le résultat d'une forte natalité (fig. 6). Les *Corbicula* comme à la station 2 ont un cycle saisonnier bien marqué avec un maximum en début de saison fraîche qui correspond également à une

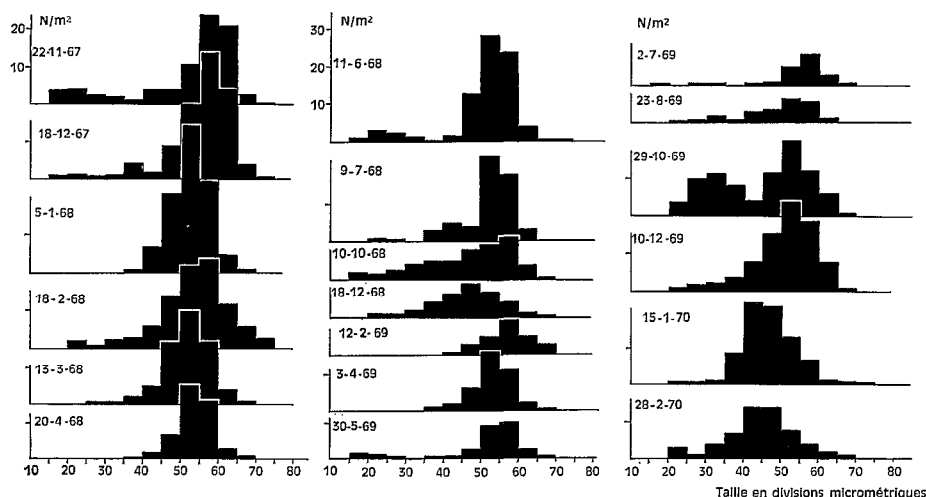


Fig. 4. — Bol, station 2 ; structure en taille des populations de *Cleopatra* au cours des prélèvements successifs.

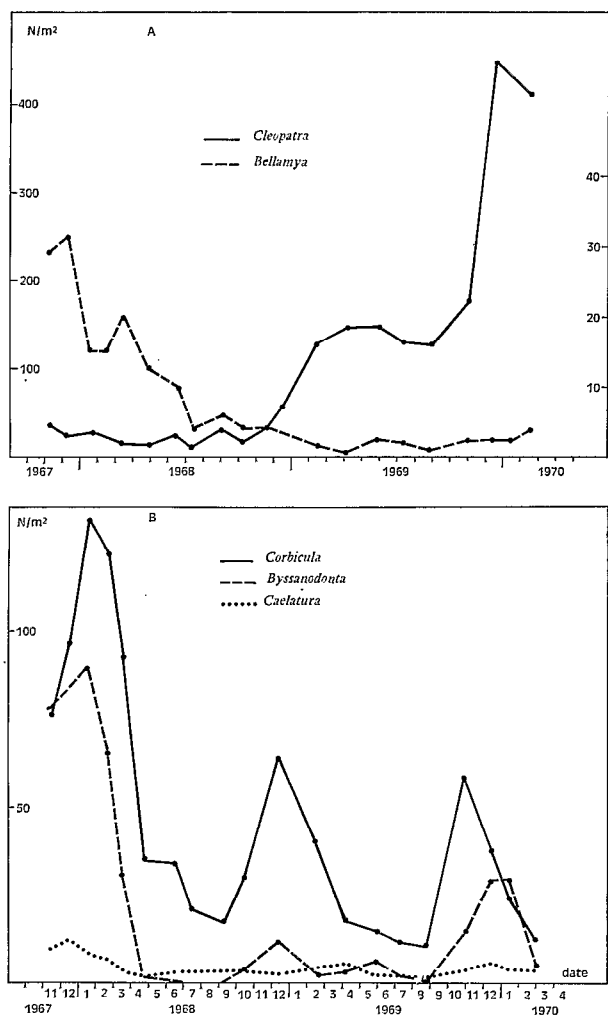


Fig. 5. — Bol, station 3 ; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (novembre 1967 à mars 1970).

période de forte reproduction (fig. 6). Le même phénomène s'observe avec les *Byssanodonta* pour lesquels il existe également un cycle saisonnier d'abondance. La densité des *Bellamya* régresse très rapidement au début de 1968 et cette espèce disparaît presque complètement par la suite. Enfin, l'effectif des *Caelatura* ne paraît pas sensible aux variations saisonnières et leur densité reste toujours faible et constante durant la période d'observation.

L'évolution de la composition spécifique du peuplement de la station 3, entre 1967 et 1970, peut être mise en évidence en soumettant les relevés mensuels à l'analyse des correspondances (fig. 7) (LÉVÊQUE et GABORIT, 1972). A dominance de petits Lamellibranches (*Corbicula* et *Byssanodonta*) à la fin de 1967 et au début de 1968, le peuplement se modifie progressivement au cours de 1968 pour devenir à dominance de *Cleopatra*. La densité de cette dernière espèce n'a pas augmenté durant cette période, mais celle des petits Lamellibranches a, par contre, fortement diminué. Par la suite, le peuplement reste relativement stable et toujours à dominance de *Cleopatra* dont la densité augmente alors que celle des *Corbicula* et des *Byssanodonta* reste faible.

L'étude des variations de densité des mollusques benthiques dans les trois stations précédentes confirme et explique un certain nombre de conclusions obtenues à partir de l'étude des peuplements dans la région de Bol en 1967 et 1970 (LÉVÊQUE, 1972). On soulignera en particulier, de 1967 à 1970, la diminution de la densité et de l'importance des petits Lamellibranches (*Byssanodonta* et *Corbicula*) dans les stations 2 et 3, ainsi que la forte augmentation des *Cleopatra* sur les fonds d'argile granulaire et des *Melania* sur les fonds de vase.

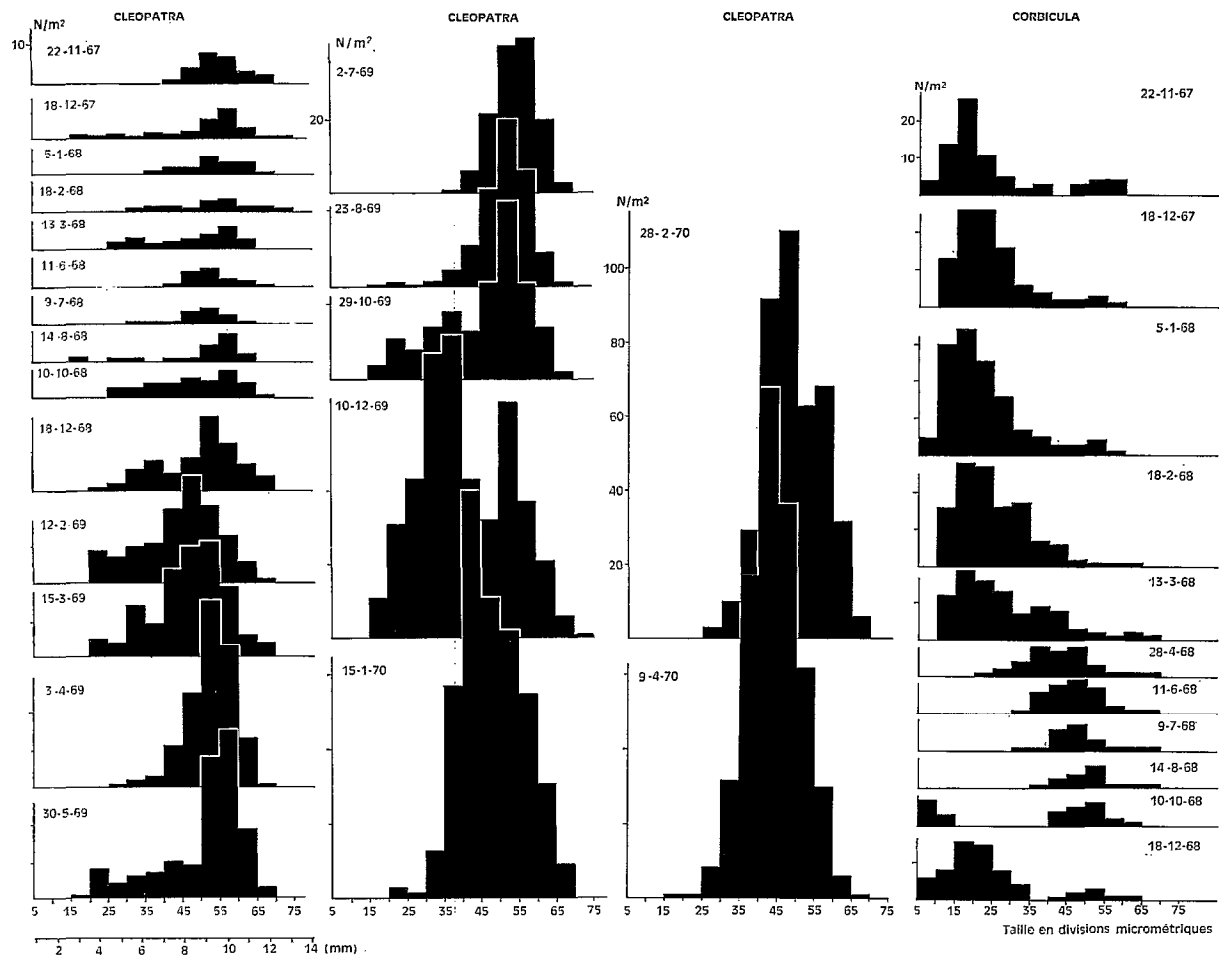


Fig. 6. — Bol, station 3 : structure en taille des *Cleopatra* et des *Corbicula* au cours des prélèvements successifs.

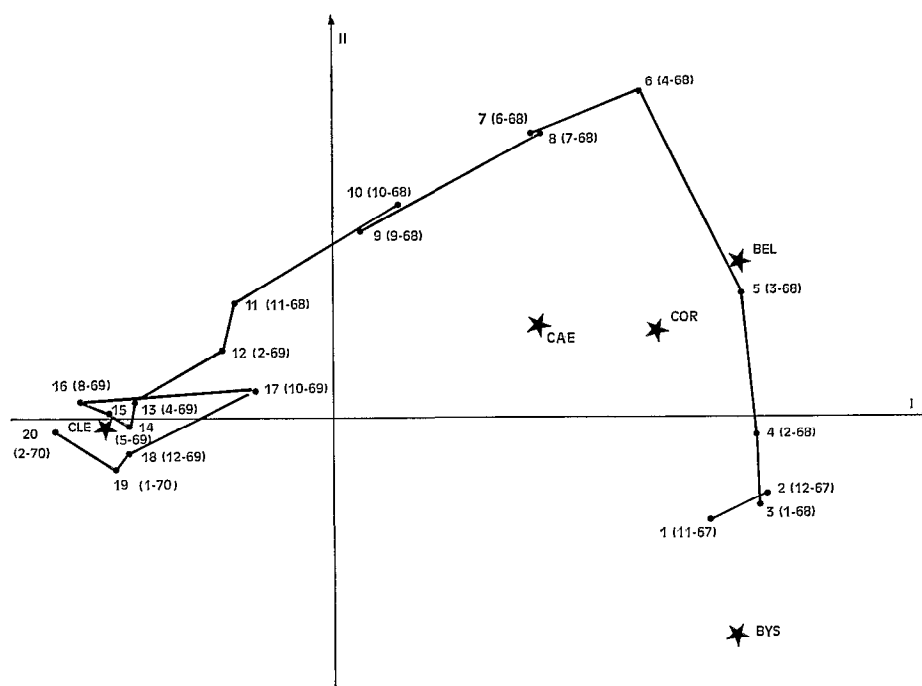


Fig. 7. — Bol, station 3 ; analyse des correspondances portant sur les relevés successifs effectués de novembre 1967 à février 1970. Position des relevés et des espèces dans le plan des axes 1 et 2.

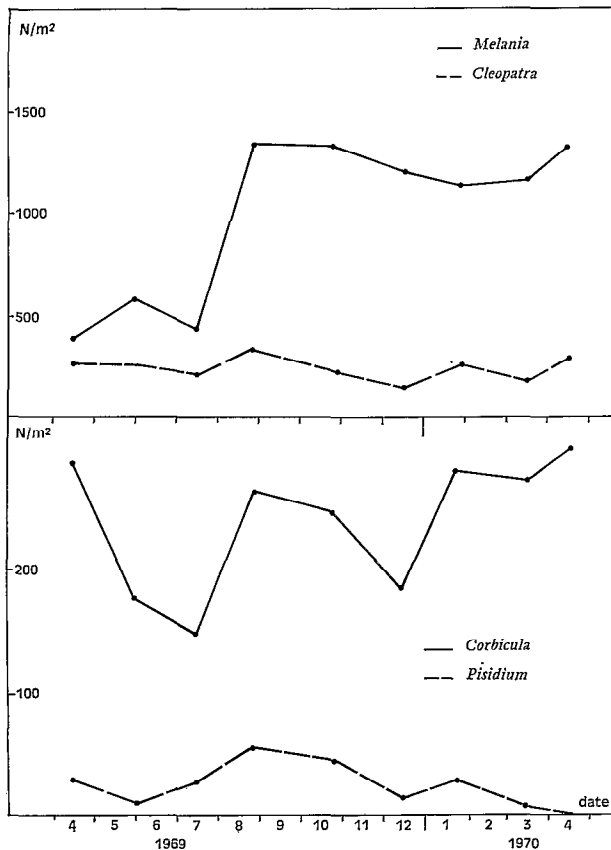


Fig. 8. — Samia, station 1; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (avril 1969 à avril 1970).

2.2. SAMIA.

Deux stations ont été prospectées durant un an dans cette localité.

— station 1 sur sable un peu vaseux (fig. 8).

La densité des *Cleopatra* ne varie pas beaucoup au cours de l'année et les jeunes individus de cette espèce (fig. 9) sont rares dans la population sauf en avril 1969. On observe par contre une brutale augmentation de la densité des *Melania* en août 1969 qui ne semble pas due à la reproduction, mais plutôt à une immigration massive à cette époque d'individus âgés comme on peut le voir en examinant la structure en taille de la population (fig. 9). Cette immigration est probablement la conséquence de deux phénomènes concomitants, étiage du lac en juillet-août, et baisse générale du niveau du lac depuis 1965, qui ont entraîné l'exon-

dation de régions voisines provoquant ainsi la fuite des mollusques vers des fonds plus hospitaliers. Par la suite, la densité des *Melania* décline légèrement pour remonter en avril 1970 avec l'apparition d'un grand nombre de jeunes individus.

Les *Corbicula* présentent des maximums de densité qui coïncident avec des périodes de forte reproduction (avril et août 1969, janvier 1970).

— station 2 sur fond sablo-vaseux (fig. 10).

Dans cette station, l'augmentation progressive de la densité des *Cleopatra*, serait plutôt la conséquence d'un phénomène d'immigration que de la natalité car le nombre de jeunes individus reste toujours très faible dans la population (fig. 11). Pour les *Melania*, on note la présence de stades jeunes durant presque toute l'année avec des maximums en juillet 1969 et mars 1970, qui correspondent à des augmentations de densité. Quant aux *Bellamya*, on assiste à l'installation d'une population dans la station puisque leur densité très faible en avril 1969, augmente très rapidement jusqu'en août puis se maintient à un niveau à peu près constant. Pour les *Corbicula* enfin, la densité diminue rapidement après la forte reproduction d'avril 1969 puis demeure assez constante jusqu'en janvier 1970 où elle augmente de nouveau du fait de la reproduction.

2.3. BAGA KAWA.

Trois stations ont fait l'objet de prélèvements réguliers pendant un an.

— station 1 sur fond de sable (fig. 12 et 13).

Situé en eau peu profonde, le peuplement de cette station a subi l'influence des variations de niveau du lac. On observe de manière générale une diminution de la densité de toutes les espèces avec cependant des maximums au moment des périodes de forte reproduction. Il existe également un cycle saisonnier bien marqué pour les *Corbicula* (fig. 13), avec une reproduction maximale en mars-avril et un minimum de densité en saison chaude et au début de la saison fraîche.

— station 2 sur fond sablo-vaseux (fig. 14 et 15).

On constate une forte mortalité des *Corbicula* au début de la saison fraîche qui n'est pas compensée par la reprise de la reproduction en mars. Les *Cleopatra* ont deux maximums (en juillet 1969 et mars 1970) et il y a une forte mortalité des *Melania* en saison fraîche. La densité des *Bellamya* diminue

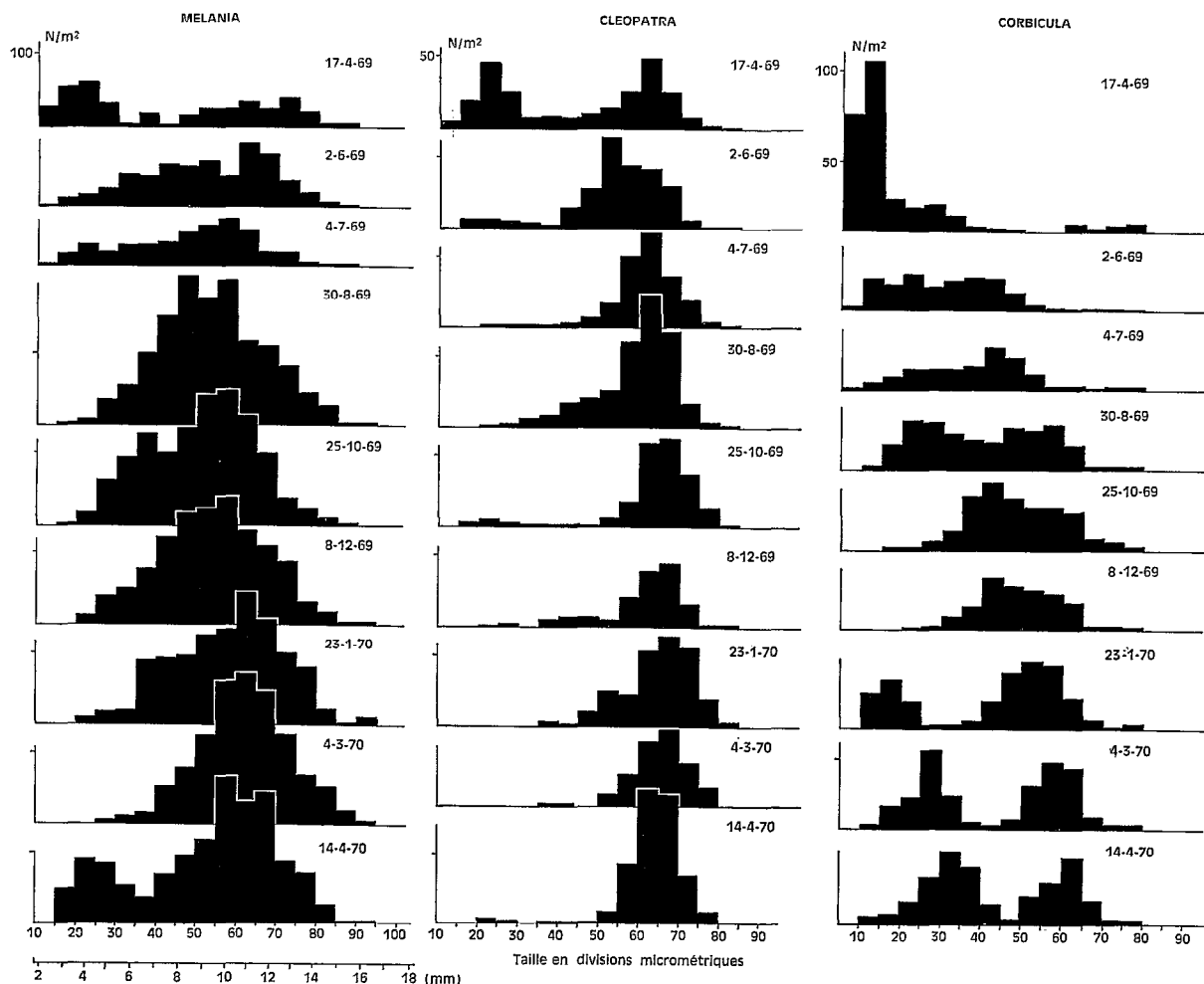


Fig. 9. — Samia, station 1 ; structure en taille des populations de *Melania*, *Gleopatra* et *Corbicula* au cours des prélèvements successifs.

en saison fraîche pour augmenter rapidement en mars-avril du fait de la reproduction.

— station 3 sur fond vaso-sableux (fig. 16 et 17).

Dans cette station comme dans les précédentes, la densité des *Corbicula* est maximale (août 1969, mars 1970) quand il y a apparition de nombreux jeunes individus dans la population, et elle atteint son minimum en saison fraîche. La diminution des *Melania* en décembre 1969 est le résultat d'une forte mortalité ou d'une émigration car les stades jeunes sont encore présents à cette époque. La densité des *Cleopatra* augmente dans cette station,

à l'inverse des stations précédentes, en raison d'une forte natalité en octobre 1969 et mars 1970 en particulier. Enfin, la densité des *Bellamyia* reste relativement stable tout au long de l'année, avec cependant un maximum en avril.

3. Commentaires biologiques.

3.1. CORBICULA AFRICANA.

L'étude des histogrammes de fréquence de taille dans les différentes stations met en évidence l'exis-

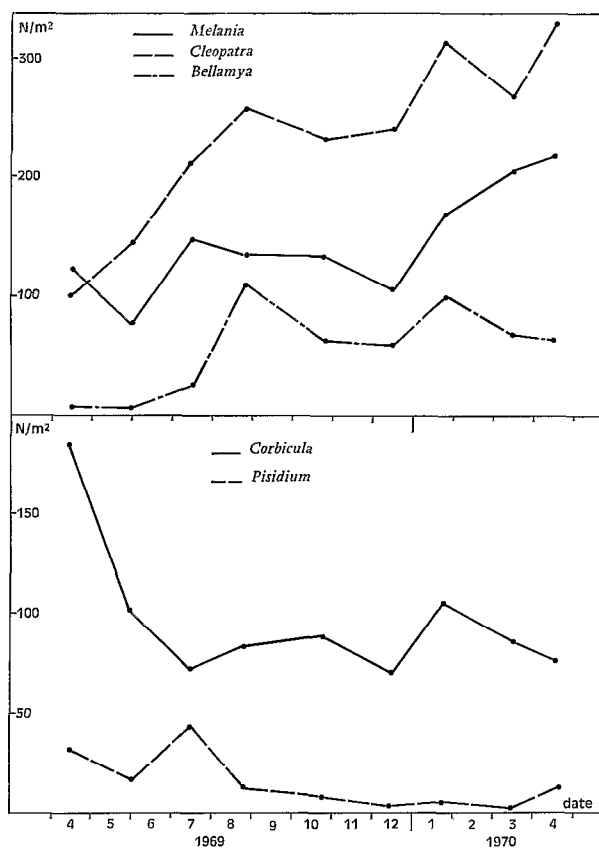


Fig. 10. — Samia, station 2; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (avril 1969 à avril 1970).

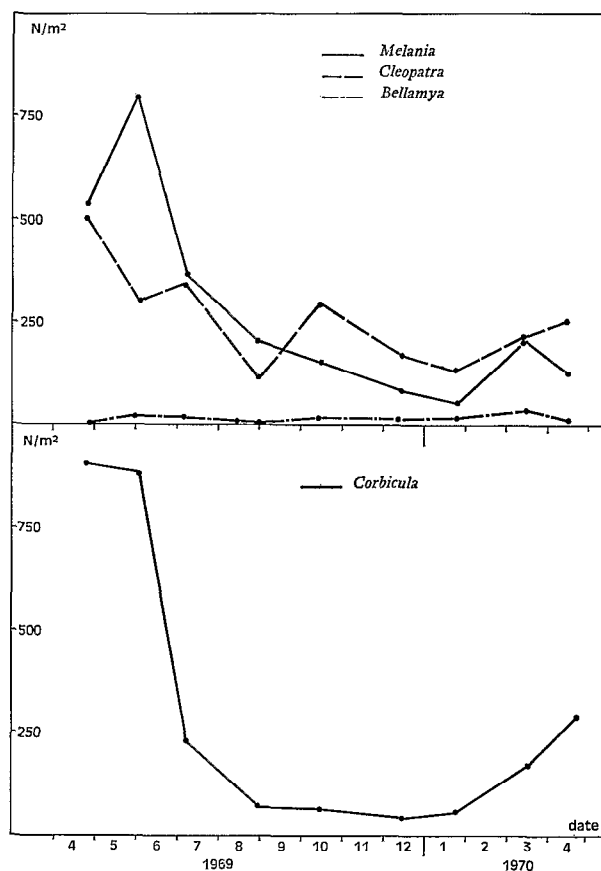


Fig. 12. — Baga Kawa, station 1; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (avril 1969 à avril 1970).

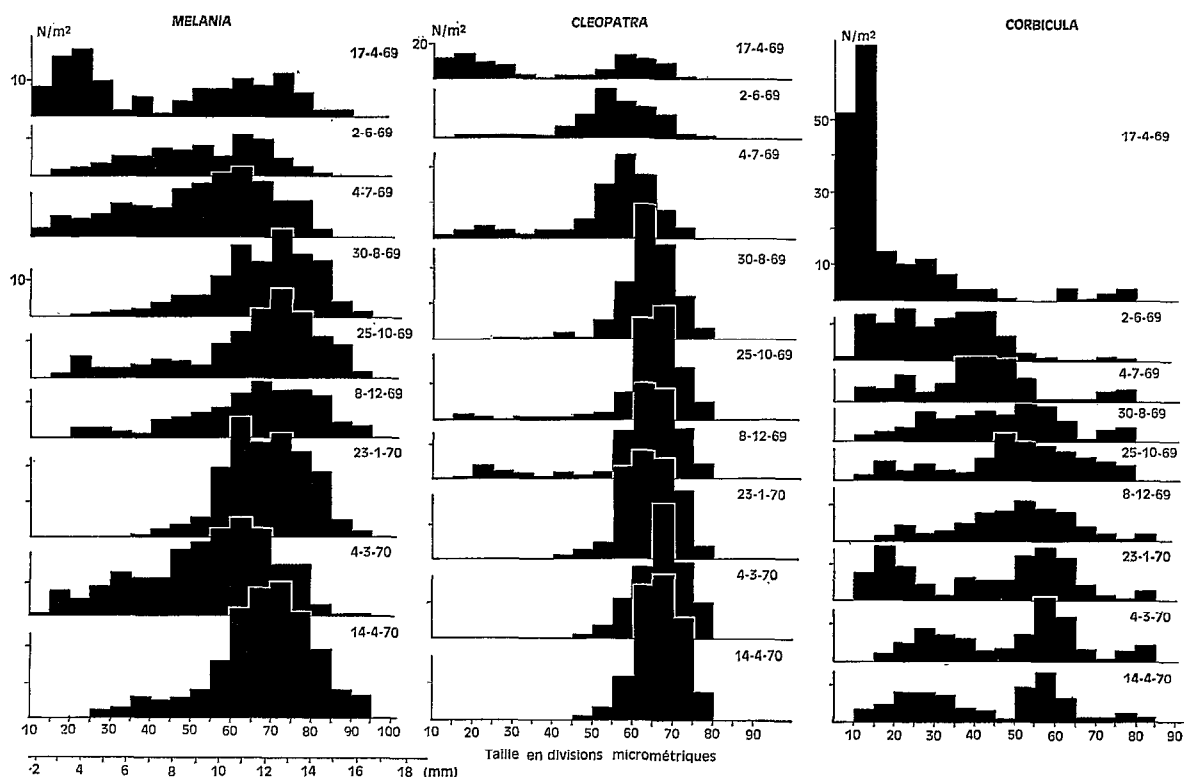


Fig. 11. — Samia, station 2; structure en taille des populations de *Melania*, *Cleopatra* et *Corbicula* au cours des prélèvements successifs.

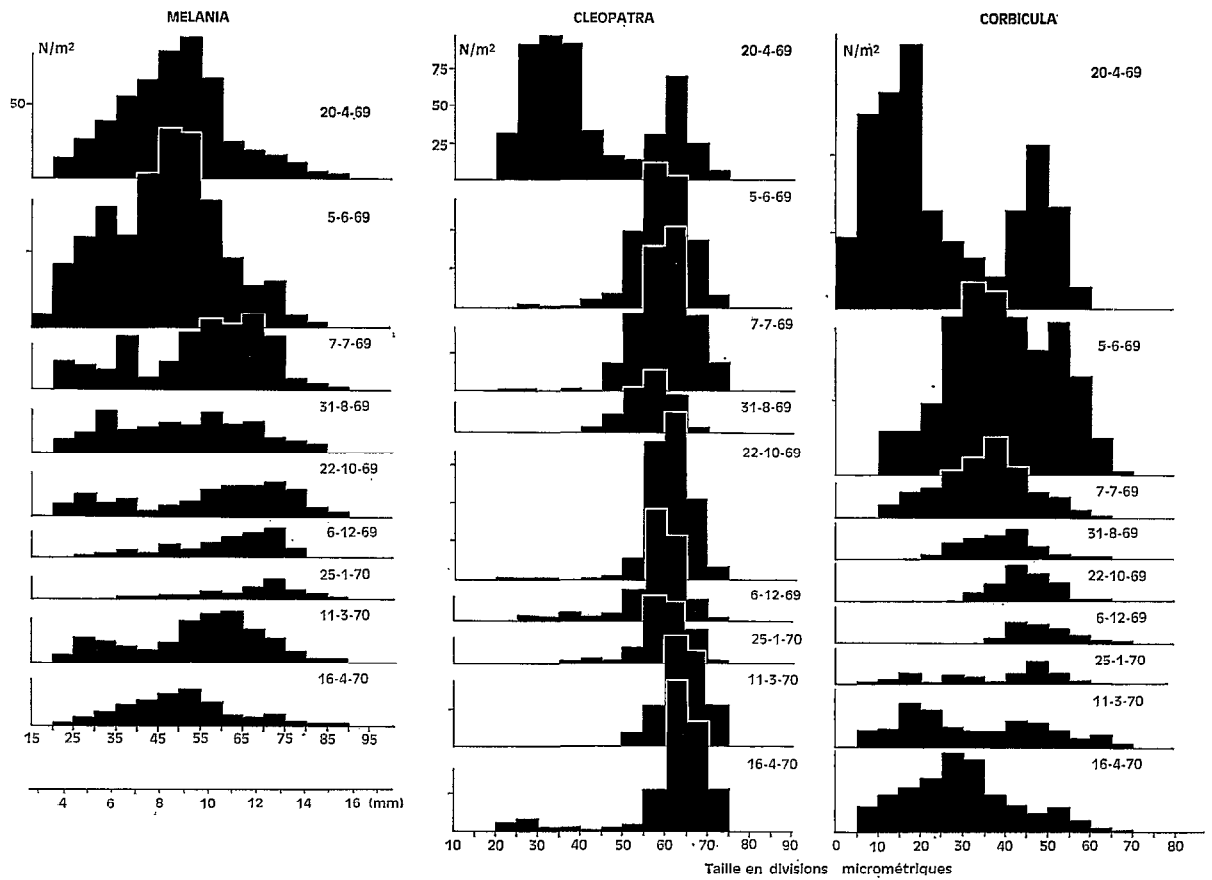


Fig. 13. — Baga Kawa, station 1 ; structure en taille des populations de *Melania*, *Cleopatra* et *Corbicula* au cours des prélèvements successifs.

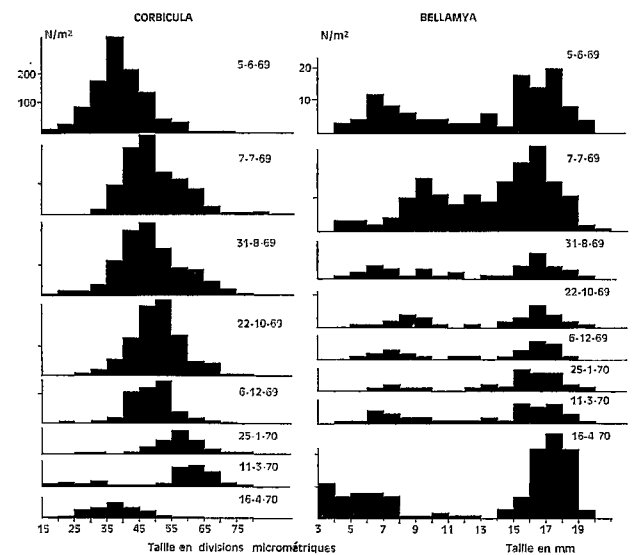
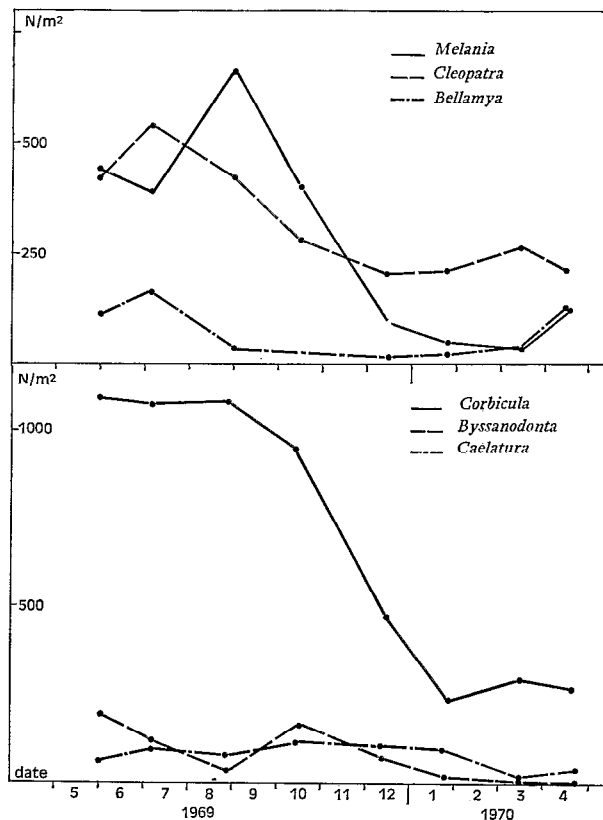
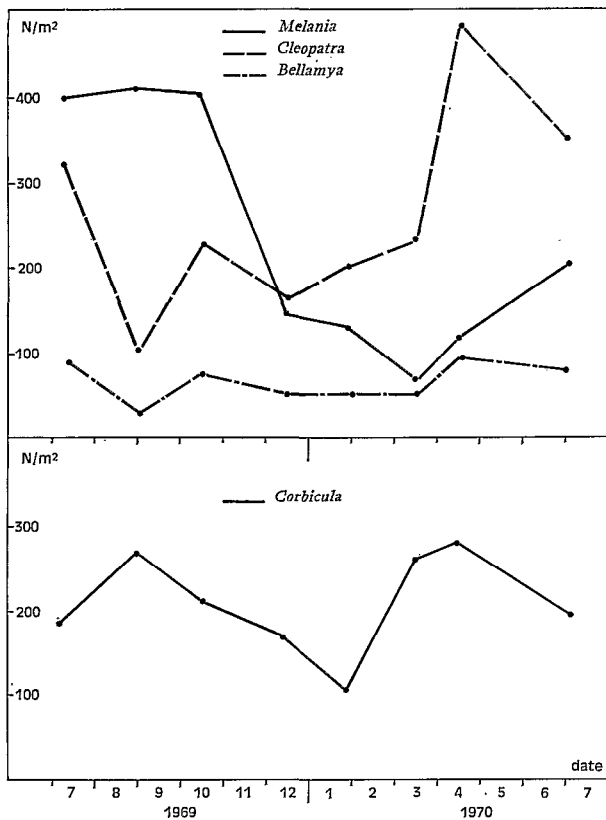


Fig. 15. — Baga Kawa, station 2 ; structure en taille des populations de *Corbicula* et de *Bellamy* au cours des prélèvements successifs.

Fig. 14. — Baga Kawa, station 2 ; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (mai 1969 à avril 1970).



tence d'un cycle saisonnier de reproduction pour cette espèce. Les modalités diffèrent cependant selon les localités.

A Bol, et pour les deux stations étudiées, on observe une apparition massive de jeunes individus en début de saison fraîche. La reproduction peut se poursuivre encore durant quelques mois, mais le nombre de recrues est alors beaucoup plus faible. Ces observations corroborent les résultats préliminaires obtenus sur la biologie de cette espèce dans la zone est du lac Tchad et au delta du Chari (DEJOUX, LAUZANNE et LÉVÊQUE, 1969). A Samia et à Baga Kawa cependant, le cycle de reproduction diffère un peu du schéma précédent. En particulier, la période de reproduction massive, avec apparition de nombreux jeunes, se situe plutôt en fin de saison fraîche (février-mars) et il peut exister en cours d'année un recrutement non négligeable du fait de la reproduction avec cependant une interruption avant la saison fraîche.

Il apparaît donc que les *Corbicula* du lac Tchad ont une période de reproduction de quelques mois

← Fig. 16. Baga Kawa, station 3 ; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (juillet 1969 à juillet 1970).

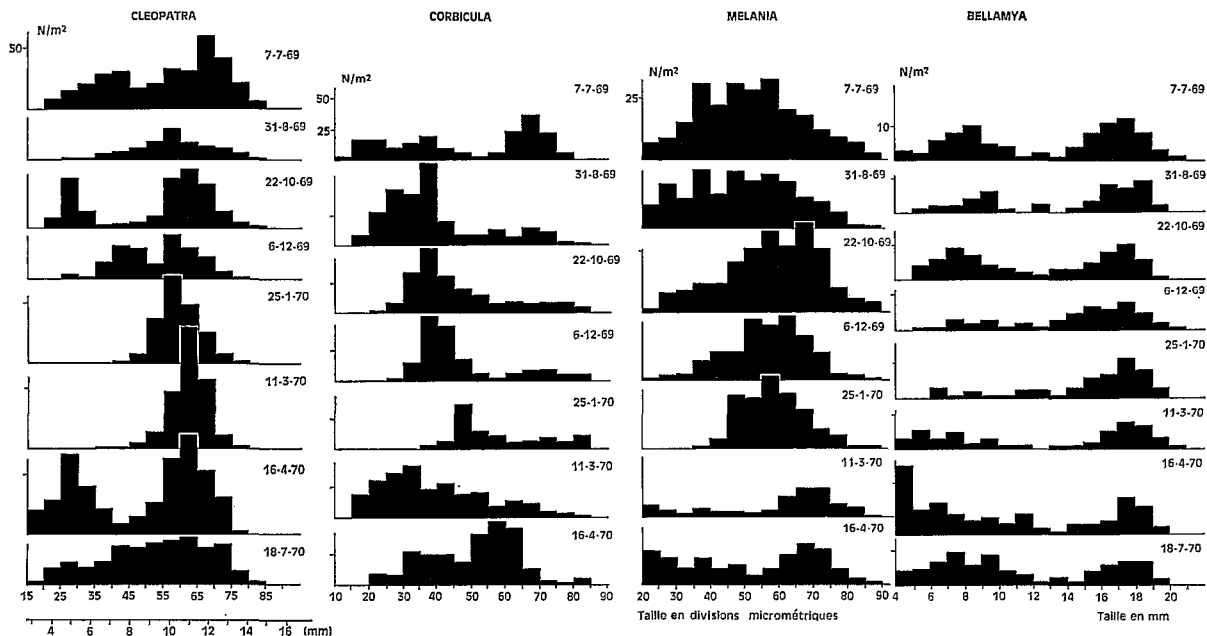


Fig. 17. — Baga Kawa, station 3 ; structure en taille des populations de *Cleopatra*, *Corbicula*, *Melania* et *Bellamyia* au cours de prélèvements successifs.

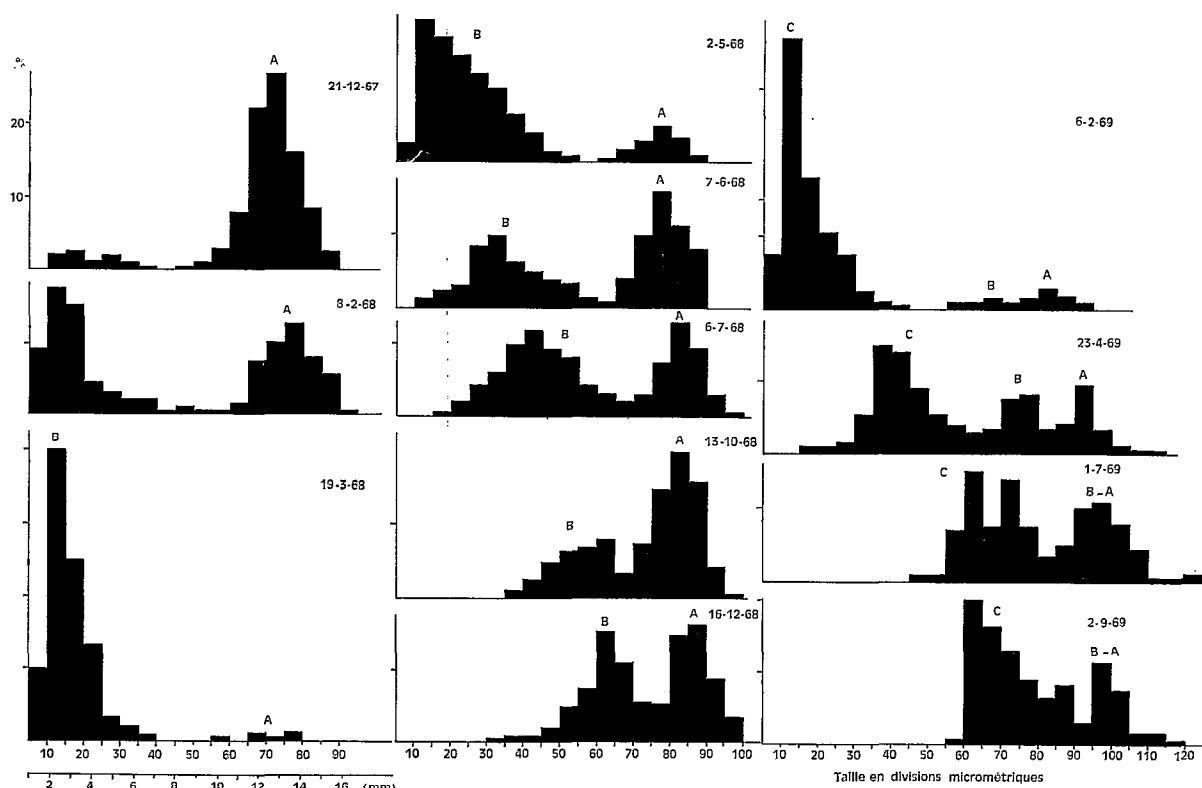


Fig. 18. — Delta du Chari ; structure en taille des populations de *Corbicula* au cours des prélèvements successifs.

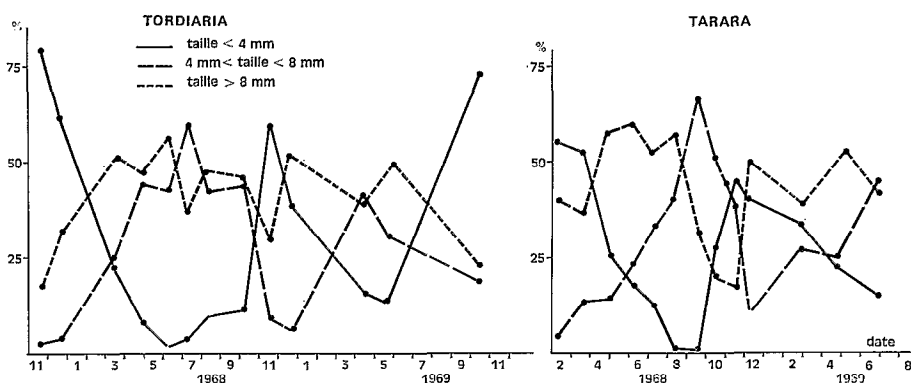


Fig. 19. — *Corbicula africana* : variations des effectifs de trois classes de taille (en % de l'effectif total) au cours de l'année dans deux stations des eaux libres de l'est.

qui débute par une apparition massive de jeunes individus dans la population. L'époque de la reproduction diffère selon les localités puisque les jeunes individus apparaissent soit en début soit en fin de saison fraîche.

Des observations ont été faites dans d'autres

régions du lac pour essayer d'expliquer les raisons de ces différences dans le cycle de reproduction des *Corbicula*. C'est ainsi qu'au delta du Chari pour les années 1968 et 1969, on observe l'apparition d'une nouvelle génération en fin de saison fraîche (fig. 18) alors que dans une station voisine on avait observé

en 1966 le début de la reproduction en début de saison fraîche. D'autre part, dans une station effectuée à Tarara, non loin du delta et dans une station effectuée dans les eaux libres de l'est à Tordiarra (fig. 19) la reproduction commence en début de saison fraîche.

La position géographique des stations ne paraît donc pas expliquer les différences dans l'époque de la reproduction puisque celle-ci peut varier entre deux stations voisines (delta par exemple). Mais l'époque de la reproduction paraît toujours être la même pour une station donnée. Les facteurs responsables de ce phénomène nous échappent encore actuellement.

L'utilisation conjointe de la courbe de croissance en taille (LÉVÊQUE, 1971) et des histogrammes de fréquence de taille, peut servir à apprécier la longévité des *Corbicula*. On sait en particulier qu'au delta et à Baga Kawa, la taille moyenne est d'environ 11 mm au bout d'un an et de 14 mm au bout de deux ans. Cette dernière taille n'est habituellement représentée que par une très faible proportion d'individus dans les populations naturelles et d'autre part les histogrammes de taille montrent que la mortalité est généralement forte après la reproduction. La longévité moyenne de l'espèce est donc de l'ordre d'un an dans les conditions naturelles du lac. Cependant, certaines observations effectuées au delta du Chari (fig. 18) mettent en évidence l'existence de trois modes de taille distincts en avril 1969 qui correspondent chacun à une génération : génération A des individus nés au début de 1967, génération B des individus nés au début de 1968, génération C des individus nés en 1969. La génération A est donc âgée de plus de deux ans et apparaît bien représentée dans cette station. Les modes de taille sont moins distincts par la suite, mais la génération A est encore représentée en septembre. Dans ces conditions la longévité des *Corbicula* peut atteindre au moins trois ans. Il n'existait cependant qu'un seul mode en décembre 1967 et les grandes tailles n'étaient pas représentées à cette époque. Il faut donc admettre qu'un phénomène particulier s'est produit dans la station qui a permis un accroissement de la longévité des individus. Ce phénomène peut être en liaison plus ou moins directe avec la baisse du niveau du lac qui a isolé en partie le point de prélèvement et amené le niveau des eaux à quelques dizaines de cm seulement au-dessus des fonds. Il faut signaler dans cet ordre d'idée que des *Corbicula* de grande taille avaient été récoltés dans un marigot en voie d'assèchement non loin du delta du Chari.

Les *Corbicula* peuvent donc vivre plusieurs années dans certaines conditions de milieu bien que

leur longévité moyenne soit d'environ un an dans le lac.

3.2. *BELLAMYA UNICOLOR*.

Chez cet animal vivipare, les jeunes éclosent et séjournent dans la partie distale élargie de l'utérus avant la naissance. Leur taille est alors de 3 mm environ. La reproduction étant plus ou moins continue dans le milieu naturel, il a fallu avoir recours à des élevages in situ (LÉVÊQUE, 1971) pour préciser certains aspects de la biologie de l'espèce. En mettant en élevage de cette manière des cohortes de jeunes individus (3 à 6 mm) on a pu montrer (fig. 20) que l'âge à la première reproduction était d'environ deux mois et demi en saison chaude et de trois mois en saison fraîche. Il n'existe pas de différences sensibles entre des élevages réalisés en différents points du lac. Ces élevages, dont certains ont été poursuivis durant plusieurs mois, ont montré également que la reproduction avait lieu durant toute la vie de l'animal.

Afin de vérifier si la saison fraîche avait une influence sur la fécondité des *Bellamya*, quatre caisses d'élevage contenant chacune une vingtaine d'individus récoltés au hasard dans la nature ont été suivies durant plus d'un an à Bol. Lors de chaque observation, on recensait le nombre de jeunes, vivants ou morts, nés depuis la précédente observation et les reproducteurs étaient renouvelés. Pour obtenir des données comparables, les résultats ont été exprimés en nombre de naissances par adulte et par mois (fig. 21). Il apparaît que la reproduction a lieu toute l'année, mais que la fécondité est ralentie durant la saison fraîche et augmente très rapidement au début de la saison chaude. Il existe donc un cycle saisonnier dans la reproduction, mais ce dernier ne porte que sur le taux de natalité.

La longévité des *Bellamya* a pu être étudiée également par le biais d'élevages. Les courbes de survie obtenues pour trois cohortes mises en élevage à Bol (taille initiale de 5 à 6 mm) montrent que la durée moyenne de vie de l'espèce est inférieure à un an dans les conditions d'élevage et en dehors de toute prédation (fig. 22).

L'ensemble des observations concernant la biologie de *Bellamya unicolor* est à rapprocher des résultats obtenus par Annandale et Sewel (1921) sur une espèce voisine : *Vivipara bengalensis*. Celle-ci vit en Inde à une latitude assez proche de celle du lac Tchad et les auteurs ont également constaté la présence de jeunes dans l'utérus durant toute l'année, avec un maximum de reproduction d'avril à juillet. La longévité maximale est de deux ans mais la grande majorité des individus meurt au

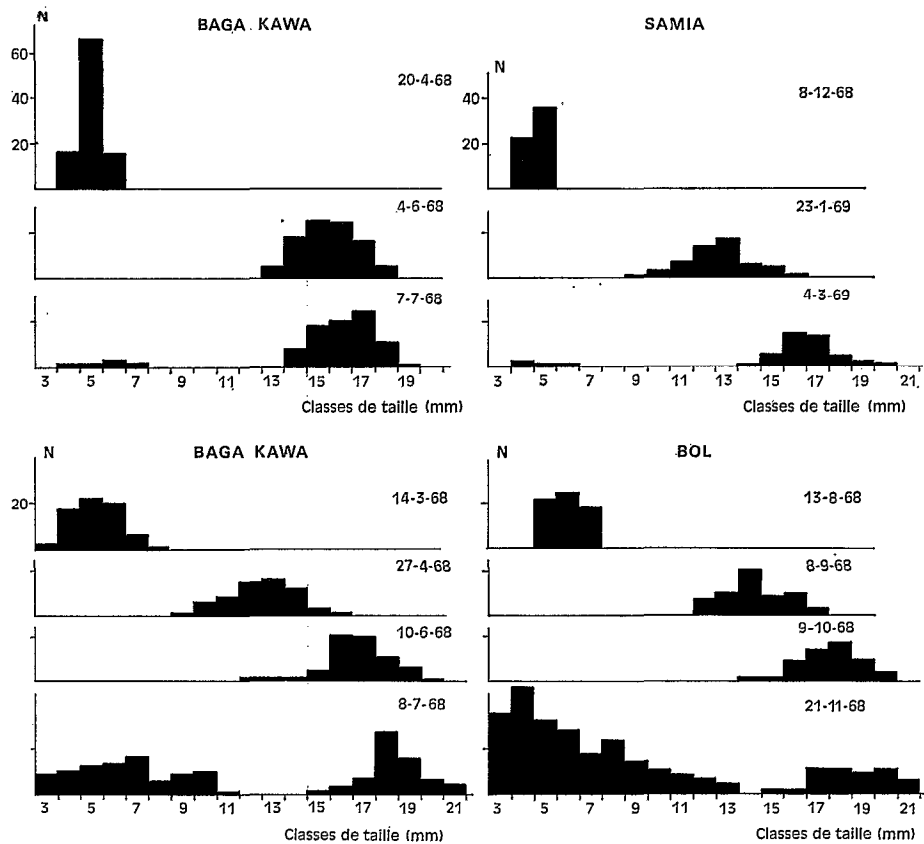


Fig. 20. — *Bellamyia unicolor*. Résultats d'élevages dans trois stations du lac montrant la vitesse de croissance et l'âge à la première reproduction.

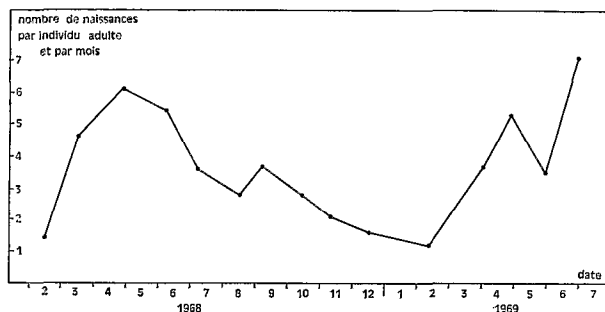


Fig. 21. — *Bellamyia unicolor* en élevages in situ à Bol : nombre de naissances par individu et par mois au cours de l'année.

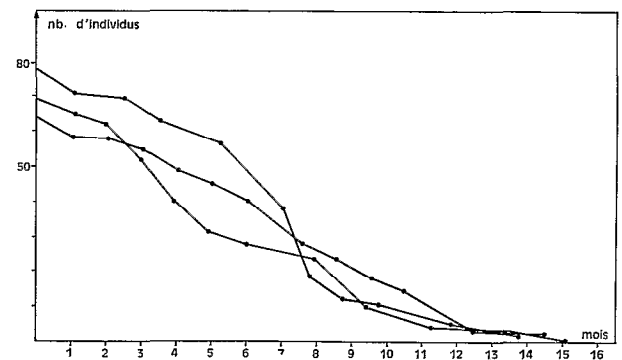


Fig. 22. — *Bellamyia unicolor*: courbes de survie de trois cohortes dans des élevages in situ à Bol.

bout d'un an. Enfin la taille à la naissance est de 3 mm et elle atteint 15 mm au bout de trois mois. La croissance est un peu moins rapide chez *Bellamyia unicolor* dans le lac Tchad, bien que la taille puisse atteindre 35 mm, contre seulement 23 mm chez *Bellamyia unicolor*.

3.3. CLEOPATRA BULIMOIDES.

On possède peu d'informations sur la biologie de cette espèce car les élevages réalisés n'ont pu être menés à bien. L'étude des histogrammes de

fréquence de taille montre cependant qu'il n'existe pas de cycle saisonnier marqué et que la reproduction peut avoir lieu toute l'année, avec des maximums à des époques variables selon les localités et les stations. D'après les courbes de croissance (LÉVÊQUE, 1971), chez les *Cleopatra* comme chez les *Bellamya*, la taille adulte est atteinte de trois à quatre mois après la naissance. On peut donc supposer que l'âge à la première reproduction est du même ordre de grandeur que chez les *Bellamya*, soit environ trois mois après la naissance. Certaines observations éparses tendent à confirmer cette hypothèse. La longévité doit cependant être supérieure à un an, car à la station 1 de Samia par exemple, la densité des *Cleopatra* ne varie pas beaucoup durant un an malgré un taux de natalité très faible.

3.4. MELANIA TUBERCULATA.

Cette espèce est ovovivipare et parthénogénétique (MORRISON, 1954). D'après les histogrammes de fréquence de taille, la reproduction a lieu toute l'année, avec cependant un fort ralentissement en saison fraîche. La taille à la première reproduction est d'environ 9 à 10 mm en élevage, ce qui correspond à un âge d'environ deux mois et demi. La reproduction intervient donc avant que les *Melania* aient atteint leur taille maximale qui est de 17 à 18 mm dans les conditions les plus générales du lac Tchad. Néanmoins, et comme pour les *Corbicula*, la croissance des *Melania* peut se poursuivre au-delà de cette taille dans certaines conditions. C'est ainsi que des individus de grande taille (20 à 30 mm) ont été récoltés dans quelques endroits du lac situés en eau peu profonde. Les *Melania* se reproduisent donc et meurent avant d'avoir atteint leur taille potentielle maximale contrairement à ce qui se passe chez les autres Prosobranches *Bellamya* et *Cleopatra*.

4. Conclusions.

L'ensemble des observations concernant les variations saisonnières des effectifs et la biologie des espèces, met en évidence deux types de facteurs susceptibles d'intervenir sur la dynamique des peuplements.

— facteurs généraux.

Ils sont généralement liés aux variations saisonnières de température qui interviennent plus ou moins directement sur les Cycles de reproduction. C'est ainsi qu'on observe une diminution de la

densité des Prosobranches dans presque toutes les stations au cours de la saison fraîche. Cette diminution de la densité est la conséquence d'un arrêt ou tout au moins d'un ralentissement de la reproduction (voir les histogrammes de taille). Inversement, la reproduction des *Corbicula* débute en saison fraîche et à des époques déterminées selon les stations. Parmi les facteurs généraux, les variations du niveau du lac ont un rôle difficile à préciser mais certainement déterminant à long terme sur la dynamique de la plupart des peuplements.

— facteurs locaux.

On constate que les populations d'une même espèce n'évoluent pas toujours de la même manière non seulement selon les localités mais également selon les stations d'une même localité. L'exemple de Bol est particulièrement démonstratif : les *Cleopatra* disparaissent des fonds de vase (st. 1) alors que leur densité augmente de façon spectaculaire sur les fonds d'argile granulaire (st. 3) et reste du même ordre de grandeur sur les fonds d'argile molle (st. 2). D'autre part, la reproduction n'a pas toujours lieu à la même époque dans les stations 2 et 3 (fig. 4 et 6). Il en est de même pour les stations de Baga Kawa où la densité des *Cleopatra* augmente dans la station 3 (jeunes individus abondants durant la majeure partie de l'année) et régresse dans les stations 1 et 2 (jeunes individus rares au cours de l'année).

L'influence des facteurs locaux sur la dynamique des peuplements n'est cependant pas l'effet du hasard. C'est ainsi qu'à Bol on a pu montrer que les peuplements avaient évolué de la même manière dans toutes les stations effectuées sur un même type de fond (LÉVÊQUE, 1972). En réalité dans cette région, l'évolution est probablement la conséquence des variations du niveau du lac. Il reste néanmoins que selon le type de substrat, les peuplements ont évolué différemment. Les raisons en échappent encore actuellement.

Sur le plan pratique, on doit constater que la production d'une espèce ne peut s'étudier dans une seule station, mais qu'il est nécessaire de comparer les résultats obtenus dans diverses stations pour aboutir à une estimation plus réaliste de la production moyenne.

B. CROISSANCE

La croissance en taille des mollusques benthiques du lac Tchad a été mesurée dans des élevages *in situ*, et la méthode des accroissements instantanés

TABLEAU I

Valeurs des constantes a et b de la relation allométrique entre la taille et le poids sec du corps et entre la taille et le poids des coquilles, r est le coefficient de corrélation associé à l'axe majeur réduit de log W en fonction de log L (le poids W est en mg, la taille L en mm).

Espèces	Localité	Gamme de tailles mesurées (mm)	taille = f (P.O.S.)			taille = f (P.C.)			taille = f (P.F.)		
			a	b	r	a	b	r	a	b	r
<i>Bellamyia unicolor...</i>	Baga Kawa Bol	9 à 19	0,032	2,64	0,992	0,140	2,82	0,997	0,212	2,94	0,997
		12 à 21	0,023	2,82	0,975	1,008	2,22	0,994	0,363	2,80	0,999
<i>Cleopatra bulimoides</i>	Baga Kawa	8 à 14	0,214	1,81	0,995	0,320	2,64	0,989	0,374	2,62	0,996
<i>Melania tuberculata</i>	Samia	8 à 19	0,015	2,37	0,992	0,051	2,74	0,994	0,131	2,59	0,998
<i>Corbicula africana...</i>	delta du Chari	6 à 16	0,018	2,67	0,996	0,271	3,02	0,996	0,475	2,96	0,998

TABLEAU II

Valeurs des constantes a et b des relations allométriques entre P.O.S., P.C. et P.F. pris deux à deux — r est le coefficient de corrélation associé à l'axe majeur réduit.

Espèces	Localité	Gamme de tailles mesurées (mm)	P.O.S. = f (P.F.)			P.C. = f (P.F.)			P.O.S. = f (P.C.)		
			a	b	r	a	b	r	a	b	r
<i>Bellamyia unicolor...</i>	Baga Kawa Bol	9 à 19	0,093	0,95	0,990	0,424	1,02	0,998			
		12 à 21	0,030	1,12	0,984	1,288	0,88	0,998			
<i>Cleopatra bulimoides</i>	Baga Kawa	8 à 14	0,429	0,69	0,997	0,591	1,01	0,994	0,655	0,67	0,985
<i>Melania tuberculata</i>	Samia	8 à 19	0,094	0,93	0,993	0,405	1,07	0,998	0,209	0,86	0,986
<i>Corbicula africana...</i>	delta du Chari	6 à 16	0,038	0,89	0,998	0,640	1,01	0,999	0,059	0,88	0,998

appliquée aux résultats obtenus a permis de calculer les courbes de croissance théorique des différentes espèces (LÉVÊQUE, 1971).

Dans les calculs de production, il est nécessaire d'utiliser la croissance pondérale des individus. Lorsque celle-ci n'a pu être obtenue directement et que l'on possède seulement la croissance en taille, on doit rechercher les relations entre le poids et la taille qui permettent de passer de la croissance en taille à la croissance en poids. De telles relations (relations d'allométrie) sont de la forme : $W = aL^b$ où W est le poids et L la taille de l'animal.

Après transformation on obtient : $\log a + b \log L = \log W$ où a est une constante spécifique des unités utilisées (L et W). Pour déterminer a et b, on calcule l'axe majeur réduit de log W en fonction de log L. b est la pente et log a, l'intersection avec l'axe des poids.

Les mollusques d'une même espèce ont été regroupés par classes de taille (de 1 mm en 1 mm) et pour chaque classe de taille le poids moyen d'un individu a été déterminé par pesée et rapporté à la taille

moyenne de la classe. Quelques centaines de mollusques ont été utilisés pour les calculs à raison de 30 à 50 individus par classe de taille, et l'échelle des tailles était aussi étendue que possible. Les relations ont ensuite été calculées entre les couples de valeurs taille-poids ainsi mesurés.

En vue des calculs ultérieurs de production, on a distingué pour chaque espèce le poids frais (PF) qui est le poids de l'animal frais dans sa coquille, le poids sec des parties molles ou poids organique sec (POS), et le poids des coquilles (PC) (1). PF a été mesuré sur des animaux séchés superficiellement, alors que POS et PC ont été obtenus après séparation de la coquille et des parties molles, et passage à l'éthuve à 60° sous vide pendant 48 heures.

Les relations allométriques entre la taille et les différents poids considérés (tabl. I) ne sont strictement valables que dans la gamme des tailles mesurées. Elles ont cependant été extrapolées aux tailles plus petites dans les calculs ultérieurs. Les relations allométriques ont également été établies pour une même espèce entre les divers poids utilisés (tabl. II).

(1) Dans ces divers sigles, on a conservé la notation française P pour poids, qu'il ne faut pas confondre avec la notation internationale P pour production. Ces sigles n'ayant été utilisés que dans un but de précision, on a cependant retenu la notation internationale W pour parler du poids en général.

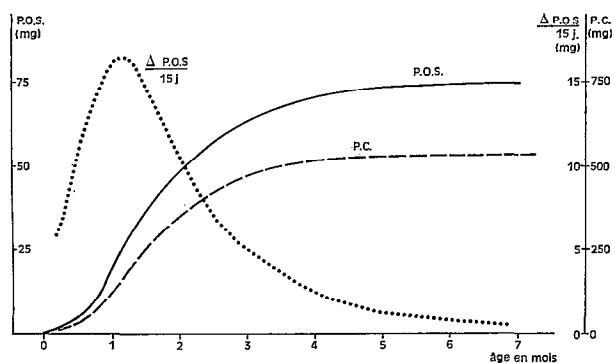


Fig. 23. — *Bellamyia unicolor* (Baga Kawa) : croissance pondérale en poids organique sec (P.O.S.), et en poids de coquilles (P.C.) et accroissement relatif en poids organique sec par quinzaine (P.O.S./15 jours).

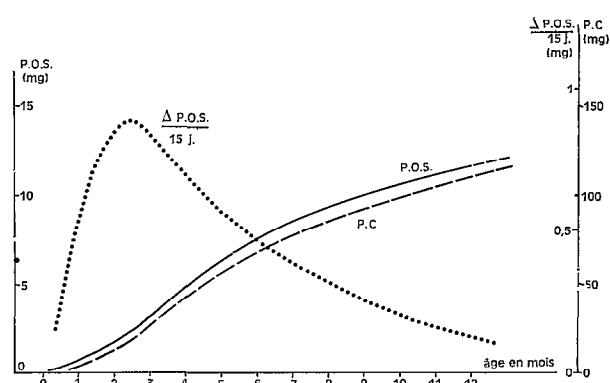


Fig. 25. — *Melania tuberculata* (Baga Kawa) : croissance pondérale en poids organique sec (P.O.S.), en poids de coquilles (P.C.) et accroissement relatif en poids organique sec par quinzaine (P.O.S./15 jours).

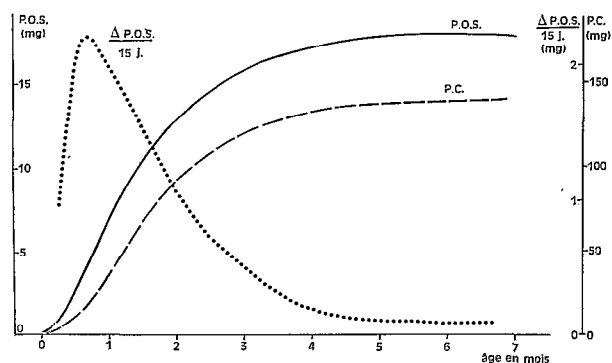


Fig. 24. — *Cleopatra bulimoides* (Baga Kawa) : croissance pondérale en poids organique sec (P.O.S.), en poids de coquilles (P.C.) et accroissement relatif en poids organique sec par quinzaine (P.O.S./15 jours).

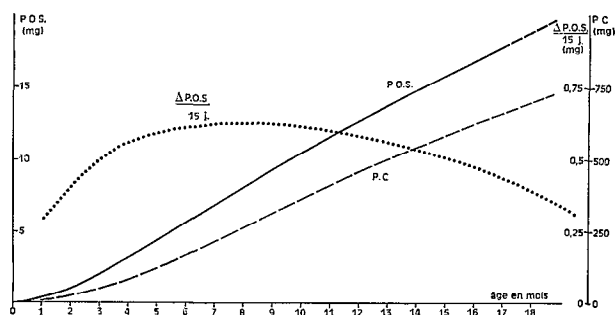


Fig. 26. — *Corbicula africana* (Baga Kawa) : croissance pondérale en poids organique sec (P.O.S.), en poids de coquilles (P.C.) et accroissement relatif en poids organique sec par quinzaine (P.O.S./15 jours).

On notera en particulier entre POS et PC que le coefficient b est inférieur à 1, ce qui signifie que PC augmente plus vite que POS au cours de la croissance.

Connaissant les courbes de croissance en taille et les relations taille-poids, on peut établir les courbes de croissance pondérale pour les différentes espèces et dans les différentes stations. Ces courbes de croissance pondérale (fig. 23 à 26 par exemple) peuvent être complétées par les courbes d'accroissement en poids par unité de temps $\frac{(\Delta W)}{\Delta t}$. Ces dernières dépendent de la vitesse de croissance de l'espèce en cause.

Dans le cas présent, on constate une certaine similitude dans l'allure des courbes d'accroissement en poids par quinzaine chez *Bellamyia* et *Cleopatra*, avec un maximum durant le premier mois, et une diminution rapide par la suite. L'allure est un peu

semblable chez *Malania* mais le maximum est entre 2 et 3 mois, et la diminution de $\frac{\Delta W}{\Delta t}$ en fonction de l'âge est beaucoup plus lente que chez les espèces précédentes. Enfin chez *Corbicula*, la courbe d'accroissement en poids par quinzaine ne présente pas de maximum bien marqué et la décroissance est très lente.

Si l'on tient compte de la croissance et des histogrammes de structure de taille des populations naturelles, on peut grossièrement distinguer deux groupes parmi les principales espèces de mollusques benthiques du lac Tchad :

— le groupe *Bellamyia-Cleopatra*

Durant les trois premiers mois de leur vie, ces espèces ont une croissance très rapide au terme de

laquelle intervient la première reproduction (vers 17-18 mm pour les *Bellamyia*). La croissance est ensuite très ralentie et la taille maximale des individus les plus âgés n'est que légèrement supérieure à la taille à la première reproduction. Dans aucune des populations naturelles de ces trois espèces, on n'a rencontré d'individus de taille supérieure à 23 mm pour les *Bellamyia* et 14 mm pour les *Cleopatra*. Néanmoins, la taille maximale moyenne peut varier selon les stations et elle est par exemple à Baga Kawa, supérieure à celle de Bol pour les *Cleopatra*. L'allure de la croissance est cependant la même.

— le groupe *Melania-Corbicula*

Chez ces deux espèces, la première reproduction et la mort ont lieu bien avant que l'animal ait atteint sa taille maximale potentielle. Tous les individus qui constituent la population sont donc en cours de croissance. Il faut qu'interviennent des conditions de milieu particulières pour que l'on puisse observer des individus de taille plus grande que celles habituellement rencontrées dans le lac. Ces tailles plus grandes ne sont pas le résultat d'une différence dans la croissance mais celui d'une prolongation de la longévité des animaux et de la poursuite de la croissance (voir fig. 18 par exemple). On peut rattacher les *Caelatura* à ce groupe bien que pour cette espèce, les conditions de milieu interviennent beaucoup sur la vitesse de croissance (LÉVÊQUE, 1971).

Sur le plan de la production, il existe des différences fondamentales entre les deux groupes d'espèces ci-dessus. Dans le groupe *Bellamyia-Cleopatra*, la production due à la croissance en poids, est très élevée chez les jeunes individus et peu importante chez les adultes. Au contraire, dans le groupe *Melania-Corbicula*, la production due à la croissance a lieu durant toute la vie des individus et quelle que soit leur taille.

C. PRODUCTION

Les termes production et productivité ont été employés dans des sens parfois très différents par les auteurs. DAVIS (1963) et DUSSART (1966) ont passé en revue les différentes utilisations de ces termes. Par souci d'uniformisation, on retiendra ici la définition adoptée dans les publications effectuées sous l'égide du P.B.I. (PETRUSEWICZ, 1967; PETRUSEWICZ et MACFADYEN, 1970) : la production (IVLEV, 1945 et 1966) est la quantité de matière produite par une population durant un intervalle de temps donné, y compris ce qui a été élaboré

par les individus qui sont morts à la fin de ce temps. Pris dans ce sens, le terme production équivaut à la production nette des anglo-saxons. La productivité est un concept plus général, couvrant tous les aspects de la vitesse de génération de la matière (ou de l'énergie) par les processus de production.

On pourra parler également de taux de production, qui est la quantité de matière produite par unité de temps, rapporté à l'ensemble du stock étudié. Il peut s'exprimer par le rapport $P/\bar{B}$ des soviétiques qui est le rapport de la production d'une population pendant un temps déterminé à la biomasse moyenne de la population durant ce même intervalle de temps. WINBERG (1971) a discuté de l'utilisation de ce coefficient qui n'a une signification précise que pour les populations dont la structure en âge et la biomasse restent constantes. Ce n'est pas souvent le cas pour les populations naturelles, où $P/\bar{B}$ représente alors une valeur moyenne qui n'est valable que pour la période étudiée. En pratique, le rapport $P/\bar{B}$ est souvent calculé pour un an et garde ainsi une valeur plus générale permettant des comparaisons ultérieures.

Lorsqu'on parle de production, il faut généralement distinguer la production due à la croissance (P_g) et la production due à la reproduction (P_r). Dans le cas d'organismes comme les mollusques, on doit encore séparer la production de la coquille de la production de matière organique, l'une et l'autre n'ayant pas toujours le même taux en fonction de l'âge des individus ou de la structure démographique de la population. Pour être complet, il faudrait également tenir compte chez certaines espèces de mollusques, de l'émission de mucus qui constitue une partie de la production de ces organismes.

Ces différents éléments de la production, et en particulier l'émission de mucus ne sont pas tous également accessibles. Dans le travail qui suit, et pour les espèces de mollusques benthiques qui constituent l'essentiel de la biomasse en mollusques du lac Tchad, la production due à la croissance en poids a été calculée dans les localités où avaient été effectuées les études de croissance et de dynamique des peuplements. Il n'a pas été tenu compte de la production éventuelle de mucus et dans les populations naturelles, la production due à la reproduction a été considérée comme négligeable en raison du fait que beaucoup d'espèces ont une reproduction plus ou moins continue et que le poids des produits sexuels est compris dans le poids moyen des individus adultes.

1. Méthodes d'estimation de la production.

La production d'un animal isolé est facile à calculer. Elle correspond au gain en poids de l'animal durant

une période de temps déterminée, plus, éventuellement le poids des produits sexuels émis durant cet intervalle de temps. La production d'une population est un phénomène plus complexe qui fait intervenir non seulement la croissance des individus mais également la mortalité et la natalité qui peuvent se produire simultanément.

Lorsqu'on veut estimer la production d'une population, les méthodes à employer dépendront essentiellement de la structure de cette population. On distingue grossièrement trois types de structures :

— la population entière a le même âge et tous les individus sont nés dans une période de temps relativement courte. On a alors affaire à une cohorte. C'est la situation la plus simple et la croissance peut être obtenue directement par des prélèvements successifs;

— il y a plusieurs générations dans la population, mais on peut distinguer facilement les générations. Chacune pourra alors être traitée comme une cohorte;

— la reproduction est plus ou moins continue et on ne peut pas distinguer les cohortes. C'est la situation la plus complexe. Quand on ne peut déterminer l'âge des individus constituant la population, la croissance doit être obtenue par des artifices : marquages, élevages in situ ou au laboratoire, etc.

C'est cette dernière situation que l'on rencontre dans toutes les populations naturelles de mollusques benthiques du lac Tchad, à l'intérieur desquelles il est impossible de distinguer des cohortes. Chez les Prosobranches, en effet, la reproduction est plus ou moins continue, et les Lamellibranches ont une période de reproduction très étalée dans le temps.

Si les méthodes de calcul de la reproduction sont connues et éprouvées dans le cas de populations à structure simple (cohortes), il n'en est pas de même pour les populations à reproduction plus ou moins continue. Une méthode de calcul a été proposée ici pour les populations à structure complexe. Elle dérive de la méthode du taux instantané de croissance en poids et de la méthode dite de Bojsen Jensen utilisées pour les cohortes. Avant d'être appliquée aux populations naturelles, la méthode a été testée sur des cohortes maintenues en élevage expérimental et dont on pouvait calculer la production à l'aide des méthodes classiques.

1.1. PRÉSENTATION DES MÉTHODES UTILISÉES.

— Cas des cohortes.

Deux méthodes classiques de calcul de la production dans le cas des cohortes ont été retenues ici.

(a) Méthode de Bojsen Jensen.

Cette méthode qui est l'une des plus anciennes et des plus simples, peut se traduire par la formule :

$$P_g = N_2(\bar{W}_2 - \bar{W}_1) + (N_1 - N_2) \left(\frac{\bar{W}_2 - \bar{W}_1}{2} \right)$$

où N_1 et $\bar{W}_1$ sont respectivement le nombre d'individus et le poids moyen d'un individu au temps t_1 , et N_2 et $\bar{W}_2$ les mêmes paramètres au temps $t_2 > t_1$. Le premier terme de l'équation représente l'accroissement en poids durant le temps $t_2 - t_1$ des N_2 individus survivants. Le deuxième terme représente l'accroissement en poids des individus disparus en supposant que la mortalité et la croissance sont linéaires entre t_1 et t_2 . Plus le nombre d'observations est élevé et plus l'évaluation de la production sera précise. Si l'on calcule la production sur plusieurs périodes successives, on pourra faire la somme :

$$P_g = \sum_{i=1}^n P_{gi}, \text{ où } n \text{ est le nombre de périodes } i$$

pour lesquelles la production a été calculée.

Cette méthode, sous différentes présentations, a été utilisée pour une grande variété d'organismes par divers auteurs : BORUCKIJ (1939), KUZNECOV (1948), GREZE (1951), SANDERS (1956), SMALLEY (1960), CRISP (1962), SAITO (1965 et 1970), KAJAK (1967), MASSÉ (1968), LAVELLE (1971), etc. Une variante graphique est connue sous le nom de courbe d'Allen (ALLEN, 1951), NEES et DUDCALE (1959), RICKER (1968).

(b) Taux instantané de croissance et de mortalité.

Si l'on estime que croissance et mortalité ne sont pas linéaires mais exponentielles durant l'intervalle entre deux prélèvements, on peut alors calculer (BRODY, 1945; RICKER, 1968; PETRUSEWICZ et MACFADYEN, 1970) un taux instantané de croissance en poids (g) d'un individu et un taux instantané de mortalité (z) pour la cohorte considérée :

$$g = \frac{\log_e \bar{W}_2 - \log_e \bar{W}_1}{t_2 - t_1} \text{ et } z = \frac{\log_e N_1 - \log_e N_2}{t_2 - t_1}$$

où $t_2 - t_1$ représente l'intervalle de temps entre les deux observations (exprimé en heures, jours, mois, etc.). Si l'on prend $t_2 - t_1$ comme unité de temps, on a alors :

$$g = \log_e \left(\frac{\bar{W}_2}{\bar{W}_1} \right) \text{ et } z = \log_e \left(\frac{N_1}{N_2} \right)$$

La différence ($g - z$) représente le taux d'accroissement net de la biomasse durant le temps $t_2 - t_1$.

Il peut être positif ou négatif. La production est alors obtenue par la formule $P = g \cdot \bar{B}$ où $\bar{B}$ représente la biomasse moyenne entre les deux prélèvements et peut être calculée par la formule :

$$\bar{B} = \frac{B_1 (e^{(g-z)} - 1)}{g - z} \quad \text{si } g > z$$

$$\bar{B} = \frac{B_1 (1 - e^{-(z-g)})}{-(z-g)} \quad \text{si } g < z$$

En pratique, les relations précédentes sont d'autant mieux vérifiées que Δt est plus court par rapport au cycle biologique de l'animal étudié.

— Cas des populations à structure complexe.

Dans la méthode utilisée ici, au lieu de calculer le taux instantané de croissance pondérale (g) pour un individu, on calcule un taux instantané de croissance pondérale (G) pour l'ensemble de la population.

Pour utiliser cette méthode, il est nécessaire de connaître la croissance pondérale moyenne de l'espèce étudiée, et la structure en taille de la population lors de chaque prélèvement.

Si l'on appelle $\bar{w}_i$, le poids moyen d'un individu appartenant à la classe de taille i , et N_i , le nombre d'individus de cette classe, on aura pour chaque prélèvement (j) :

$$B_j = \sum_{i=1}^n N_i \bar{w}_i \quad \text{où } n \text{ est le nombre de classes de}$$

taille et B_j la biomasse de l'espèce étudiée (par unité de surface ou pour l'ensemble du stock) lors du prélèvement j . Dans le cas présent, B_j est calculée pour une même surface d'échantillonnage afin d'avoir des résultats comparables.

Pour calculer la production, on part de l'hypothèse que B_j , au temps t représente la biomasse moyenne en l'absence de mortalité et de recrutement entre la biomasse B'_j qu'avait cette population au temps $t-1$ et la biomasse B''_j qu'aura cette population au temps $t+1$. On peut ainsi calculer, pour la population considérée et lors de chaque prélèvement, un taux instantané de croissance pondérale (G) tel que :

$$G_j = \frac{\log_e B''_j - \log_e B'_j}{(t+1) - (t-1)}$$

Pour déterminer B'_j et B''_j on utilise la courbe de croissance pondérale de l'espèce. Connaissant $\bar{w}_i$, le poids moyen d'un individu de la classe i au temps t , on peut en effet déterminer par le calcul ou graphi-

quement quel était le poids $\bar{w}_i$ de cet individu au temps $t-1$ et quel sera le poids $\bar{w}''_i$ de cet individu au temps $t+1$. Pour l'ensemble des classes de taille de la population on a alors :

$$B'_j = \sum_{i=1}^n N_i \bar{w}'_i \quad \text{et} \quad B''_j = \sum_{i=1}^n N_i \bar{w}''_i$$

En théorie, les intervalles $t-1$ et $t+1$ doivent être les plus courts possibles. Si l'on calcule un G journalier par exemple (c'est à dire sur 24 heures), $t-1$ et $t+1$ devraient être chacun de 12 heures. Dans la pratique cependant on peut utiliser des intervalles plus grands, en particulier si $\bar{w}'_i$ et $\bar{w}''_i$ sont déterminés graphiquement. Le choix de leur durée dépendra alors de la vitesse de croissance et du cycle biologique des espèces. C'est ainsi que des périodes de 8 à 15 jours ont été utilisées pour les mollusques étudiés ici et dont la longévité est égale ou supérieure à 1 an. Pour chaque prélèvement j , on peut calculer G_j , et si t est exprimé en jours par exemple, la production journalière de la population (P_{gj}) au moment du prélèvement sera :

$$P_{gj} = G_j \cdot B_j$$

Connaissant la production journalière lors de deux prélèvements successifs on fait alors l'hypothèse que cette production journalière varie de façon linéaire entre les deux prélèvements. Ceci implique, comme dans la méthode de Bojsen-Jensen, que mortalité, croissance et recrutement varient également de façon linéaire dans cet intervalle de temps. Dans ce cas, si P_1 et P_2 sont respectivement la production journalière par unité de surface aux temps t_1 et t_2 de la population considérée, on doit avoir

$$P_{g12} = \left(\frac{P_1 + P_2}{2} \right) (t_2 - t_1) \quad \text{où } P_{g12} \text{ représente la}$$

production due à la croissance en poids entre les temps t_1 et t_2 .

On aura donc pour toute la durée de l'étude une production P_g par unité de surface telle que

$$P_g = \left(\frac{P_1 + P_2}{2} \right) (t_2 - t_1) + \left(\frac{P_2 + P_3}{2} \right) (t_3 - t_2) + \dots + \left(\frac{P_3 + P_5}{2} \right) (t_5 - t_3) + \dots$$

$$\text{soit } P_g = \sum_{j=1}^n \frac{P_j + P_{j+1}}{2} (t_{j+1} - t_j), \quad \text{où } t_{j+1} - t_j$$

représente l'intervalle de temps entre les prélèvements j et $j+1$.

TABLEAU III

Estimation de la production en poids organique sec (P.O.S.) d'une cohorte de *Corbicula africana* en élevage au delta du Chari à l'aide de trois méthodes de calcul : Bojsen Jensen, taux instantané individuel de croissance et de mortalité (g et z) et taux instantané de croissance de la population (G).

Méthodes			Bojsen Jensen				Taux instantané individuel de croissance et de mortalité (g)				G		
Date	nb. d'ind.	P.O.S. moyen (mg)	B (mg)	$N_1 - N_2$	$W_2 - W_1$ (mg)	P_g (mg)	g	z	B (mg)	P_g (mg)	G/j	P_g/j (mg)	P_g (mg)
02-05-68	200	00,96	192			210	0,806	0,274	253	204	0,0285	5,5	205
08-06-68	152	02,15	328	48	1,19	213	0,522	0,097	407	213	0,0170	5,6	157
06-07-68	138	03,62	500	14	1,47	126	0,254	0,292	490	124	0,0112	5,6	206
17-08-68	103	04,67	481	35	1,05	061	0,129	0,169	471	061	0,0087	4,2	115
17-09-68	087	05,31	462	16	0,64	099	0,222	0,323	438	097	0,0076	3,5	078
13-10-68	063	06,63	418	24	1,32	075	0,193	0,339	389	075	0,0060	2,5	078
19-11-68	044	08,04	354	19	1,41	040	0,115	0,146	349	040	0,0048	1,7	042
16-12-68	038	09,02	343	06	0,98	076	0,210	0,083	365	077	0,0042	1,4	070
06-20-69	035	11,11	389	03	2,09						0,0034	1,3	
Total....						900				891			951

REMARQUES GÉNÉRALES SUR L'UTILISATION DES MÉTHODES

Quelle que soit la méthode utilisée, on obtiendra une estimation de la production d'autant meilleure que les observations et les prélèvements seront plus rapprochés dans le temps. Il est évident que la fréquence des prélèvements dépendra de la vitesse du cycle biologique des espèces. Plus celui-ci est court, et plus les observations doivent être rapprochées. Pour les mollusques étudiés ici et qui vivent en moyenne plus d'un an, les prélèvements ont été effectués à des intervalles de un mois à un mois et demi selon les possibilités matérielles.

1.2. ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA PRODUCTION ET COMPARAISON DES MÉTHODES.

On peut difficilement extrapoler au milieu naturel les résultats obtenus dans des élevages expérimentaux. Cependant, avant d'employer la méthode de calcul proposée ici pour les populations à structure

complexe, il a paru indispensable de la tester au préalable et de prouver sa validité en comparant les résultats obtenus par cette méthode aux résultats que fournissent des méthodes plus éprouvées. Cette comparaison a été faite dans un premier temps sur des cohortes de *Corbicula* et de *Bellamya* en élevages in situ, et dans un second temps sur des populations de *Bellamya* élevées in situ également et dans lesquelles toutes les tailles étaient représentées.

— Production de trois cohortes de *Corbicula* en élevage.

Trois cohortes de *Corbicula* ont été suivies en élevage in situ pendant neuf mois dans le delta du Chari. Les caisses d'élevages utilisées étaient ouvertes à leur partie supérieure de manière à se rapprocher le plus possible des conditions naturelles et à permettre une prédation éventuelle des populations expérimentales.

Pour chacune des cohortes, on connaissait la structure en taille (de mm en mm) lors des observa-

tions successives et l'on pouvait ainsi calculer le poids moyen des individus grâce aux relations taille-poids. Connaissant d'autre part le nombre d'individus survivants au cours de chaque observation, il a été possible d'utiliser les méthodes de Bojsen Jensen et du taux instantané de croissance pondérale d'un individu pour calculer la production due à l'accroissement en poids de chacune des cohortes (tabl. III).

Ces élevages ont également servi, en utilisant l'équation de Von Bertalanfy (LÉVÊQUE, 1971), à calculer une courbe de croissance théorique en taille à partir de laquelle on peut obtenir la courbe théorique de croissance pondérale. En utilisant les structures en taille et la courbe de croissance en poids, on peut calculer Gj selon la méthode proposée au chapitre précédent et par conséquent la production de chacune des cohortes pour la durée de l'étude (tabl. III et IV).

TABLEAU IV
Corbicula africana

Estimation de la production (en P.O.S. et en P.C.) de trois cohortes de *Corbicula africana* en élevage expérimental au delta du Chari, et comparaison des résultats obtenus à l'aide de trois méthodes : Bojsen-Jensen, taux instantané individuel de croissance et de mortalité (g) et taux instantané de croissance pondérale de la population (G)

	Cohortes	1		2		3	
	Méthodes						
		Pg	P/ $\bar{E}$	Pg	P/ $\bar{E}$	Pg	P/ $\bar{E}$
P.O.S. (mg)	Bojsen-Jensen	900	2,3	972	1,8	1289	1,8
	g	891	2,3	965	1,8	1276	1,7
	G	951	2,5	1136	2,1	1353	1,8
P.C. (g)	Bojsen-Jensen	30,9	2,5	34,0	2,0	45,6	1,9
	G	30,5	2,5				

Les valeurs de la production obtenues par cette méthode sont un peu plus élevées que celles obtenues avec les autres méthodes, mais restent cependant très comparables.

On peut remarquer que les valeurs de la production ne sont pas toujours identiques pour un même intervalle entre deux observations (tabl. III) selon que l'on utilise les méthodes classiques pour les cohortes ou la méthode proposée précédemment. Ces différences proviennent essentiellement du fait que la courbe théorique de croissance est une courbe

moyenne et lisse, alors que la courbe observée est irrégulière, avec des fluctuations de part et d'autre de la courbe moyenne, qui peuvent être la conséquence à la fois des erreurs éventuelles lors des mensurations sur le terrain et du calcul du poids moyen à partir de la structure en taille de la cohorte. Il ne faut pas oublier également que les courbes de croissance réelle peuvent également être irrégulières.

— Production d'une cohorte de *Bellamya* en élevage.

Une cohorte de *Bellamya* dont la croissance est plus rapide que celle de *Corbicula* a été suivie en élevage à Bol. La reproduction ayant lieu toute l'année chez cette espèce, les jeunes individus étaient ôtés des élevages à chaque observation.

Les valeurs de la production calculée en poids frais (coquilles comprises) (tabl. V) sont sensiblement les mêmes quelles que soient les méthodes utilisées.

De même, la production en poids sec du corps, est de 6,14 g par la méthode de Bojsen-Jensen, et de 6,06 g par la méthode du taux instantané de croissance pondérale de la population.

— Production de deux populations de *Bellamya* en élevage.

Deux élevages expérimentaux ont été réalisés à Bol avec des *Bellamya*. A l'origine, des individus adultes ont été introduits dans les caisses d'élevage, et au cours des observations ultérieures, l'ensemble des individus vivants, jeunes et adultes étaient mesurés et remis en élevage, alors que les coquilles mortes étaient mesurées et ôtées des caisses. Le cycle de la naissance à la reproduction étant d'environ trois mois, les populations expérimentales ont rapidement comporté des mollusques de toutes tailles, situation que l'on rencontre habituellement dans la nature.

La croissance a pu être mesurée grâce à des individus marqués. Elle s'est avérée rapidement plus lente que dans les élevages de cohortes, en raison principalement de l'accroissement rapide de la densité du peuplement et de la compétition alimentaire qui en résultait. Une courbe moyenne a été utilisée pour les calculs.

Dans de tels élevages on peut calculer directement la production entre deux observations car les caisses étaient closes par un couvercle en grillage moustiquaire empêchant l'émigration ou l'immigration. Soit en effet B_1 la biomasse des individus vivants au temps t_1 , et B_2 cette biomasse au temps t_2 correspondant à l'observation suivante, la différence $B_2 - B_1$ est l'accroissement en poids ΔB de la population dans l'intervalle $t_2 - t_1$. D'autre part on peut calculer la biomasse $\Delta B'$ représentée par les coquilles

TABLEAU V

Calcul de la production d'une cohorte de *Bellamya unicolor* en élevage expérimental à Bol à l'aide de trois méthodes d'estimation : Bojsen-Jensen, taux instantané de croissance pondérale d'un individu (g) et taux instantané de croissance pondérale de la population (G). Les résultats sont exprimés en poids frais, coquilles comprises.

Méthodes	Bojsen-Jensen				g				G		
	nb. d'ind.	P.F. moyen (mg)	B (g)	P _g (g)	g	z	$\bar{B}$ (g)	P _g (g)	G/j	P/j (mg)	P _g (g)
15-03-68	76	0045	03,42								
27-04-68	72	0470	33,84	31,45	2,346	0,054	13,25	31,10	0,15450	0528	34,3
16-06-68	70	1042	79,94	40,61	0,796	0,028	50,72	40,40	0,03155	1068	35,8
08-07-68	67	1151	77,12	7,47	0,099	0,044	79,27	7,80	0,00765	558	10,5
13-08-68	64	1203	77,00	3,40	0,042	0,046	77,05	3,20	0,00250	193	5,2
08-09-68	54	1236	66,74	1,95	0,029	0,170	72,30	2,10	0,00125	96	1,8
09-10-68	42	1243	52,21	0,34	0,007	0,251	59,60	0,40	0,00065	43	1,0
21-11-68	33	1250	41,25	0,26	0,005	0,241	46,60	0,20	0,00040	21	0,6
18-12-68	30	1259	37,77	0,28	0,007	0,095	39,50	0,30	0,00025	10	0,5
13-02-69	25	1305	32,62	1,26	0,034	0,183	35,15	1,19	0,00015	5,7	0,2
03-04-69	11	1336	14,70	0,56	0,025	0,829	22,38	0,56	0,00010	3,3	
24-04-69	8	1338	10,70	0,02	0,001	0,318	12,60	0,01	0,00065	0,7	
									—	—	
Total				87,60				87,26			89,9

mortes et qui correspond à la fois aux jeunes nés et décédés dans l'intervalle t_2-t_1 et aux individus présents au temps t_1 qui ont grossi et sont morts avant t_2 . La somme $\Delta B + \Delta B'$ représente la production de la population telle qu'elle a été définie par IVLEV (1945).

La production réelle dans les élevages a été calculée de cette façon pour la durée de l'expérience (tabl. VI).

Connaissant la structure en taille de la population lors de chaque observation, et la croissance pondérale, on calcule la production à l'aide de la méthode du taux instantané de croissance pondérale de la population (G). Les résultats obtenus (tabl. VI) sont supérieurs d'environ 10 % aux résultats précédents. L'une des raisons de cette différence est probablement une mortalité plus importante parmi les stades jeunes (qui sont moins robustes) à la suite des diverses manipulations (tamisage des caisses d'élevage, stockage en aquarium au cours de la mensuration de chaque individu) effectuées à chaque

observation. Une autre raison peut être une mauvaise estimation de la courbe de croissance moyenne.

TABLEAU VI

Comparaison entre la production réellement observée de deux populations de *Bellamya unicolor* en élevage à Bol, et la production calculée par la méthode du taux instantané de croissance pondérale de la population (G). Les résultats sont exprimés en poids frais, coquilles comprises.

	P _g réelle (en g)			P _g calculée (en g)		
	P	$\bar{B}$	P/ $\bar{B}$	P	$\bar{B}$	P/ $\bar{B}$
élevage 1...	1353	307	4,1	1394	307	4,5
élevage 2...	1787	388	4,6	2004	388	5,2

2. Résultats.

La production en poids sec du corps et la production en coquilles ont été calculées dans les stations de Bol, Baga Kawa et Samia pour lesquelles on possédait la structure en taille des populations au cours des prélèvements successifs. Afin de pouvoir comparer les résultats, et en vue d'extrapolations à

l'ensemble du lac, on a également calculé à chaque fois le rapport $P/\bar{B}$. La période d'étude étant d'un an dans la plupart des stations, on a donc directement le $P/\bar{B}$ annuel de chaque espèce pour ces stations. Dans quelques cas cependant la période d'étude a été un peu plus courte et $P/\bar{B}$ a été extrapolé à un an, alors qu'à Bol où les études ont duré plus de deux ans, on a traité séparément les années 1968 et 1969.

TABLEAU VII

Biomasses moyennes, production (en poids sec du corps — P.O.S. — et en poids de coquilles — P.C.) et rapport $P/\bar{B}$ pour les différentes espèces dans les stations étudiées. Les valeurs de biomasse et de production sont données en g/m².

Espèce	Station	Période d'étude	Production eb P.O.S.				Production en P.C.			
			$\bar{B}$ (g)	P (g)	$P/\bar{B}$	$P/\bar{B}$ par an	$\bar{B}$ (g)	P (g)	$P/\bar{B}$	$P/\bar{B}$ par an
<i>Melania tuberculata</i>	Samia 1	17/4/69 au 14/4/70	3,53	15,45	4,4	4,4	28,49	141,35	5,0	5,0
	Samia 2	17/4/69 au 14/4/70	0,67	1,99	3,0	3,0	5,63	17,56	3,1	3,1
	Baga Kawa 1	20/4/69 au 17/4/70	0,86	4,62	5,3	5,3	6,82	39,16	5,7	5,7
	Baga Kawa 3	7/7/69 au 17/4/70	1,53	5,56	3,6	4,8	12,27	63,66	3,9	5,2
<i>Cleopatra bulimoides</i>	Samia 1	17/4/69 au 14/4/70	3,57	7,01	2,0	2,0	27,48	64,68	2,3	2,3
	Samia 2	17/4/69 au 14/4/70	3,61	6,11	1,7	1,7	28,00	58,84	2,1	2,1
	Baga Kawa 1	20/4/69 au 17/4/70	3,60	8,33	2,5	2,5	26,34	78,62	3,0	3,0
	Baga Kawa 3	7/7/69 au 10/7/70	3,42	11,90	3,5	3,5	25,48	92,57	3,6	3,6
	Bol 2 1968	12/67 au 12/68	0,77	1,88	2,4	2,4	5,81	16,31	2,8	2,8
	1969	12/68 au 12/69	0,49	1,40	2,8	2,8	3,60	12,18	3,4	3,4
	Bol 3 1968	12/67 au 12/68	0,29	0,71	2,5	2,5	2,23	6,43	2,9	2,9
	1969	12/68 au 12/69	1,81	6,32	3,5	3,5	13,72	56,28	4,1	4,1
<i>Bellamya unicolor</i>	Baga Kawa 2	5/6/69 au 17/4/70	2,82	13,64	4,8	5,5	18,02	95,30	5,3	6,0
	Baga Kawa 3	7/7/69 au 10/7/70	2,11	12,85	6,1	6,1	13,93	90,52	6,5	6,5
<i>Corbicula africana</i>	Samia 1	17/4/70 au 14/4/70	1,05	2,98	2,8	2,8	34,81	103,44	3	3
	Samia 2	17/4/70 au 14/4/70	0,46	1,11	2,4	2,4	16,10	42,26	2,6	2,6
	Baga Kawa 1	20/4/69 au 17/4/70	1,65	3,73	2,3	2,3	56,60	145,31	2,6	2,6
	Baga Kawa 1	5/6/69 au 17/4/70	3,70	9,16	2,5	2,9	121,36	317,82	2,6	3
	Baga Kawa 3	7/7/69 au 17/4/70	1,28	2,03	1,6	2,1	43,07	74,23	1,7	2,2
	Bol 3	12/67 au 12/68	1,30	3,58	2,8	2,8	46,29	141,82	3,1	3,1

Les taux de production ainsi mis en évidence (tabl. VII) ne sont pas identiques pour une même espèce dans toutes les stations mais varient cependant dans des limites assez étroites qui ne dépassent pas un rapport du simple au double. Ces différences entre stations sont évidemment le résultat des différences constatées dans la structure démographique et la dynamique des peuplements, mais également d'une certaine imprécision sur le calcul de la biomasse moyenne ($\bar{B}$) au cours de l'année, et par conséquent sur le calcul de $P/\bar{B}$.

On remarquera que $P/\bar{B}$ est élevé pour *Melania* et

Bellamya qui sont respectivement les espèces dominantes en nombre et en biomasse sur l'ensemble du lac (LÉVÊQUE, 1972). Il est plus faible et du même ordre de grandeur chez les *Cleopatra* et les *Corbicula*.

D'autre part, le rapport $P/\bar{B}$ est plus élevé pour les coquilles que pour le poids sec du corps. Ce résultat est à rapprocher des relations allométriques du poids sec du corps en fonction du poids des coquilles, et dans lesquelles l'exposant lié au poids des coquilles est toujours inférieur à 1, ce qui signifie que le poids des coquilles augmente plus vite que le poids du corps.

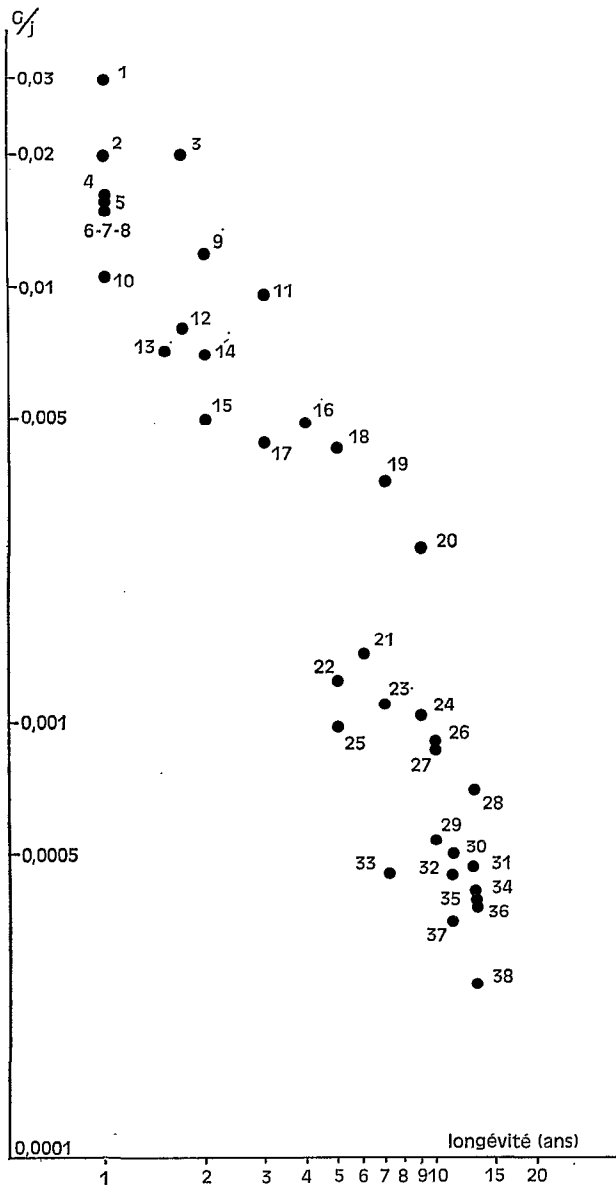


Fig. 27. — Relation entre le taux instantané de croissance pondérale (G/j) moyen des populations naturelles de diverses espèces et la longévité de ces espèces (voir tableau VIII).

3. Discussion.

ZAÏKA (1970) suggérait que le taux instantané de croissance pondérale de la population (G) était un excellent indice de comparaison de la productivité des populations. En effet, G dépend à la fois de la vitesse de croissance de l'espèce considérée et de la structure démographique de la population, mais il

est indépendant de la taille du stock ou de la densité. Il sera d'autant plus élevé pour une même structure démographique que la croissance sera plus rapide. Inversement, pour une même vitesse de croissance, il dépendra de la structure en taille de la population et sera d'autant plus grand que la population sera plus jeune. En réalité, G est un $P/\bar{E}$ instantané puisque selon la formule de RICKER, $P = G \cdot \bar{E}$. Si $P/\bar{E}$ est calculé sur un an, on pourra déterminer un G moyen journalier, en divisant $P/\bar{E}$ par 365, qui servira à comparer les espèces entre elles ou les populations d'une même espèce dans différents biotopes.

En calculant de cette manière un G journalier moyen pour diverses espèces de mollusques aquatiques à partir des résultats publiés par divers auteurs, russes notamment, ZAÏKA (1970) a montré l'existence d'une relation entre la longévité des espèces et le taux instantané moyen de croissance pondérale de leurs populations naturelles (fig. 27). Ces données ont été complétées par d'autres résultats et par nos propres observations (tabl. VIII) qui s'intègrent bien dans l'ensemble des résultats déjà obtenus.

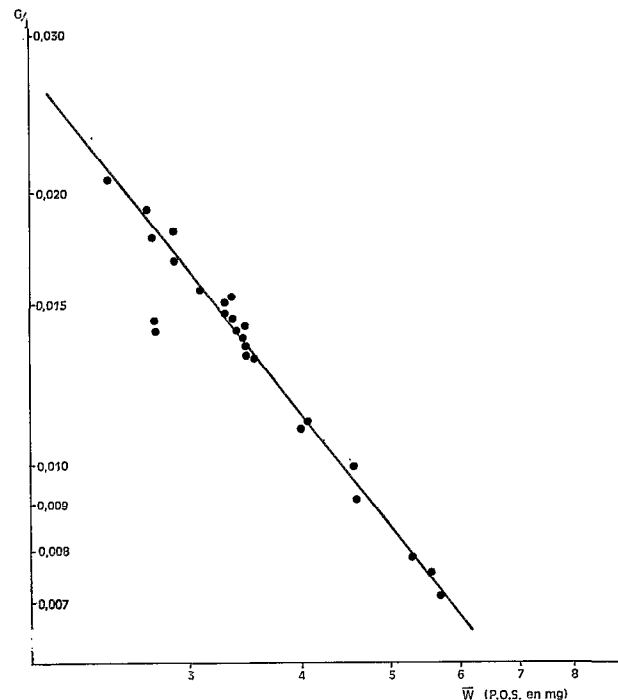


Fig. 28. — *Melania tuberculata*: relation entre le taux instantané de croissance pondérale des populations (G) et le poids moyen d'un individu de ces populations (W exprimé en P.O.S.). Résultats obtenus en saison chaude à Samia et à Baga Kawa.

TABLEAU VIII

Taux instantané de croissance pondérale (G/j) des populations naturelles de quelques espèces de mollusques aquatiques, et longévité des individus. * : données recueillies par ZAIKA (1970).

N° sur la fig.	Espèces	G/j	Longévité	Localité	Source
1	* <i>Lacuna pallidula</i>	0,030	< 1 an	mer de Barentz	Kouznetsov (1948)
2	* <i>Spisula elliptica</i>	0,02	1 an	Plymouth	Ford (1925)
3	* <i>Margarita helicina</i>	0,02	20 mois	mer de Barentz	Kouznetsov (1948)
4	* <i>Adacna vitrea</i>	0,016	1 an	baie Jarnichnaia Caspienne	Ossadtchikh et Jablonskaia (1968)
5	<i>Bellamya unicolor</i>	0,0159	1 an	lac Tchad	Lévêque (1972)
6-7-8	<i>Anisus vortex</i>				
	* <i>Gyraulus albidus</i>	0,01 à	1 an	barrage de Ribinsk	Tsikhon-Loukanina (1965)
	<i>Valvata pulchella</i>	0,02			
9	<i>Melania tuberculata</i>	0,0120	1-2 ans	lac Tchad	Lévêque (1972)
10	* <i>Rissoa splendida</i>	0,0106	1 an	mer d'Azov	Maccaveeva (1959)
11	* <i>Mytilaster lineatus</i>	0,0095	3 ans	mer d'Azov	Vorobiev (1949)
12	* <i>Margarita helicina</i>	0,008	20 mois	mer de Barentz	Kouznetsov (1948)
13	<i>Cleopatra bulimoides</i>	0,0072	> 1 an ?	lac Tchad	Lévêque (1972)
14	<i>Corbicula africana</i>	0,0070	1-2 ans	lac Tchad	Lévêque (1972)
15	* <i>Bythinia tentaculata</i>	0,0049	2 ans	lacs de Bielorussie	Arabina (1968)
16	* <i>Abra ovata</i>	0,0049	3-4 ans	mer d'Azov	Grese (1967)
17	* <i>Sphaerium corneum</i>	0,004	2-3 ans	lacs de Bielorussie	Arabina (1968)
18	* <i>Cardium edule</i>	0,0041 à			
		0,0046	5 ans	mer d'Azov	Grese (1967)
19	* <i>Acmaea digitalis</i>	0,0036	6-8 ans	côte Pacifique USA	Frank (1965)
20	* <i>Mytilus galloprovincialis</i>	0,0025	9 ans ?	mer Noire	Ivanov (1965-1968)
21	* <i>Dreissena polymorpha</i>	0,00140	6 ans ?		Kirpitchenko (1964)
22	<i>Viviparus malleatus</i>	0,00126	5 ans	lac des Castors	Stanczykowska et al (1971)
23	* <i>Acmaea testudinalis</i>	0,00110	6-7 ans	mer de Barentz	Matveeva (1955)
24	* <i>Dreissena polymorpha</i>	0,00104	9 ans	lac Taltowisko	Kajak
25	<i>Viviparus malleatus</i>	0,00098	5 ans	rivière des Outaonais	Stanczykowska et al (1971)
26	<i>Anodonta piscinalis</i>	0,00088	10 ans	Balta Crapina	Tudorancea et Florescu (1969)
27	<i>Lampsilis radiata</i>	0,00088	10 ans	lac des Deux Montagnes	Magnin et al (1971)
28	<i>Unio tumidus</i>	0,00070	13 ans	Crapina marsh	Tudorancea et Florescu (1968)
29	* <i>Anodonta anatina</i>	0,00054	10 ans	Tamise	Negus (1966)
30	<i>Lampsilis radiata</i>	0,00051	11 ans	lac Saint Louis	Magnin et al (1971)
31	<i>Elliptio complanatus</i>	0,00047	13 ans	lac des Deux Montagnes	Magnin et al (1971)
32	<i>Elliptio dilatatus</i>	0,00045	11 ans	lac des Deux Montagnes	Magnin et al (1971)
33	* <i>Modiolus demissus</i>	0,0003 à			
		0,0006	7-9 ans	Georgie	Kuenzler (1961)
34	<i>Elliptio complanatus</i>	0,00039	13 ans	lac Saint Louis	Magnin et al (1971)
35	<i>Unio pictorum</i>	0,00039	13 ans	Balta Crapina	Tudorancea et Florescu (1968)
36	* <i>Unio pictorum</i>	0,00038	13 ans	Tamise	Negus (1966)
37	* <i>Unio tumidus</i>	0,00035	11 ans	Tamise	Negus (1966)
38	<i>Elliptio dilatatus</i>	0,00025	13 ans	lac Saint Louis	Magnin et al (1971)

Un tel type de relation suscite certaines critiques. En particulier, les méthodes utilisées pour calculer P/E et G sont différentes selon les auteurs, et la longévité souvent difficile à apprécier exactement. On sait également que G peut varier selon les stations ou selon les années dans une même station. Il en résulte une certaine dispersion des points sur le graphique. Néanmoins, on constate une diminution

de G avec l'augmentation de la longévité, et une tendance générale à un rangement des points dans l'intervalle des observations. Bien qu'il ne soit pas question pour l'instant de déduire une loi générale de l'ensemble de ces résultats, on ne peut manquer de souligner l'intérêt d'une telle relation dans le cas d'études rapides de populations naturelles de mollusques aquatiques. Si l'on connaît la longévité des

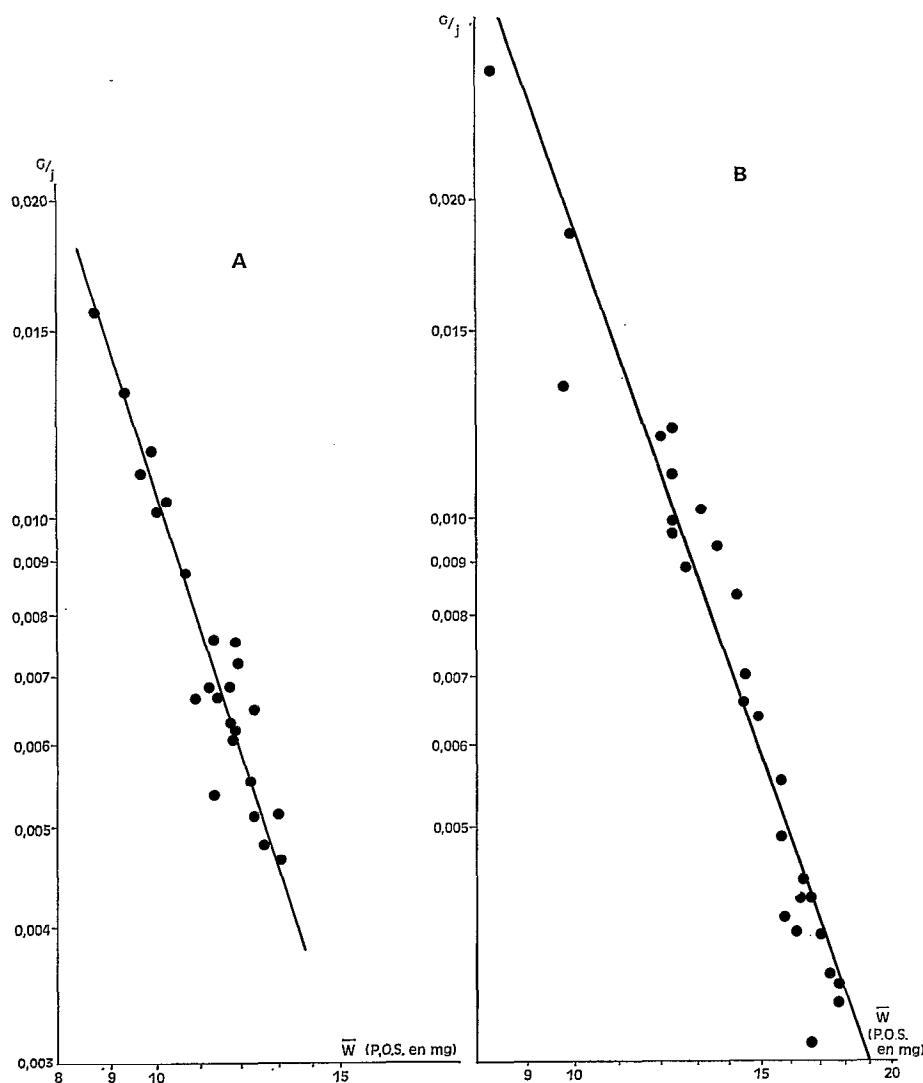


Fig. 29. — *Cleopatra bulimoides*: relation entre le taux instantané de croissance pondérale des populations (G) et le poids moyen d'un individu de ces populations ($\bar{W}$ exprimé en P.O.S.). Résultats obtenus en saison chaude. A- BOL, B- Samia et Baga Kawa.

TABEAU IX

Relation entre le taux instantané de croissance pondérale d'une population (G) et le poids moyen d'un individu ($\bar{W}$) de cette population, exprimé en P.O.S. Les relations calculées sont valables dans les limites indiquées pour $\bar{W}$, et pour la saison chaude.

Espèces	Localités	Intervalle d'utilisation $\bar{W}$ en P.O.S. (mg)	Relation
<i>Melania tuberculata</i>	Samia, Baga Kawa	$2 \leq \bar{W} \leq 46$	$\log G = -1,250 \log \bar{W} - 1,196$
<i>Cleopatra bulimoides</i>	Samia, Baga Kawa	$8 \leq \bar{W} \leq 17$	$\log G = -2,856 \log \bar{W} + 1,132$
	Bol	$8 \leq \bar{W} \leq 14$	$\log G = -3,098 \log \bar{W} + 1,117$
<i>Corbicula africana</i>	Samia, Baga Kawa	$3 \leq \bar{W} \leq 12$	$\log G = -0,936 \log \bar{W} - 1,450$

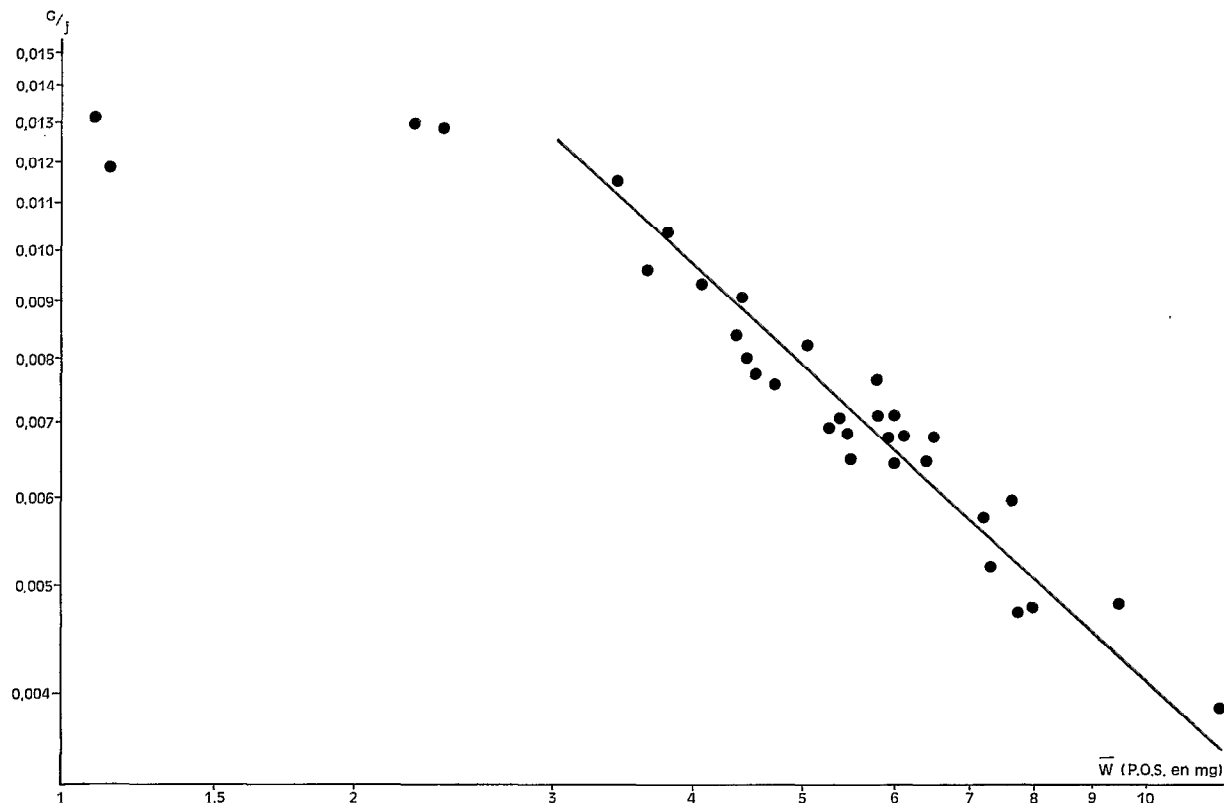


Fig. 30. — *Corbicula africana*: relation entre le taux instantané de croissance pondérale des populations (G) et le poids moyen d'un individu de ces populations ($\bar{W}$ exprimé en P.O.S.). Résultats obtenus en saison chaude à Samia et Baga Kawa.

espèces, on peut en effet avec une certaine marge d'erreur, connaître l'ordre de grandeur de G et par conséquent de la production.

La détermination du taux instantané de croissance pondérale de la population (G), dans chaque station et pour chacun des prélèvements, nécessite des calculs assez longs, et l'on peut se demander s'il n'existe pas de méthode plus rapide pour y parvenir. ZAIKA (1968) a montré empiriquement, sur des populations zooplanctoniques, qu'il existait une assez bonne relation du type $\log G = a \log \bar{W} + b$, entre G et le poids individuel moyen de la population ($\bar{W}$). On a donc recherché, à partir des résultats obtenus dans les différentes stations, si des relations de ce type existaient chez les mollusques étudiés ici. L'axe majeur réduit entre les valeurs de $\log G$ et $\log \bar{W}$, a été calculé seulement pour les *Melania*, les *Cleopatra* et les *Corbicula* car les résultats concernant les *Bellamya* étaient trop peu nombreux (fig. 28, 29 et 30 et tabl. IX). Seules les valeurs de G pour la saison chaude ont été prises en considération chez

les Prosobranches qui ont une croissance différente en hiver (LÉVÊQUE, 1971), et l'on a traité séparément les résultats obtenus à Bol où la croissance est plus lente qu'à Samia et à Baga Kawa.

On constate de manière générale que le poids individuel moyen varie à l'intérieur de limites assez étroites pour une même espèce. C'est en particulier le cas pour les Prosobranches *Melania* et *Cleopatra* à reproduction plus ou moins continue. Chez les *Corbicula* cette observation reste vraie dans la majorité des cas, mais on observe cependant quelques poids individuels moyens nettement plus faibles que l'ensemble des autres données. Dans ce dernier cas, la relation linéaire entre $\log G$ et $\log \bar{W}$ se vérifie dans une certaine gamme de poids (3 $\bar{W}$ 12, fig. 30) mais n'est plus valable pour les poids individuels moyens les plus faibles. L'axe majeur réduit n'a donc été calculé que dans la gamme de poids pour laquelle l'alignement est bon.

Un poids moyen individuel faible pour une population, traduit l'existence d'une forte proportion

TABLEAU X

Comparaison entre les valeurs de la production en P.O.S. (exprimée en g/m²) calculée en utilisant :

1. Les valeurs de G obtenues à partir de la courbe de croissance et la structure en taille des populations (tabl. VII) ;
2. Les valeurs de G obtenues à partir des relations log G - log $\bar{W}$ (tabl. IX).

Espèces	Stations	B (g/m ²)	1 - G calculé d'après la structure en taille		2 - G calculé d'après le poids moyen $\bar{W}$	
			Pg (g/m ²)	P/B	Pg (g/m ²)	P/B
<i>Melania</i>	Samia 1	3,53	15,45	4,4	15,00	4,2
	Baga Kawa I	0,86	04,62	5,3	04,59	5,3
<i>Cleopatra</i>	Samia 1	3,57	07,01	1,9	07,33	2,0
	Baga Kawa I	3,60	08,33	2,5	09,26	2,6
	Bol station 3					
	1968	0,29	00,71	2,5	00,69	2,4
<i>Corbicula</i>	1969	1,81	06,32	3,6	06,54	3,6
	Samia 1	1,05	02,98	2,8	03,10	3,0
	Baga Kawa I	1,65	03,73	2,3	03,61	2,2

d'individus jeunes par rapport aux individus âgés. C'est le cas des populations de *Corbicula* dont le poids

moyen est inférieur à 3 mg. Dans cette situation où la relation entre log G et log $\bar{W}$ obtenue pour les tailles supérieures ne se vérifie plus, il existe peut être un autre type de relation mais les données que l'on possède ne permettent pas de le mettre en évidence. On peut cependant s'attendre à ce que G pour un poids moyen individuel $\bar{W}$ soit assez proche de l'accroissement instantané en poids (g) d'un individu de poids $\bar{w} = \bar{W}$. Cette remarque est vraie d'ailleurs dans tous les cas de populations dont la structure en taille est unimodale, c'est à dire dans le cas de cohortes par exemple.

A titre d'exemple, la production de quelques espèces a été recalculée dans certaines stations (tabl. X) en utilisant pour la saison chaude les valeurs de G obtenues à partir des relations entre log G et log $\bar{W}$. Malgré quelques différences mineures, les résultats sont très voisins des résultats obtenus en calculant G à partir de la structure en taille de la population.

A partir du moment où elles ont été calculées, les relations entre G et $\bar{W}$ peuvent être appliquées à toutes les populations de l'espèce en cause, à condition que le poids individuel moyen se situe dans la gamme de poids à l'intérieur de laquelle la relation est vérifiée, et que la croissance reste la même d'une année sur l'autre ou entre les différentes populations. Ces relations ont donc un intérêt pratique évident et permettent d'obtenir rapidement la production des populations échantillonnées avec une bonne approximation.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (K. R.), 1950. — The computation of production in fish populations. *N.Z. Sci. Rev.*, 8 : 89.
- ANNANDALE (N.) et SEWELL (R. B. S.), 1921. — The banded pond snail of India : *Vivipara bengalensis*. *Rec. Ind. Mus.*, XXII : 217-291.
- ARABINA (I. P.), 1968. — Dynamisme annuel, saisonnier et production du zoobenthos dans les lacs Narotch, Miastro et Batorin (en russe). *Thèse Univ. Biélorussie, Minsk*.
- BINDER (E.), 1959. — Anatomie et systématique des Mélianiens d'Afrique occidentale (Mollusques, Gastropoda). *Rev. Suisse Zool.*, 66, 22 : 735-759.
- BIRKETT (L.), 1959. — Production in benthic populations. *Int. Counc. Explor. Sea, C.M. 1959 near northern Seas Committee*, 42 : 1-12.
- BORUCKIJ (E. V.), 1939. — Dinamika biomassy *Chironomus plumosus profundali* Beleogo azera (en russe). *Trudy limn. Stanc. Kosino*, 22 : 156-195.
- BOURLIERE (F.) et LAMOTTE (M.), 1968. — Les fondements physiologiques et démographiques des notions de production et de rendements bioénergétiques. *Rev. Quest. Scient.*, 138, 4 : 509-541, et 139, 1 : 5-24.
- BRODY (S.), 1945. — Bioenergetics and growth, with special reference to the efficiency complex in domestic animals. *Reinhold Publishing corporation, New York*.
- CRISP (D. T.), 1962. — Estimates of the annual production of *Corixa germari* (Fieb.) in an upland reservoir. *Arch. Hydrobiol.*, 58 : 210-223.
- DAVIS (C. C.), 1963. — On questions of production and productivity in ecology. *Arch. Hydrobiol.*, 59, 2 : 145-161.

- DEJOUX (C.), LAUZANNE (L.) et LÉVÊQUE (C.), 1969. — Évolution qualitative et quantitative de la faune benthique dans la partie est du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. III, 1 : 3-58.
- DUSSART (B.), 1966. — Limnologie. *Gauthier-Villars*, Paris, 677 p.
- FORD (E.), 1925. — On the growth of some lamellibranchs in relation to food supply of fishes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 13, 3 : 531-559.
- FRANK (P. W.), 1965. — The biodemography of an intertidal snail population. *Ecology*, 46, 6 : 831-844.
- GREZE (V. N.), 1951. — Produkcyia *Pontoporeia affinis* i metod ee opredeleniya. *Trudy vsesojuzn. Gidrobiol. Obsc.* 3 : 33-43.
- GREZE (V. N.), 1967. — Allure de la production dans les populations d'organismes hétérotrophes marins (en russe). *Questions de la Bioocéanographie, Red. V.A. Vodianski, « Naukova dumka », Kiev* : 121-127.
- HOLME (N. A.) et MC INTYRE (A. D.), 1971. — Methods for the study of marine benthos. *I.B.P. Handbook n° 16*, Oxford, Blackwell, 336 p.
- HUGHES (R. N.), 1970. — Populations dynamics of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa) on an intertidal mud-flat in north Wales. *J. Anim. Ecol.*, 39 : 333-356.
- IVANOV (A. I.), 1965. — Répartition et réserve de moules dans la mer Noire. Biologie, technique de la pêche et du traitement des moules (en russe). *V.N.I.R.O., Moscou* : 27-47.
- IVANOV (A. I.), 1967. — Croissance des moules de la mer Noire (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) sur le banc de sable d'Odessa (en russe). *Gidrobiol. Journ.*, 3, 2 : 20-25.
- IVANOV (A. I.), 1968. — Les moules (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) de la mer Noire et perspectives de leur pêche (en russe). *Thèse, Univ. Odessa*.
- IVLEV (V. S.), 1945. — The biological productivity of waters. *Usp. sovrem. Biol.*, 19, pp. 98-120 (en russe). Traduction dans *J. Fish. Res. Bd Can.*, 23 : 1727-1759 (1966).
- KAJAK (A.), 1967. — Quelques remarques générales sur les méthodes d'étude de production du benthos (en polonais). *Ekol. Pol.*, ser. B, 13 : 173-195.
- KIRPITCHENKO (M. I.), 1964. — Phénologie, dynamique du nombre et de la biomasse des larves de *Dreissena* dans le barrage de Koiybichev. La biologie de *Dreissena* et la lutte contre son expansion (en russe). *Red. B. K. Chegmane, « Nauka », Moscou-Leningrad* : 19-30.
- KOUZNETSOV (V. V.), 1948. — Caractéristiques bio-écologiques des grandes populations d'invertébrés marins (en russe). *Acad. Sc. U.R.S.S., sér. Biol.*, 5 : 538-564.
- KOUZNETSOV (V. V.), 1948. — Biologie et cycle biologique de *Lacuna pallidula* Da Costa dans la mer de Barentz (en russe). En mémoire de l'académicien S. A. Zernov. *Acad. Sc. U.R.S.S., Moscou-Leningrad* : 79-93.
- KUENZLER (E. J.), 1961. — Structure and energy flow of a mussel population in a Georgia salt marsh. *Limn. Ocean.*, 6, 2 : 191-204.
- LAVELLE (P.), 1971. — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : production annuelle d'un ver de terre, *Millsonia anomala* Omodeo. *La Terre et la Vie*, 2 : 240-254.
- LÉVÊQUE (C.), 1968. — Mollusques aquatiques de la zone est du lac Tchad. *Bull. I.F.A.N., sér. A*, 29, 4 : 1494-1533.
- LÉVÊQUE (C.), 1971. Équation de von Bertalanffy et croissance des mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. V, 3-4 : 263-284.
- LÉVÊQUE (C.), 1972. — Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, étude des peuplements et estimation des biomasses. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. VI, 1 : 3-45.
- MACCAVEEVA (E. B.), 1959. — Dynamisme du nombre et de la biomasse de *Rissoa splendida* Eichw. dans les régions côtières de Crimée (en russe). *Trav. st. Biol. Sebastopol*, 11 : 101-107.
- MAGNIN (E.) et STANCZYKOWSKA (A.), 1971. — Quelques données sur la croissance de la biomasse et la production annuelle de trois mollusques Unionidae de la région de Montréal. *Can. J. Zool.*, 49, 4 : 491-497.
- MASSE (H.), 1968. — Évaluation de la production d'un peuplement benthique. *C. R. Acad. Sci.*, D, Fr., 266, 7 : 713-715.
- MATVEEVA (T. A.), 1955. — Biologie et cycle biologique de *Aemaea testudinalis* (Müller) dans la région mourmane orientale (en russe). *Trav. St. Biol. Mourmansk*, 2 : 32-47.
- MICHAEL (R. G.), 1968. — Studies on the bottom fauna in a tropical freshwater fish pond. *Hydrobiol.*, 31, 2 : 203-230.
- MORRISON (J. P. E.), 1954. — The relationships of Old and New World Melanians. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 103 : 357-394.
- NEES (J.) et DUDGALE (C. D.), 1959. — Computation of production for populations of aquatic midge larvae. *Ecology*, 40, 3 : 425-430.
- NEGUS (C. L.), 1966. — A quantitative study of growth and production of unionid mussels in the River Thames at Reading. *J. Anim. Ecol.*, 35, 9 : 519-532.
- OSSADTCHIKH (V. F.) et JABLONSKAIA (E. A.), 1968. — Sur la production de quelques espèces du benthos nord-caspien (en russe). In *Les méthodes de calcul de la production des animaux aquatiques*, Winberg G. G. ed., « *Wischaiia chkola* » Minsk : 219-225.
- PETRUSEWICZ (K.), 1967. — Suggested list of more important concepts in productivity studies (definitions and symbols). in : *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, K. Petrusewicz ed., Warszawa-Krakow, PWN, 1 : 51-58.
- PETRUSEWICZ (K.), 1967. — Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrial ecosystems. in *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, K. Petrusewicz ed., Warszawa-Krakow, PWN, 1 : 17-49.

- PETRUSEWICZ (K.) et MACFADYEN (A.), 1970. — Productivity of terrestrial animals. Principles and methods. *I.B.P. Handbook n° 13*, Oxford, Blackwell, 192 p.
- RICKER (W. E.), 1968. — Methods for assessment of fish production in freshwater. *I.B.P. Handbook n° 3*, Oxford, Blackwell, 326 p.
- SAITO (S.), 1965. — Structure and energetics of the population of *Ligidium japonicum* (Isopoda) in a warm temperate forest ecosystem. *Jap. J. Ecol.*, 15, 2 : 47-55.
- SAITO (S.), 1970. — Methods for the study of production by macro-arthropods. *Proceed. of the Paris Symp., Methods of study in soil ecology* : 215-223.
- SANDERS (H. L.), 1956. — Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. X. The biology of marine bottom communities. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 15 : 345-414.
- SHUSHKINA (E. A.), ANISIMOV (S. I.) et KLEKOWSKI (R. Z.), 1968. — Calculation of production efficiency in plankton copepods. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 15, 3 : 251-261.
- SMALLEY (A. E.), 1960. — Energy flow of a salt marsh grasshopper population. *Ecology*, 41 : 672-677.
- STANCZYKOWSKA (A.), MAGNIN (E.) et DUMOUCHEL (A.), 1971. — Étude de trois populations de *Viviparus malleatus* (Reeve) (Gastropoda, Prosobranchia) de la région de Montréal. I. Croissance, fécondité, biomasse et production annuelle. *Can. J. Zool.*, 49, 11 : 1431-1441.
- TSIKHON-LOUKANINA (E. A.), 1965. — Cycles vitaux, modifications du nombre et de la biomasse de certains mollusques Gastéropodes dans la zone littorale du barrage de Ribinsk pendant l'été 1962 (en russe). *Trav. Inst. Biol. eaux terrif.* 8, 11 : 125-129.
- TSIKHON-LOUKANINA (E. A.), 1965. — Alimentation et croissance des mollusques Gastéropodes d'eau douce (en russe). *Trudy Inst. Biol. Unutrennykh Vod*, 9, 12 : 191-209.
- TUDORANCEA (C. L.) et FLORESCU (M.), 1968. — Considérations concerning the production and energetics of *Unio tumidus* Philipson population from the Crapina marsh. *Trav. Mus. Hist. Nat. « Grigore Antipa »*, 8 : 395-409.
- TUDORANCEA (C. L.) et FLORESCU (M.), 1968. — Cu privire la fluxul energetic al populatiei de *Unio pictorum* dim Balta Crapina (en roumain). *Ann. Univ. Bucuresti, Ser. Stiint. Natur.*, 17 : 233-243.
- TUDORANCEA (C. L.) et FLORESCU (M.), 1969. — Aspecte de productiei si energeticii populatiei de *Anodonta piscinalis* Nilsson dist Balta Crapina (en roumain). *Stu. Cercet. Biol., Ser. Zool.*, 21, 1 : 43-55.
- VOROBIEV (V. P.), 1949. — Benthos de la mer d'Azov (en russe). *Trav. Azcherniro*, 13.
- WINBERG (G. G.), 1971. — Methods for the estimation of production of Aquatic animals. *Academic Press, London and New York*, 175 p.
- ZAİKA (V. E.), 1968. — Age-structure dependence of the « specific production » in zooplankton populations. *Mar. Biol.*, 1 : 311-315.
- ZAİKA (V. E.), 1970. — Rapports entre la productivité des mollusques aquatiques et la durée de leur vie. *Cah. Biol. Mar.*, 11, 1 : 99-108.