

BILANS ÉNERGÉTIQUES DES POPULATIONS NATURELLES DE MOLLUSQUES BENTHIQUES DU LAC TCHAD

C. LÉVÊQUE

Mission OCCGE - onchocercose. BP. 1500 Bouaké (Côte d'Ivoire)

RÉSUMÉ

Les valeurs calorifiques des tissus des principales espèces de mollusques benthiques ont été mesurées par calorimétrie après typhylisation. Elles ont permis de transformer en unités énergétiques (calories) les résultats des estimations de production des populations naturelles (LÉVÊQUE, 1972). D'autre part, la respiration a été mesurée à différentes températures par la méthode des flacons à oxygène. Pour chaque espèce, les mesures ont été faites sur des séries d'individus de différentes tailles et les relations entre le poids et la consommation en oxygène ont été calculées. De l'ensemble de ces données, les bilans énergétiques instantanés et annuels ont été établis pour quelques populations naturelles des diverses espèces étudiées. Ces bilans ne concernent que l'assimilation ($A = P + R$). Les résultats obtenus ont été comparés à ceux déjà obtenus sur les mollusques et d'autres poikilothermes. Une relation entre P et R a été calculée pour l'ensemble de ces observations chez les invertébrés.

ABSTRACT

The calorific values of the tissues of the main species of the benthic molluscs have been measured by a Parr bomb calorimeter. They have permitted to convert into energetic units (calories) the results of production estimations of natural populations (LÉVÊQUE, 1972). The respiration has been measured under different temperatures by the method of the closed oxygen bottles. For each species, measures have been effected on series of different sized individuals and the relations between the weight and the oxygen consumption have been calculated. From these data, the annual and instantaneous energy budgets have been established for some natural populations of studied species. Those budgets concern only the assimilation ($A = P + R$). The given results have been compared to the previous ones obtained with molluscs and other poikilotherms. A relation between P and R has been calculated for the whole observations on the invertebrates.

La production des principales espèces de mollusques benthiques du lac Tchad a été estimée en poids sec dans différentes stations (LÉVÊQUE, 1972). Afin d'exprimer cette production en unités (calories) permettant la comparaison avec d'autres groupes, il était nécessaire de déterminer la valeur calorifique des tissus des espèces étudiées.

La production n'est cependant que le rendement apparent de cette machine biologique qu'est tout organisme vivant. Sous forme de nourriture l'organisme absorbe en effet une certaine quantité d'énergie dont une partie est assimilée et sert au fonctionne-

ment de la machine (dépenses de maintenance) qui élabore de la matière vivante (production). Une part non négligeable de l'énergie ingérée n'est pas assimilée mais non rejetée dans le milieu ambiant. La répartition entre ces diverses destinées de l'énergie ingérée se traduit par un budget énergétique exprimé en unités énergétiques comparables (la calorie) et pour un intervalle de temps déterminé (KLEKOWSKI, 1970). Un tel budget peut s'écrire : (PETRUSEWICZ, 1967; RICKER, 1968) : $C = P + R + F + U$, où C est la consommation (nourriture ingérée), P la production, R la respiration ou dépenses de mainte-

TABLEAU I
Valeurs calorifiques des tissus de cinq espèces de mollusques benthiques du lac Tchad

Espèce	Origine	Nombre de mesures	Valeur calorifique en cal/g de poids sec	% cendres	Valeur calorifique en cal/g sans cendres
<i>Bellamyia unicolor</i>	Samia	5	4141 ±64,8	15,7 ±1,4	4919 ±94,7
<i>Bellamyia unicolor</i>	Baga Kawa	3	3982 ±197	16,7 ±1,5	4777 ±319
<i>Cleopatra bulimoides</i>	Samia	3	3989 ±140	15,4 ±1	4730 ±127
<i>Melania tuberculata</i>	Samia	3	3818 ±232	17,7 ±3,4	4636 ±88
<i>Melania tuberculata</i>	Baga Kawa	1	3678	22,6	4751
<i>Corbicula africana</i>	delta du Chari	3	4974 ±25	12,8 ±1,6	5707 ±83
<i>Caelatura aegyptiaca</i>	Baga Kawa	5	3972 ±149	19,7 ±2	4949 ±164

nance, F la quantité de nourriture ingérée mais non digérée, et U les produits d'excrétion. On définit également $A = P + R$, où A est l'assimilation.

Il faut déterminer les différents termes de ces équations pour établir le bilan énergétique complet d'une espèce ou d'une population. En réalité, et pour les populations naturelles en particulier tous les éléments d'un tel bilan ne sont pas aussi facilement accessibles.

Dans le cas des mollusques du lac Tchad, des difficultés techniques n'ayant pas permis de déterminer C, le travail qui suit portera donc essentiellement sur l'estimation de A dans les populations naturelles.

A. VALEUR CALORIFIQUE DES TISSUS

La valeur énergétique des parties molles a été déterminée pour les différentes espèces étudiées ici à l'aide d'un semi-micro calorimètre Parr 14-11. Les mollusques ont été récoltés dans le lac Tchad en octobre 1971 et les échantillons utilisés pour les mesures ont été préalablement déshydratés par lyophilisation durant 48 h et conservés au dessiccateur. Après séparation de la coquille, les parties molles de plusieurs individus (y compris l'opercule dans le cas des Prosobranches) ont été mélangées et broyées pour constituer les pastilles de 200 à 250 mg nécessaires aux mesures.

A l'exception des *Corbicula* pour lesquels la valeur calorifique des tissus est nettement plus élevée, les résultats sont sensiblement du même ordre de grandeur pour les autres espèces (tabl. I).

A titre de comparaison, SITARAMAIAH (1967) in CUMMINS et WUYCHECK (1971) a trouvé par une méthode différente (analyse de la matière organique) et pour *Melania tuberculata*, une valeur calorifique de 424 cal/g de poids sec coquille comprise. Des relations entre le poids sec et le poids de coquille pour cette espèce, on déduit que pour un adulte moyen de 15 mm, de poids organique sec 10 mg, le poids de coquille est d'environ 90 mg, ce qui signifie que le poids organique sec est de l'ordre de 10 % du poids sec coquille comprise. En admettant que la coquille ne renferme que très peu de matière organique, on trouve ainsi une valeur de 4 240 cal/g de poids organique sec qui n'est que légèrement supérieure à nos résultats.

Sur des mollusques d'eau douce, TUDORANCEA et FLORESCU (1968) ont déterminé une valeur calorifique de 4 488 cal/g de poids sec chez *Unio tumidus*, et de 4 218 cal/g chez *Unio pictorum*. Ces valeurs sont également très proches des résultats obtenus sur *Caelatura aegyptiaca* qui est un Unionidae.

Hugues 1970, a trouvé une valeur de 5 097 cal/g de poids organique sec sans cendres chez *Scrobicularia plana* et une moyenne de 12,2 % de cendres. Cet auteur a pu calculer également la quantité d'énergie stockée sous forme de protéines dans la coquille (principalement au niveau du périostracum). Cette énergie stockée est de l'ordre de 20 cal/g de coquille, ce qui représente une valeur assez faible.

B. RESPIRATION

Étant donné qu'il est pratiquement impossible de mesurer l'énergie dépensée pour le métabolisme

par calorimétrie directe chez les poikilothermes, on doit utiliser une méthode indirecte qui consiste à mesurer les échanges respiratoires et à les convertir en énergie par le biais d'un coefficient oxycalorifique. La valeur de ce dernier correspond à l'énergie libérée quand 1 ml (ou 1 mg) d'oxygène est utilisée pour oxyder le matériel métabolisé par l'animal.

La respiration des mollusques benthiques a été mesurée sur le terrain par la méthode des flacons à oxygène. Bien qu'un peu délaissée actuellement en raison de la mise au point de techniques polarographiques, cette méthode était le mieux adaptée aux conditions matérielles dans lesquelles les observations ont été faites. Elle permettait également d'utiliser des individus fraîchement récoltés dont l'état physiologique était plus proche des conditions naturelles que celui des individus conservés en élevage.

1. Méthodes

Avant chaque série de mesures, les flacons d'une contenance de 130 ml environ étaient remplis d'eau du lac préalablement filtrée sur un filet à phytoplancton, puis brassée dans un récipient pour assurer une bonne homogénéisation. Les mollusques récoltés rapidement étaient mesurés et groupés par classes de taille (de mm en mm). Selon la taille, un ou plusieurs mollusques étaient introduits dans chaque flacon après que la coquille ait été soigneusement essuyée avec du papier filtre afin d'enlever l'eau, le sédiment et les organismes épiphytes qui pouvaient y rester attachés. Les flacons étaient ensuite placés dans des bassines remplies d'eau qui jouaient un rôle de volant thermique. En surveillant périodiquement la température de l'eau des bassines, et en la réajustant éventuellement par l'introduction de glace ou d'eau chaude, on a estimé que l'amplitude des variations ne dépassait pas $\pm 0,5^\circ \text{C}$ au cours de l'expérience.

Des flacons témoins sans animaux étaient placés dans les mêmes conditions que les flacons expérimentaux, et l'ensemble était fixé à la fin de l'expérience (méthode de Winckler). D'autres flacons témoins étaient également fixés au début de l'expérience pour connaître le pourcentage de saturation de l'eau en oxygène.

Connaissant la teneur en oxygène (t_1) des flacons témoins à la fin de l'expérience (qui était sensiblement identique à celle de l'eau au début de l'expérience) et la teneur en oxygène de l'eau des flacons contenant des mollusques (t_2), on peut alors pour chaque flacon, calculer la quantité d'oxygène consommée par les animaux durant le temps de l'expérience : $Q \text{ O}_2 \text{ consommée} = (t_1 - t_2) V$, V étant le volume du flacon.

La quantité d'oxygène consommée par des mollusques d'une taille donnée peut être rapportée au poids frais ou au poids sec grâce aux relations taille-poids.

On calcule ensuite la relation $R = aW^b$, où R est la consommation en oxygène par heure et par individu et W le poids en mg d'un individu. a représente la consommation horaire en oxygène d'un individu dont le poids est égal à l'unité (mg ici) et b indique le degré de dépendance de l'intensité métabolique par rapport au poids.

Dans la pratique la droite de régression $\log R = \log a + b \log W$, est calculée à partir des résultats obtenus pour chaque flacon à oxygène. Dans le cas où plusieurs mollusques étaient introduits dans un même flacon, on utilisait alors la consommation moyenne en oxygène par individu.

REMARQUES SUR LA MÉTHODE

Un certain nombre d'observations préliminaires ont été faites avant d'entreprendre les mesures.

1° — Lorsqu'on fixe des flacons immédiatement après avoir introduit des mollusques, les résultats de dosage sont comparables à ceux obtenus sur des flacons témoins renfermant la même eau mais sans mollusques. La présence des animaux n'apporte pas de biais dans les dosages. Cependant les flacons fixés renferment des mollusques et conservés à la température ambiante doivent être dosés dans les heures qui suivent.

2° — Le problème du substrat peut être important pour certaines espèces animales benthiques. WAUTIER et PATTEE (1955) ont démontré en effet que la consommation en oxygène de larves d'Ephéméroptères pouvait varier considérablement dans les expériences selon que les flacons étaient nus ou renfermaient le substrat sur lequel la larve vit habituellement. Si l'on introduit du sable dans les flacons, on n'observe pas de différence significative par rapport aux flacons nus pour le Prosobranché *Bellamyia unicolor*. Par contre, dans le cas du Bivalve *Corbicula africana*, qui vit habituellement enfoui dans le sable, on a pu constater pour une taille expérimentale de 10-11 mm, que la consommation en oxygène était environ deux fois supérieure dans les flacons nus à ce qu'elle était dans les flacons renfermant du sable. En l'absence de sédiment, ces animaux se déplacent en effet avec leur pied sur le fond du flacon alors qu'ils s'enfouissent et restent immobiles ne laissant dépasser que leurs siphons lorsqu'ils ont un substrat. Il en résulte que pour cette espèce, les mesures ont été faites dans des flacons où 1 cm de sable humide avait été introduit au préalable. Ce sable avait été passé au four à 450° pendant quelques heures pour supprimer les matières

organiques puis réhumidifié avant l'expérience avec de l'eau du lac filtrée. Les mesures ont été faites avec des flacons nus pour les Prosobranches, moins sensibles au facteur substrat en raison de leur mode de vie.

3° — KAMLER (1969, 1970) critique l'utilisation des bouteilles à oxygène et pense qu'on peut introduire une sérieuse erreur dans la mesure de la respiration si l'on utilise pour le calcul la différence entre les concentrations initiale et finale en oxygène dans les bouteilles. Certains auteurs (ZEISS, 1963; MANN, 1965; PATTEE, 1965; KAMLER, 1969) ont en effet montré que les animaux présentent une période d'activité intense et de forte consommation en oxygène qui fait suite à leur introduction dans les bouteilles, puis une période de consommation en oxygène plus faible et plus uniforme. Il en résulterait une surestimation de la respiration par la méthode des bouteilles à oxygène, avec laquelle il n'est pas possible de tenir compte de la période d'adaptation des organismes à leur nouveau milieu, période au cours de laquelle leur métabolisme est accru.

Ce phénomène a été en partie vérifié chez le Prosobranch *Bellamya unicolor* (fig. 1) pour lequel cinq lots de bouteilles contenant chacune un individu de 15 mm ont été fixés respectivement après 1 h, 2 h, 3 h, 4 h 30 et 6 h d'incubation. On constate effectivement que la respiration est plus intense durant la première heure et décroît par la suite puisque la consommation en oxygène par heure et par individu calculée sur la période d'incubation, décroît en fonction de la durée de l'expérience. Cependant, il faut tenir compte de plusieurs phénomènes susceptibles d'expliquer en partie cette diminution de la consommation en oxygène en fonction du temps d'incubation. Les animaux introduits dans les bouteilles n'y ont aucune source de nourriture. Leur métabolisme décroît donc avec le temps au fur et à mesure que leur tube digestif se vide. Ce problème du jeûne a déjà été étudié (BERG *et al.*, 1958; BERG, 1959; Von BRAND *et al.*, 1948) mais il ne semble pas que les auteurs aient fait la part entre ce qui était réellement dû au jeûne et ce qui était dû à l'augmentation d'activité au cours de la période d'adaptation de l'animal à son nouveau milieu.

Une expérience réalisée sur *Bellamya unicolor* montre en tout cas qu'il y a diminution du métabolisme respiratoire si l'on conserve les animaux sans nourriture. Des individus de 15 mm ont été prélevés dans la nature et conservés en aquarium ne renfermant que de l'eau du lac. La consommation en oxygène a été mesurée sur une première série de mollusques moins d'une heure après le prélèvement, puis sur trois séries respectivement, 1, 2, et 3 jours après le prélèvement. Les résultats montrent une diminution de la quantité d'oxygène consommée par

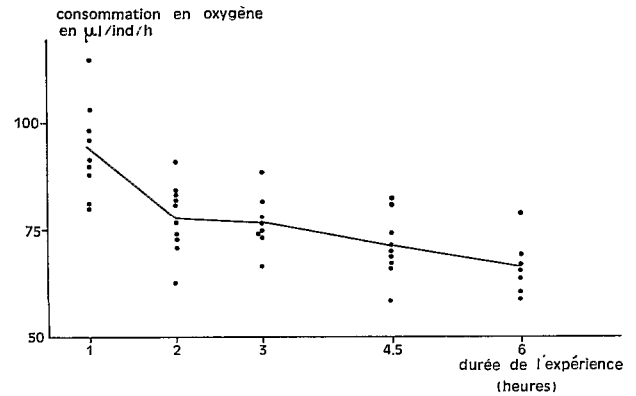


Fig. 1. — *Bellamya unicolor*: influence de la durée de l'expérience sur l'estimation de la consommation en oxygène par individu et par heure (chaque point représente la consommation moyenne d'un individu de 15 mm à la température de 28°5).

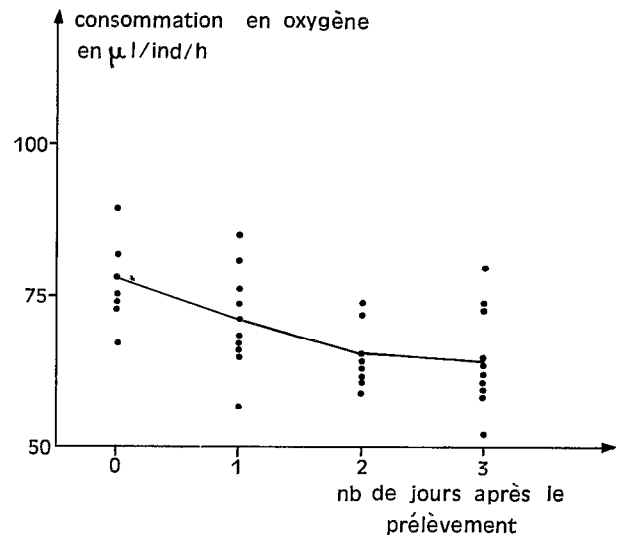


Fig. 2. — *Bellamya unicolor*: influence du jeûne sur la consommation en oxygène. Résultats obtenus sur des individus de 15 mm et pour des expériences de 3 heures à 28°5.

individu et par heure entre la première et la dernière série (fig. 2).

Ces observations rejoignent celles de WINBERG et BELIAZKAYA (1958, 1959) et de BERG et OCKELMAN (1959) qui ont également observé que la consommation en oxygène des gastéropodes était plus élevée chez les animaux fraîchement récoltés que chez des animaux conservés durant 24 heures au laboratoire.

TABLEAU II

Valeurs des constantes a et b de la relation $R = aW^b$ et coefficient de corrélation de la droite d'ajustement de $\log R$ en fonction de $\log W$. R est exprimé en $\mu\text{l/ind/h}$ et W en mg de poids organique sec (P.O.S.) ou de poids frais, coquille comprise (P.F.)

Espèce	Localité	Temp. °C	Date	Nombre de mesures	Gamme de tailles (mm)	R = f(P.O.S.)			R = f(P.F.)		
						a	b	r	a	b	r
<i>Cleopatra bulimoides</i> ..	Baga Kawa	21,5	26/ 1/70	25	7 à 12	1,97	0,768	0,884	1,02	0,531	0,884
	Baga Kawa	29,5	22/10/69	46	8 à 13	2,51	0,790	0,921	1,40	0,527	0,918
<i>Melania tuberculata</i> ...	Samia	29	25/10/69	38	5 à 13	1,60	0,930	0,980	0,24	0,788	0,980
	Samia	29	26/10/69	41	5 à 14	1,59	0,909	0,987	0,23	0,793	0,986
	Samia	20,5	23/ 1/70	32	7 à 14	1,25	0,747	0,976	0,22	0,684	0,976
<i>Bellamyia unicolor</i> ...	Baga Kawa	20,5	26/ 1/70	43	9 à 18	2,39	0,829	0,974	0,44	0,743	0,974
	Baga Kawa	30	19/10/69	45	6 à 17	2,56	0,905	0,979	0,40	0,811	0,979
	Bol	20,5	20/ 1/70	30	8 à 19	3,16	0,702	0,984	0,46	0,710	0,983
	Bol	32	20/ 8/69	27	8 à 19	7,30	0,666	0,991	1,18	0,671	0,991
	Bol	26	23/ 8/69	66	5 à 17	2,17	0,790	0,975	0,32	0,797	0,975
<i>Corbicula africana</i> ...	Delta	29,5	28/10/69	43	4 à 13	7,36	0,638	0,997	0,86	0,578	0,991

4° — Il peut y avoir diminution de la consommation en oxygène des mollusques en raison de la diminution de la teneur en oxygène de l'eau des bouteilles. En pratique, les expériences ont été prévues de manière à ce que la saturation de l'eau des bouteilles ne descende pas en dessous de 50 % à la fin de l'expérience. Dans ces conditions (Von BRAND *et al.*, 1948; BERG et OCKELMAN, 1959) il est probable que la diminution de la teneur en oxygène n'est pas une source d'erreur très importante.

Compte tenu de ces diverses remarques, une durée d'exposition de 3 heures a été retenue pour toutes les espèces étudiées. Elle est à la fois suffisamment longue pour atténuer en partie l'influence de la période d'agitation faisant suite à l'introduction des animaux dans les bouteilles, et suffisamment courte pour ne pas amener la saturation de l'eau en oxygène en dessous de 50 %.

2. Résultats

La consommation en oxygène a été déterminée chez 4 espèces de mollusques benthiques : *Melania*, *Cleopatra*, *Bellamyia* et *Corbicula*. Pour chaque série de mesures, les constantes a et b de la relation $R = aW^b$ ont été calculées en fonction du poids organique sec et du poids frais coquilles comprises (tabl. II). Les températures auxquelles les mesures ont été effectuées sont assez proches des températures moyennes de saison fraîche ou de saison chaude de l'eau du lac. Certains auteurs se sont attachés à trouver une signification particulière à la valeur de b afin d'en déduire si la respiration était

proportionnelle à la surface ou au poids. HEMMINGSEN (1960) après une étude extensive de la littérature, a montré que b avait une valeur moyenne de 0,75 pour l'ensemble des organismes. Dans le cas présent et pour les relations calculées en fonction du poids organique sec, b est compris entre 0,64 et 0,93. Ces valeurs sont habituellement rencontrées chez les mollusques (GHIRETTI, 1966).

C. BILAN ÉNERGÉTIQUE DES POPULATIONS NATURELLES

Le flux d'énergie, chez un individu ou une population, peut s'étudier sous forme de bilans instantanés ou de bilans cumulés. Dans le premier cas, on calcule les différents paramètres du bilan énergétique pour une courte période de temps Δt (en général 24 h) et à différents moments de la vie de l'animal ou de la population. On peut également déterminer des coefficients instantanés de rendement et suivre leur évolution en fonction du temps. Mais il est également possible à tout moment de la vie d'un individu ou d'une population de déterminer la quantité d'énergie qui a été ingérée ou utilisée pour les différentes fonctions depuis la naissance ou depuis le début des observations. C'est le bilan cumulé (KLEKOWSKI *et al.*, 1967) dans lequel chacun des paramètres est la somme cumulée des valeurs instantanées successives (jour après jour par exemple). Ces bilans sont généralement calculés sur une période d'un an pour les populations naturelles.

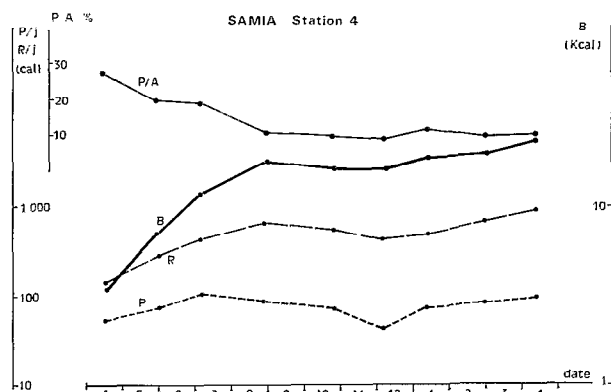
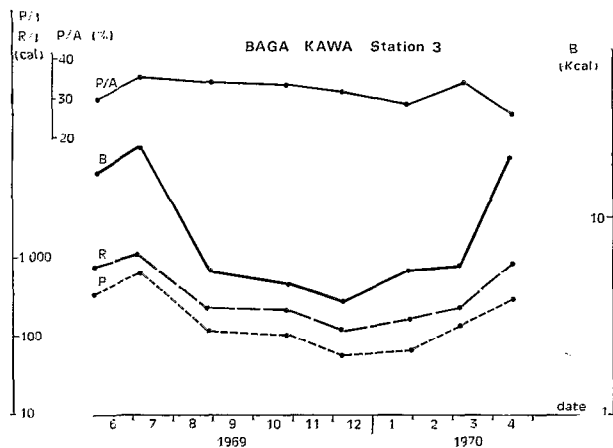


Fig. 3. — *Bellamyia unicolor*: évolution du flux d'énergie dans la population de la station 3 de Baga Kawa au cours de la période d'observation.

Fig. 4. — *Cleopatra bulimoides*: évolution du flux d'énergie dans la population de la station 2 de Samia au cours de la période d'observation.

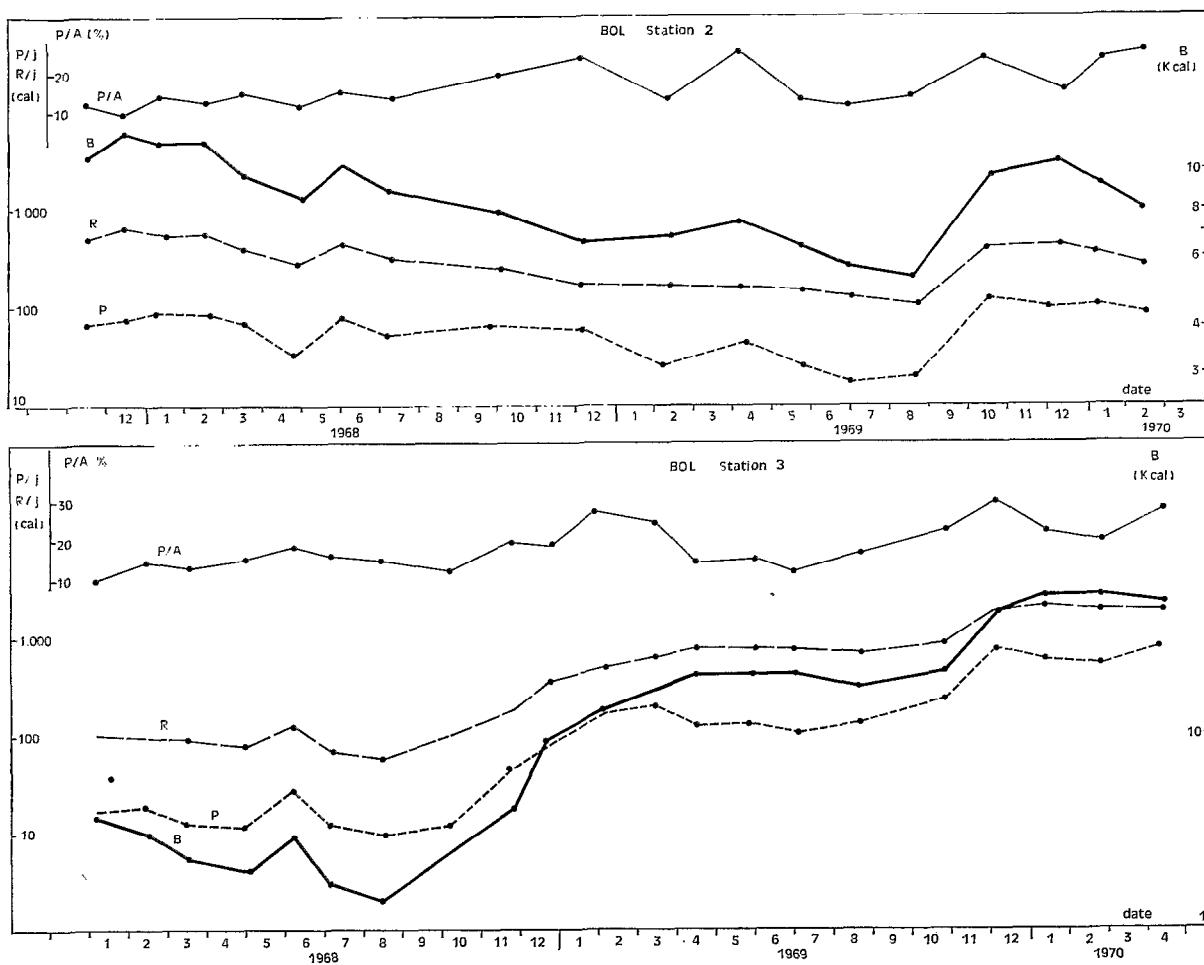


Fig. 5. — *Cleopatra bulimoides*; évolution du flux d'énergie dans les populations de Bol au cours de la période d'observation.

1. Méthodes

Les bilans énergétiques ont été établis pour les populations naturelles dont la production annuelle avait été calculée en poids organique sec et en poids de coquilles (LÉVÊQUE, 1972). Les résultats de production ont été transformés en calories en utilisant les valeurs calorifiques pour le poids sec (tabl. I) et en estimant à 20 cal/g (HUGUES 1970) la quantité d'énergie fixée dans les coquilles.

En ce qui concerne la respiration, on sait que la consommation d'oxygène par individu varie en fonction de la température. Cependant les courbes de croissance pondérale sont des courbes moyennes calculées pour la saison chaude (mars à novembre) et pour la saison fraîche (décembre à février), et la production a été estimée à partir de ces résultats. La respiration a donc été calculée pour une température moyenne de saison chaude (27° 5) et de saison fraîche (19°). Pour les différentes classes de taille de chaque espèce, ces valeurs de la respiration ont été obtenues par interpolation (pour 27° 5) ou par extrapolation (pour 19°) entre les valeurs mesurées en saison chaude et en saison fraîche (tabl. II) en estimant que la variation est linéaire dans cet intervalle. Pour chaque population, et comme on l'a fait pour la production, on a ensuite calculé une valeur journalière (R_j) de la respiration lors des j prélèvements successifs en utilisant les structures en taille du peuplement. Cette valeur est également rapportée à une même surface de prélèvement (1 m²). En partant de l'hypothèse que la respiration journalière (comme la production journalière) varie linéairement entre deux prélèvements successifs, on peut alors calculer la quantité d'oxygène consommée dans l'intervalle des prélèvements j et j+1 par la formule :

$$\left(\frac{R(j) + R(j+1)}{2}\right) (t_{(j+1)} - t_{(j)}) \text{ où } t_{(j+1)} - t_{(j)}$$

correspond au temps exprimé en jours séparant les prélèvements j et j+1.

En faisant la somme de ces valeurs successives, on obtient alors la quantité d'oxygène consommée par la population durant la période d'étude. Ces résultats exprimés en ml d'oxygène ont été transformés en calories en utilisant un coefficient oxycalorique de 4,86 cal/ml d'oxygène (WINBERG, 1971).

2. Résultats

2.1. BILANS ÉNERGÉTIQUES INSTANTANÉS DES POPULATIONS

Les bilans énergétiques journaliers ont été établis lors de chaque prélèvement pour les espèces étudiées et dans les différentes stations. Quelques exemples

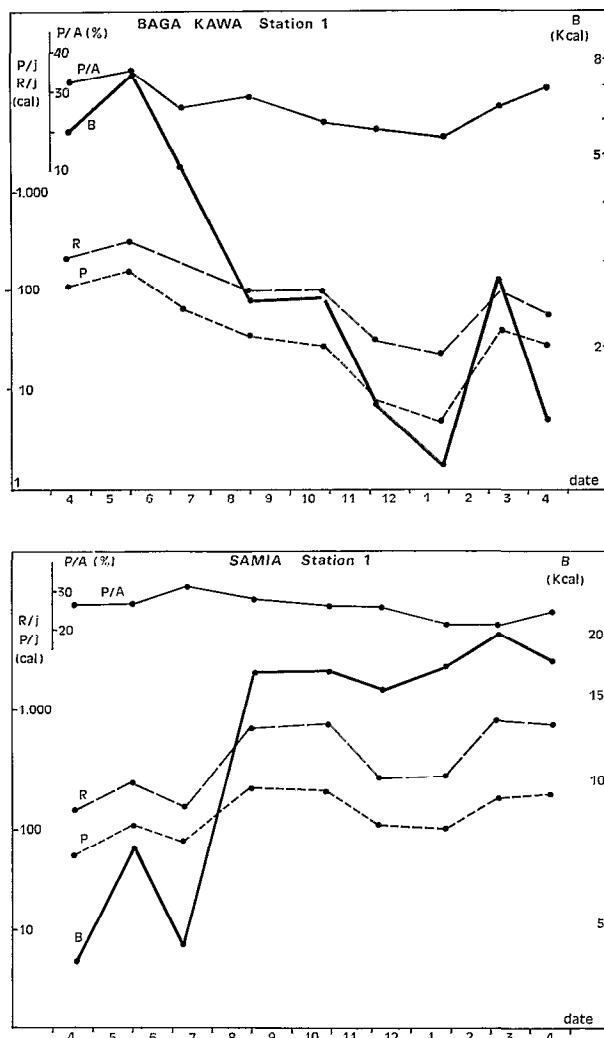


Fig. 6. — *Melania tuberculata*: évolution du flux d'énergie dans les populations des stations 1 de Baga Kawa et de Samia au cours de la période d'observation.

en sont donnés ici (fig. 3 à 7). Ces bilans instantanés permettent de suivre l'évolution du flux d'énergie dans les populations naturelles au cours de la période d'observation, évolution qui est évidemment en grande partie fonction de la dynamique des peuplements.

Dans des populations à reproduction plus ou moins continue comme c'est le cas ici, le rapport P/A varie relativement peu au cours de l'année. Il est cependant plus élevé lorsque la production de la population est plus importante, c'est-à-dire généralement lorsque les jeunes individus sont plus abondants.

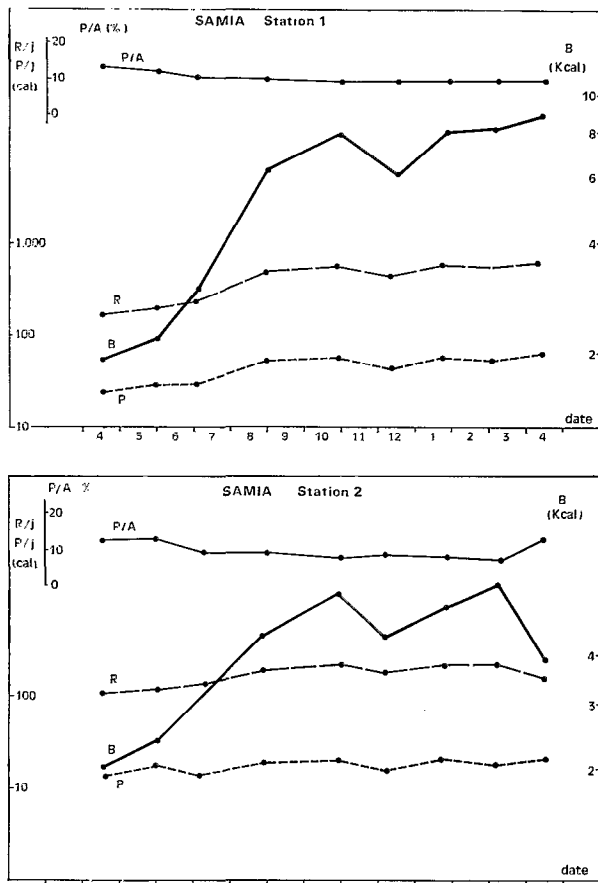


Fig. 7. — *Corbicula africana*: évolution du flux d'énergie dans les populations de Samia (stations 1 et 2) au cours de la période d'observation.

2.2. BILANS ÉNERGÉTIQUES ANNUELS DES POPULATIONS

Les valeurs annuelles de R et P pour les différentes populations naturelles étudiées ici, ainsi que le rendement d'utilisation de l'énergie assimilée pour la croissance (P/A) sont présentés dans le tableau III.

Pour une même espèce, il peut y avoir des variations assez sensibles de P/A selon les stations. C'est en particulier le cas des *Melania* et des *Cleopatra*. En fait (fig. 8) il existe une relation entre les valeurs de P/A et de P/B, P/A étant plus grand là où les populations de l'espèce considérée ont un P/B élevé et inversement.

La fig. 8 permet également de constater que la relation entre P/A et P/B est sensiblement linéaire dans l'intervalle des observations, non seulement pour chaque espèce, mais pour l'ensemble des Prosobranches étudiés ici. En revanche, pour des P/B du

même ordre de grandeur, les valeurs de P/A sont nettement plus faibles chez les *Corbicula* que chez les *Cleopatra*.

TABLEAU III

Production, respiration et assimilation (exprimées en Kcal/m²/an) pour les différentes populations de mollusques benthiques du lac Tchad étudiées

	R (Kcal/ m ² /an)	P (Kcal/ m ² /an)	A (Kcal/ m ² /an)	R/A (%)	P/A (%)
<i>Bellamyia unicolor</i>					
Baga Kawa station 2...	120,9	58,4	179,3	67,5	32,5
Baga Kawa station 3...	116,9	55,0	171,9	68,0	32,0
<i>Cleopatra bulimoides</i>					
Samia station 1.....	183,8	29,2	213,0	86,3	13,7
Samia station 2.....	163,9	25,6	189,5	86,7	13,3
Baga Kawa station 1...	164,1	36,8	200,9	81,7	18,3
Baga Kawa station 3...	187,7	49,3	237,0	79,2	20,8
Bol station 3 1968.....	13,6	2,5	16,1	84,4	15,6
Bol station 3 1969.....	90,2	23,0	113,2	79,7	20,3
Bol station 2 1968.....	43,3	7,8	51,1	84,8	15,2
Bol station 2 1969.....	24,7	5,8	30,5	81,0	19,0
<i>Melania tuberculata</i>					
Samia station 1.....	172,7	61,8	234,5	73,6	26,4
Samia station 2.....	30,8	7,9	38,7	79,5	20,5
Baga Kawa station 1...	43,4	18,4	61,8	70,2	29,8
Baga Kawa station 3...	34,0	12,8	46,8	72,7	27,3
<i>Corbicula africana</i>					
Samia station 1.....	145,1	16,9	162,0	90,3	9,7
Samia station 2.....	60,0	6,3	66,3	91,1	8,9
Baga Kawa station 1...	202,3	21,3	227,4	88,9	11,1
Baga Kawa station 2...	446,7	51,9	498,6	89,6	10,4
Baga Kawa station 3...	116,4	11,5	127,9	91,0	9,0

Il est peut-être possible de trouver une explication à cette différence en comparant (tabl. IV) le rapport entre le poids sec du corps et le poids des coquilles pour les différentes espèces en cause. Si ce rapport est très voisin pour les Prosobranches (de 1/7 à 1/9), il est par contre quatre fois plus faible chez les *Corbicula* (1/35). Cette dernière espèce a donc besoin d'utiliser par unité de poids sec du corps, une énergie bien plus importante que les Prosobranches pour élaborer sa coquille, d'où un P/A/ plus faible.

TABLEAU IV

Rapport entre le poids organique sec (P.O.S.) et le poids de la coquille (P.C.) chez un individu adulte moyen, pour 4 espèces de mollusques benthiques

	P.O.S./P.C.
<i>Melania</i> (15 mm).....	1/9
<i>Cleopatra</i> (10-12 mm).....	1/8
<i>Bellamyia</i> (16-18 mm).....	1/7
<i>Corbicula</i> (10-12 mm).....	1/35

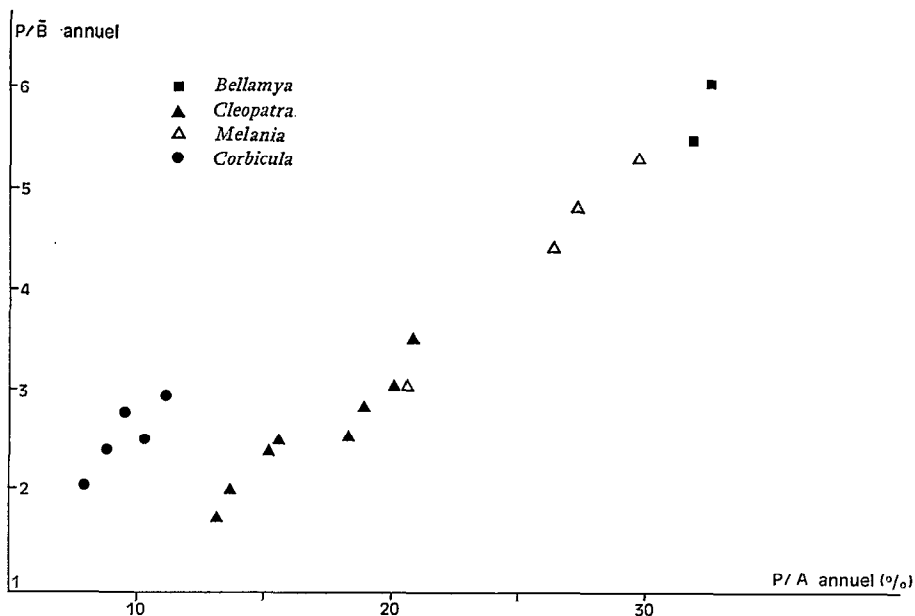


Fig. 8. — Relation entre le P/B annuel et le P/A annuel pour les populations naturelles des diverses espèces de mollusques benthiques du lac Tchad. Chaque point correspond à une population de l'espèce étudiée.

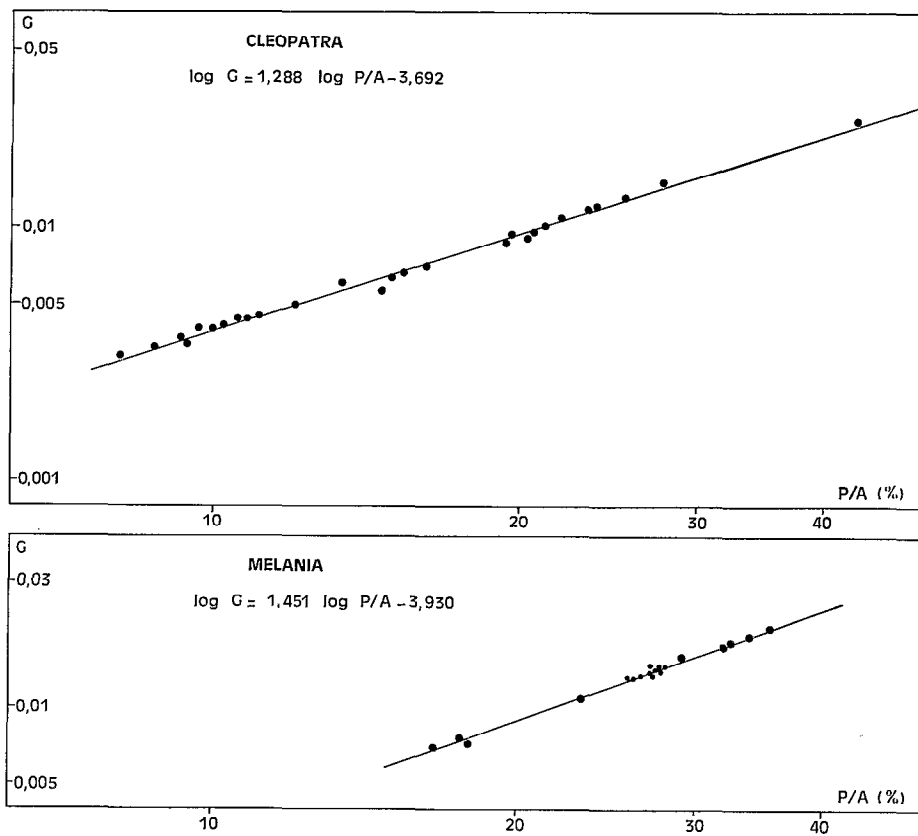


Fig. 9. — Relation entre G et le P/A instantané pour les valeurs obtenues en saison chaude à Samia et à Baga Kawa chez *Cleopatra* et *Melania*.

TABLEAU V

Production, respiration et assimilation (exprimées en Kcal/m²/an) pour différentes populations naturelles de mollusques aquatiques

Espèces	A	P	R	P/A (%)	Source
<i>Pisidium virginicum</i>	172,7	81,8	90,9	47,3	TEAL (1957)
<i>Modiolus demissus</i>	56,0	17,0	39,0	30,0	KUENZLER (1961)
<i>Physa integra</i>	611,3	170,6	440,7	28,0	TILLY (1968)
<i>Fissurella barbadensis</i>	190,2	50,9	139,3	26,8	HUGHES (1971)
<i>Scrobicularia plana</i>	72,1	17,5	54,6	24,3	HUGHES (1970)
<i>Scrobicularia plana</i>	600,0	124,0	476,0	20,7	HUGHES (1970)
<i>Nerita peloronta</i>	38,9	7,5	31,4	19,3	HUGHES (1971)
<i>Littorina irrorata</i>	290,0	40,6	249,4	14,0	ODUM ET SMALLEY (1959)
<i>Nerita versicolor</i>	58,6	7,6	51,0	13,0	HUGHES (1971)
<i>Nerita peloronta</i>	114,9	14,2	100,7	12,4	HUGHES (1971)
<i>Nerita lessellata</i>	246,5	29,3	217,2	11,9	HUGHES (1971)
<i>Anodonta piscinalis</i>	25,1	2,5	22,6	9,8	TUDORANCEA ET FLORESCU (1969)
<i>Unio tumidus</i>	25,1	1,7	23,4	5,6	TUDORANCEA ET FLORESCU (1968)
<i>Unio pictorum</i>	32,3	1,9	30,4	5,8	TUDORANCEA ET FLORESCU (1968)

D. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Un certain nombre de travaux ont déjà été effectués sur les bilans énergétiques de populations naturelles de mollusques aquatiques (tabl. V). A l'exception de *Pisidium virginicum*, les rapports P/A calculés sur un an, sont toujours inférieurs à 30 % et atteignent des valeurs assez faibles (6 à 10 %) pour les grands Lamellibranches d'eau douce étudiés par TUDORANCEA et FLORESCU (1968, 1969). Les résultats obtenus sur les mollusques aquatiques du lac Tchad (tabl. III) viennent compléter ces données et les valeurs de P/A concordent avec la majorité des observations. On a cependant constaté que le rapport P/A varie au cours de l'année dans une même population et entre populations d'une même espèce à une époque donnée. On a montré également (fig. 8) que le P/A annuel était d'autant plus grand que le P/B annuel des populations était plus élevé. En réalité, s'il existe une relation entre ces deux paramètres, on doit également la retrouver entre le taux instantané de croissance pondérale (G) et le P/A des populations lors de chaque prélèvement. C'est ce que l'on a pu mettre en évidence entre les valeurs de G et de P/A obtenues en saison chaude à Samia et Baga Kawa pour les *Melania* et les *Cleopatra* (fig. 9).

Ces relations, comme celles qui existent entre G et le poids moyen d'un individu, constituent en fait des outils pratiques permettant d'éviter des calculs souvent longs et fastidieux. Une fois qu'elles ont été établies pour une espèce, il suffit de déterminer le poids moyen d'un individu d'une population pour

obtenir G et calculer la production. En convertissant cette dernière en calories, on obtient ensuite A. Ces relations ne sont cependant valables que pour une espèce donnée dans des conditions de milieu déterminées car G dépend en particulier de la vitesse de croissance qui peut changer avec les conditions écologiques ambiantes. Leur utilisation est donc limitée. La tendance actuelle en écologie étant de rechercher des lois plus générales, utilisables parfois même pour l'ensemble du règne animal, certains auteurs ont montré l'existence d'une relation entre la production P et la respiration R exprimées en Kcal/m²/an pour les populations naturelles de poikilothermes. C'est ENGELMANN (1966) qui le premier a calculé une relation allométrique entre P et R :

$$\log R = 0,62 + 0,86 \log P \quad (1)$$

MCNEILL et LAWTON (1970) ont complété et calculé de nouvelles relations pour les poikilothermes :

$$\log R = 1,0733 \log P + 0,3757 \quad (2)$$

$$\log P = 0,8233 \log R - 0,2367 \quad (3)$$

La dispersion des points étant assez importante, ces auteurs ont été amenés à distinguer les poikilothermes à vie longue (supérieure à deux ans) des poikilothermes à vie courte (inférieure à deux ans), et à calculer de nouvelles relations pour ces derniers. Cette limite de deux ans est apparemment purement empirique et arbitraire, et ne semble pas constituer un critère suffisamment objectif pour être retenue.

En réalité, les méthodes employées à l'heure

TABLEAU VI

Production et respiration annuelles (en Kcal/m²) dans des populations naturelles de poikilothermes. Données recueillies par McNEILL et LAWTON (1970)

N° sur fig. 40	Espèces	Groupe	P	R	Source
1	<i>Allolobophora rosea</i>	Lumbricide	2,717	12,727	BOLTON (1969)
2	<i>Pteromalus puparum</i> (larve).....	Pteromalide	0,074	0,056	CHLONY (1968)
3	<i>Pimpla instigator</i> (larve).....	Ichneumonide	0,017	0,009	CHLONY (1968)
4		Acarien	0,43	1,578	ENGELMANN (1961)
5	<i>Asellus aquaticus</i>	Isopode	16,296	51,060	FITZPATRICK (1968)
6	<i>Onychiurus procompatus</i>	Collembole	2,61	3,04	HEALEY (1967)
7	<i>Scrobicularia plana</i>	Lamellibranches	17,5	54,6	HUGHES (1970)
8	<i>idem</i>		124,0	476,0	HUGHES (1970)
9	<i>Modiolus demissus</i>	Lamellibranche	16,7	39,0	KUENZLER (1961)
10	<i>Pyrhosoma nymphula</i> (larve).....	Odonate	4,436	3,169	LAWTON (1969)
11	<i>idem</i>		3,889	3,668	LAWTON (1969)
12	<i>Rutilus rutilus</i>	Poisson	10,7	118,4	MANN (1965)
13	<i>Alburnus alburnus</i>	Poisson	30,5	314,2	MANN (1965)
14	<i>Leuciscus leuciscus</i>	Poisson	1,5	23,7	MANN (1965)
15	<i>Perca fluviatilis</i>	Poisson	1,8	23,2	MANN (1965)
16	<i>Gobio gobio</i>	Poisson	2,6	37,0	MANN (1965)
17	<i>Leptoterna dolabrata</i>	Hemiptère	0,064	0,062	McNEILL (1969)
18	<i>idem</i>		0,140	0,101	McNEILL (1969)
19	<i>idem</i>		0,096	0,088	McNEILL (1969)
20	3 espèces d'Orthoptères.....	Orthoptère	4,0	21,6	ODUM (1962)
21	<i>Littorina irrorata</i>	Gastropode	40,6	249,4	ODUM (1969)
22	<i>Chorthippus parallelus</i>	Orthoptère	0,420	0,338	QASRAWI (1966)
23	<i>idem</i>		0,273	0,190	QASRAWI (1966)
24	<i>Ligidium japonica</i>	Isopode	3,5	16,0	SAITO (1965)
25	<i>Japonaria laminata armigera</i>	Diplopode	26,9	30,9	SAITO (1967)
26	<i>idem</i>		1,5	1,51	SAITO (1967)
27	<i>Orchelimum fidicinium</i>	Orthoptère	10,8	18,6	SMALLEY (1960)
28	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	Tubificide	160,5	483,6	TEAL (1957)
29	<i>Asellus militaris</i>	Isopode	108,3	486,1	TEAL (1957)
30	Trichoptère	Trichoptère	20,9	67,5	TEAL (1957)
31	<i>Pisidium virginicum</i>	Lamellibranche	81,8	90,9	TEAL (1957)
32	<i>Calopsectra dives</i>	Chironomide	130,7	389,6	TEAL (1957)
33	<i>Anatopynia dyari</i>	Chironomide	37,4	208,5	TEAL (1957)
34	<i>Gammarus pseudolimneus</i>	Amphipode	183,0	1039,0	TILLY (1968)
35	<i>Physa integra</i>	Gastropode	170,6	440,7	TILLY (1968)
36	<i>Philaenus spumarius</i>	Hemiptère	15,963	22,602	WIEGERT (1964)
37	Orthoptères : <i>Melanoplus spp.</i>	Orthoptère	0,638	1,120	WIEGERT (1965)
38	<i>idem</i>		0,373	0,596	WIEGERT (1965)
39	<i>idem</i>		4,573	8,690	WIEGERT (1965)
40	<i>Lithobius forficatus</i>	Chilopode	0,085	1,998	WIGNARAJAH (1968)
41	<i>Lithobius crassipes</i>	Chilopode	0,074	1,268	WIGNARAJAH (1968)
42	<i>Cherax albidus</i>	Decapode	158,0	136,0	WOODLAND (1967)

actuelle pour déterminer P et R sont très variées, et l'on manque souvent d'éléments de comparaison entre ces méthodes. On peut donc penser que la dispersion des points observés par McNEILL et LAWTON est en partie le résultat de ces incertitudes dans l'estimation de P et de R. Le rapport entre ces deux paramètres (P/A) peut varier avec les populations d'une même espèce, et les résultats obtenus sur une seule population n'ont qu'une valeur toute relative.

A la limite, il n'est pas impossible que dans certains cas on ait échantillonné des populations non représentatives ou que les échantillonnages aient été biaisés pour diverses causes.

En raison de tous ces facteurs d'incertitude, et du nombre encore restreint de résultats disponibles, il est prématuré de vouloir distinguer la part des phénomènes généraux qui permettraient de regrou-

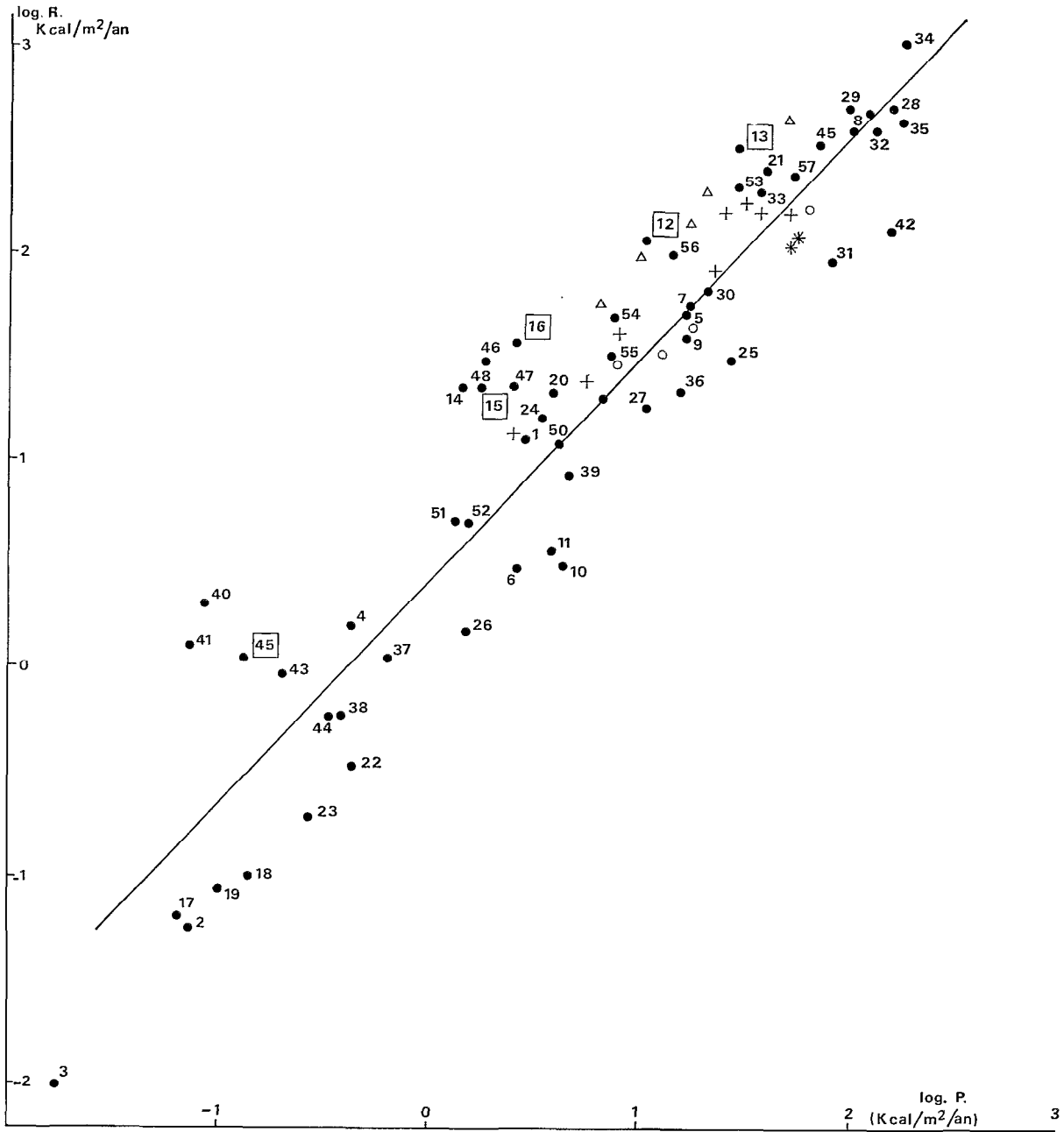


Fig. 10. — Relation entre P et R (en Kcal/m²/an) pour diverses populations naturelles de poikilothermes (voir tabl. VI et VII pour les numéros). Nos résultats (tabl. III) sont indiqués par des signes conventionnels : * *Bellamyia*, o *Melania*, + *Cleopatra*, Δ *Corbicula*.

TABLEAU VII

P et R (exprimés en Kcal/m²/an) pour différentes populations de poikilothernes. Données récentes complétant celles retenues par McNEILL et LAWTON (1970)

N° sur fig. 40	Espèces	Groupe	P	R	Source
43	<i>Oligolophus tridens</i>		0,203	0,957	KLEKOWSKI (1970)
44	<i>Neophilaenus lineatus</i>	Homoptère	0,348	0,596	HINTON (1971)
45	<i>Aspius aspius</i>	Poisson	0,135	0,905	BACKIEL (1970)
46	<i>Unio pictorum</i>	Lamellibranche	1,9	30,4	TUDORANCEA et FLORESCU (1968)
47	<i>Anodonta piscinalis</i>	Lamellibranche	2,5	22,6	TUDORANCEA et FLORESCU (1969)
48	<i>Unio tumidus</i>	Lamellibranche	1,7	23,4	TUDORANCEA et FLORESCU (1968)
49	<i>Hyaella azteca</i>	Amphipode	6,9	20,2	MATHIAS (1971)
50	<i>Hyaella azteca</i>		3,3	11,6	MATHIAS (1971)
51	<i>Crangonyx richmondensis occidentalis</i> .	Amphipode	1,3	5,2	MATHIAS (1971)
52	<i>Crangonyx richmondensis occidentalis</i> .		1,5	5,0	MATHIAS (1971)
53	<i>Fissurella barbadosis</i>	Gastropode	50,9	139,3	HUGHES (1971)
54	<i>Nerita peloronta</i>	Gastropode	7,5	31,4	HUGHES (1971)
55	<i>Nerita peloronta</i>		14,2	100,7	HUGHES (1971)
56	<i>Nerita versicolor</i>	Gastropode	7,6	51,0	HUGHES (1971)
57	<i>Nerita tessellata</i>	Gastropode	29,3	217,2	HUGHES (1971)

per des espèces ou des groupes d'espèces, de la part qui revient aux erreurs de mesure dans la dispersion des points. Néanmoins, et comme le font remarquer McNEILL et LAWTON, il est certain que les dépenses respiratoires tendent à être plus importantes pour une même valeur de la production dans les populations d'animaux à vie longue que dans les populations d'animaux à vie courte. En reprenant les données de McNEILL et LAWTON (tabl. VI) et en y adjoignant nos propres résultats (tabl. III) ainsi que d'autres résultats récents (tabl. VII), de nouvelles droites d'ajustement ont été calculées pour les invertébrés (fig. 10) :

$$\log R = 1,0816 \log P + 0,4361 \quad (4) \quad (r = 0,945)$$

$$\log P = 0,82496 \log R - 0,27563 \quad (5) \quad (r = 0,945)$$

Les résultats concernant les poissons ont été portés sur la fig. 10 mais n'ont pas servi au calcul des droites d'ajustement car ils semblent se distinguer des observations portant sur les invertébrés. D'autres études sont cependant nécessaires pour confirmer ou non cette distinction. Les pentes des droites d'ajustement calculées ci-dessus ont été comparées aux pentes des droites obtenues par McNEILL et LAWTON.

Les tests t ($t = 0,109$ entre (2) et (4) et $t = 0,028$ entre (3) et (5)) montrent que les pentes ne sont pas significativement différentes. De même, les pentes des équations (3) et (5) sont significativement différentes de 1, alors que celles des équations (2) et (4) ne le sont pas.

TABLEAU VIII

Valeurs mesurées de P et R et valeurs calculées P' et R' d'après les relations (4) et (5) pour quelques populations de mollusques benthiques du lac Tchad

	P	P'	R	R'
<i>Bellamyia unicolor</i>				
Baga Kawa 2.....	58,4	27,7	120,0	222,0
Baga Kawa 3.....	55,0	26,9	116,9	208,0
<i>Cleopatra bulimoides</i>				
Samia 1.....	29,2	39,1	183,8	105,0
Baga Kawa 1.....	36,8	35,6	164,1	135,0
Boi 2 (1969).....				
<i>Melania tuberculata</i>				
Samia 1.....	61,8	37,2	127,7	236,0
Baga Kawa 1.....	18,4	11,9	43,4	63,7
<i>Corbicula africana</i>				
Samia 1.....	16,9	32,2	145,1	58,1
Baga Kawa 1.....	21,3	42,4	202,3	74,5
Baga Kawa 3.....	11,5	26,8	116,4	38,4

A titre de comparaison, les valeurs de P et R ont été recalculées à partir des équations 4 et 5 en supposant X connu pour quelques populations naturelles de mollusques du lac Tchad (tabl. VIII). On remarquera que les écarts entre les valeurs mesurées et les valeurs calculées sont souvent très importants. Il en résulte que les équations générales établies entre R et P doivent être utilisées avec discernement. Elles peuvent rendre de grands services lorsqu'on cherche à obtenir des ordres de grandeur au cours d'études rapides. Elles sont par contre difficilement utilisables dans des études plus précises de populations. Il reste à l'utilisateur d'en faire l'usage qui convient.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 18 décembre 1972.

BIBLIOGRAPHIE

- BACKIEL (T.), 1970. — Production and consumption in the population of *Aspius aspius* (L.) of the Vistula River. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 17 (30), 1-2 : 249-258.
- BACKIEL (T.), 1971. — Production and foot consumption of predatory fish in the Vistula River. *J. Fish Biol.*, 3 : 369-405.
- BERG (K.), LUMBYE (J.) et OCKELMANN (K. W.), 1958. — Seasonal and experimental variations of the oxygen consumption of the limpet *Ancylus fluviatilis* (O. F. Müller). *J. Exp. Biol.*, 35 : 43-73.
- BERG (K.) et OCKELMANN (K. W.), 1959. — The respiration of freshwater snails. *J. Exp. Biol.*, 36 : 690-708.
- BRAND (T. von), NOLAN (M. O.) et MANN (E. R.), 1948. — Observations on the respiration of *Australorbis glabratus* and some other aquatic snails. *Biol. Bull. Woods Hole*, 95 : 199-213.
- BURKY (A. J.), 1971. — Biomass turnover, respiration, and interpopulation variation in the stream limpet *Ferrissia rivularis* (Say). *Ecol. Monog.*, 41, 3 : 235-251.
- CUMMINS (K. W.) et WUYCHECK (J. C.), 1971. — Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt. int. Ver. Limnol.*, n° 18, 158 p.
- DUNCAN (A.), GREMER (G. A.) et ANDREW (T.), 1970. — The measurement of respiratory rates under field and laboratory conditions during an ecological study on zooplankton. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 17, 1-2 : 149-160.
- ENGELMANN (M. D.), 1966. — Energetics, terrestrial field studies and animal productivity. *Adv. Ecol. Res.*, 3 : 73-115.
- GHIRETTI (F.), 1966. — Respiration in : Physiology of mollusca, 2, Wilbur et Yonge ed.
- HEMMINGSSEN (A.M.), 1960. — Energy metabolisms as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Reports of the Steno Memorial Hospital and the Nordisk Insulinlaboratorium*, IX, 2 : 1-110.
- HINTON (J. M.), 1971. — Energy flow in a natural population of *Neophilaenus lineatus* (Homoptera). *Oikos*, 22 : 155-171.
- HUGHES (R. N.), 1970. — An energy budget for a tidal-flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa). *J. Anim. Ecol.*, 39 : 357-381.
- HUGHES (R. N.), 1971. — Ecological energetics of *Nerita* (*Archaeogastropoda*, *Neritacea*) populations on Barbados, West Indies, *Mar. Biol. Germ.*, 11 : 12-22.
- HUGHES (R. N.), 1971. — Ecological energetics of the keyhole limpet *Fissurella barbadensis* Gmelin. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.*, 6 : 167-178.
- KAMLER (E.), 1969. — A comparison of the closed bottle and flowing-water methods for measurements of respiration in aquatic animals. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 16, 1 : 31-49.
- KAMLER (E.), 1970. — The mains parameters regulating the level of energy expenditure in aquatic animals. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 17 (30) 1-2 : 201-216.
- KLEKOWSKI (R. Z.), 1970. — Bioenergetic budgets and their application for estimation of production efficiency. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 17, 1-2 : 55-80.
- KLEKOWSKI (R. Z.) et KAMLER (E.), 1968. — Flowing-water polarographic respirometer for aquatic animals. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 15, 2 : 121-144.
- KLEKOWSKI (R. Z.), PRUS (Z.) et ZYROMSKA-RUDZKA (H.), 1967. — Elements of energy budget of *Tribolium castaneum* (Hbst) in its developmental cycle, in K. Petrusiewicz (Ed.) : *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, 2 : 859-879.
- KUENZLER (E. J.), 1961. — Structure and energy flow of a mussel population in a Georgia salt marsh. *Limn. Ocean.*, 6, 2 : 191-204.
- LÉVÊQUE (C.), 1972. — Dynamique des peuplements, biologie, et estimation de la production des mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, VII, 2 : 117-147.
- MANN (K. H.), 1965. — Energy transformation by a population of fish in the river Thames. *J. Anim. Ecol.*, 34 : 253-275.
- MANN (K. H.), 1969. — The dynamics of aquatic ecosystems. *Adv. in Ecol. Res.*, J. B. Cragg ed., 6 : 1-81.
- MATHIAS (J. A.), 1971. — Energy flow and secondary production of the amphipods *Hyalella azteca* and *Crangonyx richmondensis occidentalis* in Marion lake British Columbia. *J. Fish. Res. Bb Canada*, 28 : 711-726.
- MCNEILL (S.) et LAWTON (J. B.), 1970. — Annual production and respiration in animal population. *Nature*, 225 : 472-474.
- NOLAN (M. O.) et von BRAND (T.), 1954. — The weight relations between shell and soft tissues during the growth of some freshwater snails. *J. Wash. Acad. Sc.*, 44 : 251-255.

- ODUM (E. P.) et SMALLEY (A. E.), 1959. — Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem, *Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 45 : 617-622.
- PETRUSEWICZ (K.), 1967. — Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrials ecosystems, in *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, K. Petrusiewicz ed., Warszawa-Krakow, PWN, 1 : 17-49.
- PRUS (T.), 1970. — Calorific value of animals as an element of bioenergetical investigations. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 17, 1-2 : 183-199.
- RAO (K. P.) et BULLOCK (T. H.), 1954. — Q_{10} as a function of size and habitat temperature in poikilothermes. *Amer. Naturalist*, 88, 839 : 33-44.
- RICKER (W. E.), 1968. — Methods for assessment of fish of fish production in freshwater, *IBP handbook n° 3*, Oxford, Blackwell, 326 p.
- SITARAMAIAH (P.), 1967. — Water, nitrogen and calorific values of freshwater organisms. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 31 : 27-30.
- SPARCK (R.), 1936. — On the relation between metabolism and temperature in some marine lamellibranche and its significance. *Kgl. Danske Vidensk Selsk Biol. Medd.*, 13, 5, 27.
- TEAL (J. M.), 1957. — Community metabolism in a temperate cold spring. *Ecol. Monog.*, 27 : 283-302.
- TILLY (L. J.), 1968. — The structure and dynamics of cone spring. *Ecol. Monog.*, 38, 2 : 169-197.
- TUDORANCEA (G. 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 (G. L.) et FLORESCU (M.), 1968. — Cu privire la fluxul energetic al populatiei de *Unio pictorum* dim Balta Crapina (en roumain). *Ann. Univ. Bucuresii, Ser. Stiint. Natur.*, 17 : 233-243.
- TUDORANCEA (G. L.) et FLORESCU (M.), 1969. — Aspecte de productiei si energeticii populatiei de *Anodonta piscinalis* Nilsson din Balta Crapina (en roumain). *Stu. Cercet. Biol., Ser. Zool.*, 21, 1 : 43-55.
- WAUTIER (S.) et PATTEE (E.), 1955. — Expérience physiologique et expérience écologique. L'influence du substrat sur la consommation d'oxygène chez les larves d'Éphéméroptères. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*. 24 : 178-183.
- WINBERG (G. G.) et BELIAZKAYA (J. S.), 1958. — Dependence of metabolic rate on total body dimensions in *mollusca Gastropoda* (en russe). *Bjul. Inst. Biol. Akad. Nauk Belorussk S.S.R.*, 3 : 273-276.
- WINBERG (G. G.) et BELIAZKAYA (J. S.), 1959. — Relation between metabolic rate and body weight in freshwater gastropods (en russe). *Zool. Z.*, 38 : 1146-1151.
- ZEISS (F. R.), 1963. — Effect of population densities on zooplankton respiration rates. *Limn. Ocean.*, 8 : 110-115.
- ZEUTHEN (E.), 1953. — Oxygen uptake as related to body size in organisms *Quart. Rev. Biol.*, 28 : 1-12.