

# RELATIONS ENTRE LE RAPPORT $P/\bar{B}$ ET LA LONGÉVITÉ DES ORGANISMES

Christian LÉVÊQUE\*, Jean-René DURAND\* et Jean-Marc ÉCOUTIN\*\*

*Hydrobiologistes de l'O.R.S.T.O.M.*

*\*O.R.S.T.O.M., 24 rue Bayard, 75008 Paris.*

*\*\*Centre Recherches Océanographiques, B.P. V 18 Abidjan (Côte d'Ivoire).*

## RÉSUMÉ

*Les études de production se sont multipliées ces dernières années et les résultats obtenus permettent des simplifications. Celles-ci sont souhaitables dans la mesure où l'obtention des paramètres de base de la production suivant les méthodes habituelles demande beaucoup de temps et d'effort.*

*Une première simplification importante a été l'introduction du rapport  $P/\bar{B}$  qui permet d'évaluer la production quand la biomasse moyenne est connue et traduit la vitesse de renouvellement de la biomasse par unité de temps. Par ailleurs, Allen (1971) a montré que pour certaines des combinaisons des modèles de croissance et de mortalité les plus courants, l'expression mathématique de  $P/\bar{B}$  pouvait être très simple.*

*Le but du travail présenté ici est de rechercher, pour les modèles de croissance et de mortalité les plus fréquemment observés, des relations entre  $P/\bar{B}$  et longévité ( $T$ );  $P/\bar{B}$  et âge moyen ( $\bar{A}$ ) en tenant compte de l'influence de la proportion d'individus survivants ( $S$ ) au temps  $T$ . Ceci dans le cas idéal où il s'agit d'une population en équilibre ayant une reproduction annuelle, un recrutement constant et soumise à une mortalité uniforme. Deux modèles de mortalité — linéaire et exponentielle — et quatre modèles de croissance — Von Bertalanffy, exponentielle négative, linéaire en poids, linéaire en longueur — ont été utilisés.*

*Les principaux résultats sont les suivants*

*(a) Suivant les combinaisons de modèles de croissance et de mortalité,  $P/\bar{B}$  est plus ou moins sensible aux variations de  $k$  et  $Z$  (taux instantanés de croissance en longueur et de mortalité totale). Dans tous les cas le taux de survie  $S$  intervient notablement,  $P/\bar{B}$  étant d'autant plus faible que le nombre de survivants est important.*

*(b)  $P/\bar{B}$  et longévité: dans le cas de mortalité exponentielle il existe pour chacun des modèles de croissance une relation du type  $P/\bar{B} \cdot T = kS^q$ . Dans le cas du modèle de mortalité linéaire, les relations sont de la forme  $P/\bar{B} \cdot T = qS + k$ .*

*(c)  $P/\bar{B}$  et âge moyen: l'âge moyen étant une fonction du nombre de survivants au temps  $T$ , on trouve ici des relations du type  $P/\bar{B} = k \cdot \bar{A}^{-q}$ .*

*Les résultats obtenus à partir de ces relations théoriques ont été comparés aux valeurs trouvées par des méthodes classiques dans le cas — le plus courant — où les modèles de croissance et de mortalité sont respectivement du type Von Bertalanffy et exponentiel. Chez les Vertébrés on vérifie que  $P/\bar{B}$  correspond à des taux de survie très faibles dès que la longévité est supérieure à deux ans. Chez les Invertébrés, la dispersion des points est beaucoup plus importante, à la fois en fonction des taxons considérés, des méthodes hétérogènes de calcul de production, et de la longévité des espèces.*

*En conclusion, les relations définies ici et faisant intervenir  $T$ ,  $S$  ou  $\bar{A}$  pour évaluer le rapport  $P/\bar{B}$  peuvent permettre d'obtenir dans de nombreux cas des estimations suffisantes plus simplement et plus rapidement, étant données les incertitudes existant en général sur les valeurs de  $P$  et  $\bar{B}$  calculées par les méthodes classiques.*

## ABSTRACT

*In recent years, there has been an increase in production studies and the results obtained from them have allowed certain simplifications. These are desirable in so far as following the usual methods requires considerable time and effort to obtain the base parameters of production.*

*One of the primary simplification of importance has been the introduction of the formula  $P/\bar{B}$  which enables one to evaluate the production when the mean biomass is known and shows the speed at which the biomass is renewed per unit of time. Besides, Allen (1971) has shown that for some of the most common combinations of the models of growth and mortality the mathematical expression of  $P/\bar{B}$  can be very simple.*

*The aim of the present work is to discover the most frequently observed models of growth and mortality, the relation between  $P/\bar{B}$  and longevity ( $T$ );  $P/\bar{B}$  and the mean age ( $\bar{A}$ ) taking into consideration the influence of the proportion of surviving individuals ( $S$ ) to time  $T$ ; this, is the ideal situation where it relates to a population in equilibrium, having an annual reproduction, constant renewal and subject to an uniform mortality. Two models of mortality — linear and exponential — and four models of growth — Von Bertalanffy, negative exponential, linear by weight, linear by length, have been used.*

*The main results are :*

*(a) following the combinations of growth and mortality,  $P/\bar{B}$  is more or less sensitive to the variations of  $k$  and  $Z$  (instantaneous rate of growth in length and the total mortality). In every case, the rate of survival  $S$  is a considerable factor: the greater the number of survivors, the lower  $P/\bar{B}$  is.*

*(b)  $P/\bar{B}$  and longevity: in the case of exponential mortality there is in each of the growth models a typical relationship  $P/\bar{B} \cdot T = kS^q$ . In the case of the linear mortality models, the relationships are:  $P/\bar{B} \cdot T = qS + k$ .*

*(c)  $P/\bar{B}$  and the mean age: the mean age is in relationship to the number of survivors to time  $T$ ; here one finds relationships of the kind  $P/\bar{B} = k \cdot \bar{A}^{-q}$ .*

*The results obtained from these theoretical relationships have been compared with the values found by classical methods in the case (which is the most common) where the models of growth and mortality are respectively of the Von Bertalanffy and exponential types. Among Vertebrates, one can ascertain that  $P/\bar{B}$  corresponds to the very low rate of survival, once the lifespan is greater than two years. Among Invertebrates, the scatter is much more important when one considers the taxa, the heterogeneous methods of calculating the production and the lifespan of the species.*

*The relationships defined here in which  $T$ ,  $S$  and  $\bar{A}$  are used in order to evaluate the formula  $P/\bar{B}$  allow one to obtain, in numerous cases, adequate estimates more simply and more quickly, especially if one considers the inaccuracies which generally exist for the values of  $P$  and  $\bar{B}$  when they are calculated by classical methods.*

Au cours de ces dernières années, de nombreux travaux ont porté sur la productivité des écosystèmes ou des populations. Une bonne partie de ces recherches ont été réalisées à l'occasion du Programme Biologique International et elles ont généralement nécessité des études longues et contraignantes. De tels travaux, coûteux en temps et en moyens ne peuvent être effectués qu'en nombre restreint, car l'écologiste qui entreprend l'étude d'un écosystème, ne peut se permettre d'étudier avec les méthodes traditionnelles la dynamique et la productivité des différentes espèces qui le composent. C'est donc un facteur limitant pour l'écologie quantitative et il était indispensable, en tenant compte des résultats déjà obtenus, de dégager des méthodes d'évaluation rapide de la production des populations afin d'aborder plus facilement l'étude du fonctionnement des écosystèmes, et l'estimation de leurs ressources potentielles dans le cas des espèces exploitables.

Un premier pas vers la simplification des études de production a été l'introduction du rapport  $P/\bar{B}$ .

Exprimé par unité de temps, ce rapport traduit la vitesse de renouvellement de la biomasse de la population étudiée. Le  $P/\bar{B}$  est souvent calculé pour un an, ce qui permet des comparaisons entre espèces pour un cycle saisonnier complet. Bien qu'il ne soit utilisable au sens strict que pour des populations stables (WINBERG, 1971), il a été largement utilisé dans les études de production. Le taux de renouvellement de la biomasse ou « turnover ratio » (T.R.) et l'équivalent anglosaxon du  $P/\bar{B}$ .

L'utilisation du rapport  $P/\bar{B}$  permet de calculer la production d'une espèce dans un écosystème, à condition de connaître la biomasse moyenne de l'espèce dans le milieu étudié. Cependant,  $P/\bar{B}$  varie selon les espèces, et parfois même selon les milieux pour une même espèce. Son emploi est ainsi limité par le fait qu'il doit être calculé lors de toute étude de la production. Il fallait donc chercher des moyens d'estimer rapidement  $P/\bar{B}$  pour éviter d'effectuer à chaque fois l'étude complète de la dynamique des populations.

Le travail de WATERS (1969) répond en partie à ces objectifs. Cet auteur a tout d'abord constaté d'après des résultats déjà publiés, que le taux de renouvellement (T.R.) de cohortes d'invertébrés se situait entre 2,5 et 5 avec un mode à 3,5. Puis en utilisant différentes courbes de croissance et de mortalité et en calculant la production par la méthode graphique d'ALLEN, WATERS a ensuite testé les variations de T.R. dans le cas d'une cohorte. Il conclut que la valeur théorique de ce rapport varie entre 3 et 4 pour des cohortes d'insectes aquatiques, lorsqu'on utilise des courbes de croissance et de mortalité proches de celles que l'on peut observer dans la nature. Il faut préciser que pour les cohortes, les valeurs de T.R. sont calculées pour la durée de vie de la cohorte et sont indépendantes de celle-ci.

WATERS indique aussi que le T.R. annuel est plus intéressant en pratique et que ce dernier est supérieur à 3,5 pour les espèces multivoltines et inférieur à 3,5 pour les populations à durée de vie longue. Cette observation suggère donc qu'il existerait une relation entre T.R. et la longévité des espèces.

Plus récemment, dans un travail théorique, très important pour la compréhension de  $P/\bar{B}$ , ALLEN (1971) a calculé mathématiquement ce rapport dans le cas des cohortes. Il a utilisé pour cela différents modèles de croissance et de mortalité et a essayé de résoudre pour chacune de leurs combinaisons les équations de biomasse et de production. Il n'est pas possible dans tous les cas d'obtenir une expression simple de  $P/\bar{B}$ . Cependant dans le cas par exemple de la mortalité exponentielle, souvent applicable aux données observées dans les conditions naturelles, le  $P/\bar{B}$  est égal au coefficient instantané de mortalité ( $Z$ ) pour la plupart des modèles de croissance. Il faut souligner que le  $P/\bar{B}$  calculé par ALLEN est rapporté à une unité de temps et non pas à la durée de vie de la cohorte comme l'avait fait WATERS.

Pour certaines combinaisons de modèles de croissance et de mortalité, ALLEN a montré qu'il existait également une expression simple de l'âge moyen des individus et de leur durée de vie moyenne. Pour la mortalité exponentielle en particulier, l'âge moyen et la durée de vie moyenne sont tous deux égaux à l'inverse de  $P/\bar{B}$ , sauf si la croissance est de forme exponentielle. Sans entrer plus avant dans le détail des travaux d'ALLEN, on soulignera donc que ce dernier a mis en évidence l'existence de relations entre  $P/\bar{B}$  et l'âge moyen des individus.

L'existence d'une relation entre le taux de production et la durée de vie des espèces a également été pressentie par divers auteurs travaillant sur des populations de mollusques aquatiques : ZAÏKA (1970), LÉVÊQUE (1973). Utilisant des données publiées, ces auteurs ont en effet montré une diminution du  $P/\bar{B}$  lorsque la longévité augmente. Cependant, les

données étant obtenues par des méthodes très hétérogènes et les résultats n'étant pas souvent contrôlables, il n'a pas été possible d'en tirer une loi générale.

Il faut souligner par ailleurs qu'ALLEN a résolu des équations théoriques qui supposent l'extinction de la cohorte. Or, ainsi que l'indique WATERS, certaines populations ont un effectif final parfois important, cet effectif pouvant disparaître brutalement à la suite d'une émergence (cas des insectes), de la reproduction, ou d'autres facteurs.

Le but du travail présenté ici est de rechercher pour les modèles de croissance et de mortalité les plus fréquemment observés, l'existence de relations théoriques entre  $P/\bar{B}$  et la longévité des espèces, ainsi qu'entre  $P/\bar{B}$  et l'âge moyen des populations, en tenant compte de l'influence du pourcentage d'individus survivants disparaissant au temps  $T$ .

Pour terminer, nous avons comparé les valeurs de  $P/\bar{B}$  obtenues par les relations théoriques mises en évidence ici aux valeurs publiées afin de vérifier la validité de ces relations.

## 1. MÉTHODES ET MODÈLES UTILISÉS

Au cours de ce travail, on a considéré des populations en équilibre présentant un certain nombre de caractéristiques simples :

- le taux de mortalité est constant durant toute la vie des individus;
- la reproduction est limitée dans le temps et tous les jeunes apparaissent au même moment;
- le nombre de jeunes est identique à chaque reproduction (recrutement constant);
- le poids à la naissance est nul.

Une telle situation se rencontre rarement dans la nature. Cependant les hypothèses ci-dessus sont utilisées dans la plupart des modèles de croissance, de mortalité et de production.

### 1.1. Longévité et âge moyen.

On peut définir la longévité d'une espèce comme étant la durée de vie maximale dans un environnement donné. Elle correspond donc théoriquement à l'âge pour lequel il y a extinction des effectifs dans le cas des modèles de mortalité linéaire ou exponentielle. Il existe cependant de nombreux cas où les individus survivants disparaissent brutalement avant d'avoir atteint l'âge maximum théorique et par ailleurs il n'est pas toujours facile de déterminer avec précision la durée de vie maximale d'une espèce.

Il paraît donc préférable de donner un sens plus pragmatique à la notion de longévité, et de l'associer à un pourcentage d'individus survivants (ou taux de survie). On pourra alors considérer que la longévité des individus d'une population échantillonnée correspond à l'âge de la plus vieille classe d'âge représentée. Par commodité, on utilisera T pour désigner la longévité et l'âge maximum observés. Le taux de survie associé à cette longévité représente la proportion d'individus atteignant l'âge T et disparaissant rapidement ensuite. Les calculs ont été effectués ici sur des populations d'individus dont la longévité était de 1, 2, 3, 4, 5, 7, 10, 15 et 20 ans, et pour différents taux de survie pour une longévité considérée (cf. 1.3).

L'âge moyen ( $\bar{A}$ ) des individus constituant la population a été calculé pour les différentes longévités et les différents taux de survie étudiés :

$$\bar{A} = \frac{\sum_0^T tN_t}{\sum_0^T N_t}$$

1.2. **Croissance pondérale** (fig. 1).

Quatre modèles ont été testés :

— croissance de Von Bertalanffy

$W_t = W_\infty (1 - e^{-kt})^3$  où  $W_\infty$  désigne le poids asymptotique,  $W_t$  le poids au temps t, k le taux d'accroissement.

— Croissance exponentielle négative

$$W_t = W_\infty (1 - e^{-kt})$$

— Croissance linéaire en poids

$W_t = \frac{W_T \cdot t}{T}$  où T est la longévité et  $W_T$  le poids au temps  $t = T$ .

— Croissance linéaire en longueur qui correspond à

$$W_t = \frac{W_T \cdot t^3}{T^3}$$

Rappelons que, pour les quatre modèles de croissance, on estime que le poids est nul à la naissance.

Pour simplifier les calculs on a donné la même valeur à  $W_T$  et  $W_\infty$ . Afin de tester les variations de P/B en fonction des valeurs de k on a utilisé pour ce coefficient des valeurs telles que le poids atteint au temps T (longévité) représente respectivement 90, 95, 98, 99 et 99,5 % de  $W_\infty$ .

1.3. **Mortalité** (fig. 2).

Deux modèles ont été utilisés :

— MORTALITÉ EXPONENTIELLE

$N_t = N_0 e^{-Zt}$  où  $N_t$  est l'effectif au temps t,  $N_0$  l'effectif initial et Z le coefficient instantané de mortalité.

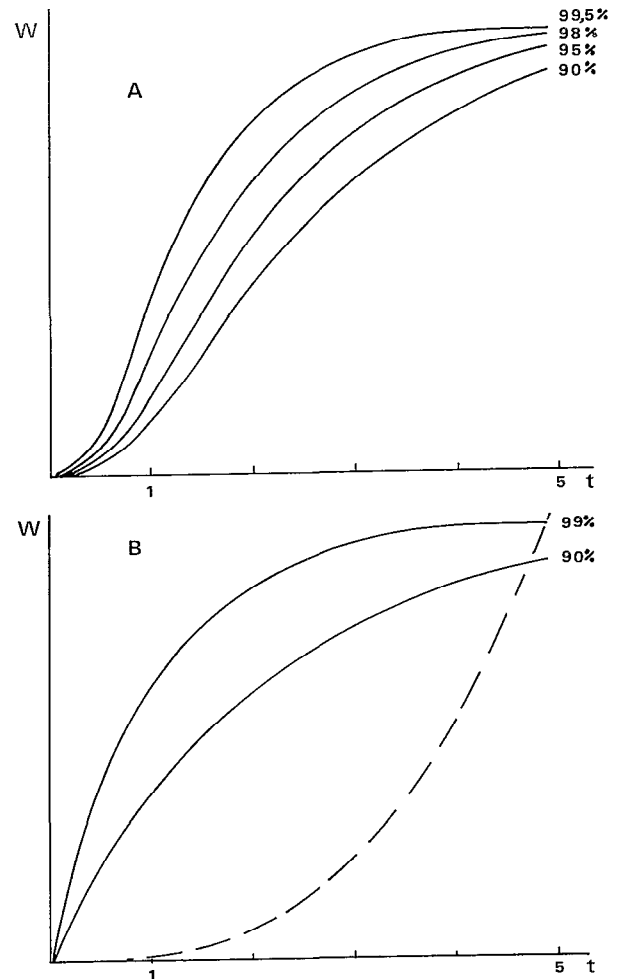


Fig. 1. — Croissance pondérale. A. Modèle de VON BERTALANFFY : courbes de croissance pondérale obtenues pour les valeurs de K telles que  $W_T$  ( $T = 5$  ans) soit égal respectivement à 90, 95, 98 et 99,5 % de  $W_\infty$ . B. Modèle de croissance exponentielle négative (—) et modèle de croissance linéaire en longueur (- - -) : Croissances pondérales.  $W_T$  ( $T = 5$  ans) égal respectivement à 90 et 99 % de  $W_\infty$  pour la croissance exponentielle.

Fig. 1. — Growth by weight. A: Von Bertalanffy's model: curves obtained by the values of k such that  $W_T$  ( $T = 5$  years) should be equal respectively to 90, 95, 98, and 99.5 % of  $W_\infty$ . B: Curves corresponding to the model of linear growth by length (- - -) and to the model of negative exponential growth (—).

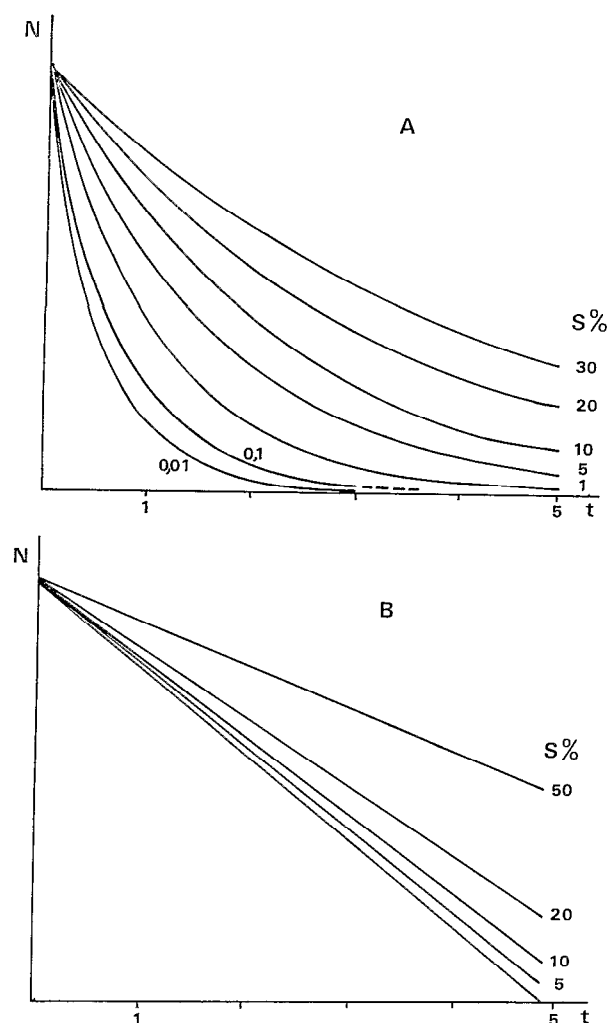


Fig. 2. — Mortalité : allure des courbes de mortalité en fonction des taux de survie (S %) exprimés en % du nombre d'individus initial, pour une longévité de 5 ans. A. Modèle exponentiel. B. Modèle linéaire.

Fig. 2. — Mortality rates: the curves showing the mortality in terms of the survival rate (S %) shown as a percentage of the initial number of individuals for a longevity of 5 years A: exponential model. B: linear model.

#### — MORTALITÉ LINÉAIRE

$$N_t = N_0 \left(1 - \frac{t}{T}\right) \text{ où } T \text{ représente la longévité.}$$

Dans le but de tester les variations de P/B, en fonction du taux de survie, on a utilisé des valeurs de Z qui donnent un effectif final de 30/10/5/2,5/1/0,1/0,05 et 0,01 % d'individus survivants au temps T.

Pour la mortalité linéaire, l'effectif final au temps T est respectivement de 50/20/10/5/2/1 et 0 % de l'effectif initial.

Rappelons ici que la comparaison directe avec les résultats d'ALLEN n'est valable théoriquement que dans le cas où il n'y a pas de survivants au temps T. Ceci aura pour conséquence, par exemple, que les valeurs de P/B dans le cas d'un modèle de mortalité exponentiel, différeront plus ou moins de Z. Cet aspect du problème est étudié dans la suite de ce travail.

#### 1.4. Biomasse et production.

La biomasse d'une classe d'âge  $i$  au temps  $t$  ( $B_{t_i}$ ) est égale au produit de l'effectif de cette classe ( $N_{t_i}$ ) par le poids moyen des individus ( $\bar{W}_{t_i}$ ) :  $B_{t_i} = N_{t_i} \cdot \bar{W}_{t_i}$

La biomasse de la population au temps  $t$  ( $B_t$ ) est la somme des biomasses de chacune des  $n$  classes d'âge

$$B_t = \sum_{i=1}^{i=n} B_{t_i}$$

La biomasse de la population est calculée mois par mois comme la production. La biomasse moyenne annuelle de la population est la somme des biomasses mensuelles divisée par 12.

La production a été calculée en utilisant la formule de Boysen-Jensen :  $P = N_2 (\bar{W}_2 - \bar{W}_1) + (N_1 - N_2) \frac{(\bar{W}_2 - \bar{W}_1)}{2}$  où  $N_1$  et  $N_2$  représentent les effectifs et  $\bar{W}_1$  et  $\bar{W}_2$  les poids moyens des individus aux temps  $t_1$  et  $t_2$ .

Cette méthode de calcul de la production, sous différentes formes, ainsi que sa représentation graphique appelée méthode d'ALLEN, est utilisée dans de nombreux travaux.

Elle donne de très bons résultats lorsque les observations sont rapprochées. Dans nos calculs, la longévité variant entre 1 et 20 ans, la production a été calculée mois par mois pour chacune des classes d'âge. La production annuelle d'une classe d'âge est la somme des productions mensuelles, et la production annuelle de la population, la somme des productions annuelles de chacune des classes.

Ainsi que nous l'avons vu dans l'introduction l'avantage du P/B est d'utiliser une durée de référence qui permette les comparaisons entre espèces, milieux, etc. Cette durée de référence peut être le jour, le mois, l'année, suivant la longévité des organismes étudiés. C'est l'année qui a été retenue ici et le P/B annuel a été calculé à partir de la production et la biomasse moyenne annuelles.

## 2. INFLUENCE DE $k$ , $Z$ ET DU TAUX DE SURVIE SUR $P/\bar{B}$

D'après ce qui précède, plusieurs paramètres peuvent intervenir dans le calcul de  $P/\bar{B}$ : $k$  et  $W_\infty$  (ou  $W_T$ ) dans les modèles de croissance,  $Z$  et le taux de survie en ce qui concerne les modèles de mortalité. En fait  $W_T$  et  $W_\infty$  n'ont pas d'influence sur  $P/\bar{B}$  puisqu'ils figurent de la même manière dans les équations respectives donnant la biomasse et la production (ALLEN, 1971), ceci étant vrai aussi quand le nombre de survivants au temps  $T$  n'est pas nul.

### 2.1. Mortalité exponentielle.

Dans les tableaux I et II on peut constater que  $k$  n'a aucune influence sur  $P/\bar{B}$  lorsque la mortalité est forte, mais qu'une légère influence se manifeste lorsqu'elle est plus faible. Cette influence est cependant relativement peu importante et on la négligera, en ne prenant en considération par la suite que la valeur de  $P/\bar{B}$ , obtenue pour  $W_T = 99\% W_\infty$ .

ALLEN (1971) a démontré que  $P/\bar{B}$  est égal à  $Z$  lorsque la mortalité est exponentielle, pour les quatre modèles de croissance utilisés. C'est ce qu'on vérifie pour les fortes mortalités dans les tableaux I, II et III, où l'on a pris pour exemple une population dont les individus ont une longévité de 5 ans. Cependant, lorsque le taux de survie augmente,  $P/\bar{B}$  devient supérieur à  $Z$  et pour un taux de survie élevé,  $P/\bar{B}$  est très nettement supérieur à  $Z$ .

L'influence du taux de survie sur la valeur de  $P/\bar{B}$  n'est donc pas négligeable, et il en sera tenu compte dans la suite de ce travail.

TABLEAU I

Mortalité exponentielle et croissance de Von Bertalanffy. Variations de  $P/\bar{B}$  en fonction de  $Z$  et de  $k$  pour une longévité de 5 ans.  $k$ ,  $Z$  et  $P/\bar{B}$  sont exprimés par an.  $S$  est le taux de survie exprimé en pourcentage du nombre d'individus initial.

| $W_T$ en % $W_\infty$ |      | 90 % | 95 %  | 98 %  | 99 %  | 99,5 % |       |
|-----------------------|------|------|-------|-------|-------|--------|-------|
| $S$ %                 | $k$  |      |       |       |       |        |       |
|                       | $Z$  |      | 0,672 | 0,816 | 0,996 | 1,140  | 1,284 |
| 0,01                  | 1,84 |      | 1,85  | 1,85  | 1,85  | 1,85   | 1,85  |
| 0,05                  | 1,52 |      | 1,53  | 1,53  | 1,53  | 1,53   | 1,53  |
| 0,1                   | 1,38 |      | 1,40  | 1,39  | 1,39  | 1,39   | 1,39  |
| 1                     | 0,92 |      | 0,97  | 0,96  | 0,96  | 0,95   | 0,95  |
| 2,5                   | 0,73 |      | 0,81  | 0,80  | 0,79  | 0,78   | 0,78  |
| 5                     | 0,60 |      | 0,71  | 0,70  | 0,68  | 0,67   | 0,67  |
| 10                    | 0,46 |      | 0,61  | 0,59  | 0,57  | 0,56   | 0,56  |
| 20                    | 0,32 |      | 0,53  | 0,50  | 0,48  | 0,47   | 0,46  |
| 30                    | 0,24 |      | 0,48  | 0,45  | 0,43  | 0,42   | 0,41  |

TABLEAU II

Mortalité exponentielle — Croissance exponentielle négative — Variations de  $P/\bar{B}$  en fonction de  $Z$  et de  $k$  pour une longévité de 5 ans.  $k$ ,  $Z$  et  $P/\bar{B}$  sont exprimés par an.  $S$  est le taux de survie exprimé en pourcentage du nombre d'individus initial.

| $W_T$ en % $W_\infty$ |      | 90 % | 95 %  | 98 %  | 99 %  | 99,5 % |       |
|-----------------------|------|------|-------|-------|-------|--------|-------|
| $S$ %                 | $k$  |      |       |       |       |        |       |
|                       | $Z$  |      | 0,456 | 0,600 | 0,780 | 0,924  | 1,056 |
| 0,01                  | 1,84 |      | 1,85  | 1,84  | 1,84  | 1,84   | 1,84  |
| 0,05                  | 1,52 |      | 1,53  | 1,53  | 1,53  | 1,53   | 1,53  |
| 0,1                   | 1,38 |      | 1,39  | 1,39  | 1,39  | 1,39   | 1,39  |
| 1                     | 0,92 |      | 0,95  | 0,95  | 0,94  | 0,94   | 0,94  |
| 2,5                   | 0,73 |      | 0,78  | 0,77  | 0,77  | 0,77   | 0,76  |
| 5                     | 0,60 |      | 0,67  | 0,66  | 0,66  | 0,65   | 0,65  |
| 10                    | 0,46 |      | 0,56  | 0,55  | 0,54  | 0,54   | 0,53  |
| 20                    | 0,32 |      | 0,47  | 0,46  | 0,45  | 0,44   | 0,43  |
| 30                    | 0,24 |      | 0,41  | 0,40  | 0,39  | 0,38   | 0,38  |

### 2.2. Mortalité linéaire.

D'après ALLEN (1971),  $P/\bar{B}$  est égal à  $\frac{3}{T}$  dans le cas de la croissance linéaire en poids et  $\frac{5}{T}$  dans celui de la croissance linéaire en longueur. Il n'y a pas d'expression simple de  $P/\bar{B}$  pour la croissance de Von Bertalanffy et la croissance exponentielle négative.

On vérifie (tabl. IV) pour les croissances linéaires en poids et en longueur, que  $P/\bar{B}$  correspond aux expressions simples mises en évidence par ALLEN pour un taux de survie nul.

TABLEAU III

Mortalité exponentielle. — Croissances linéaires en longueur et en poids. Variations de  $P/\bar{B}$  en fonction de  $Z$  pour une longévité de 5 ans.  $Z$  et  $P/\bar{B}$  sont exprimés par an.  $S$  est le taux de survie exprimé en pourcentage du nombre d'individus initial.

| $S$ % | $Z$  | Croissance           |                   |
|-------|------|----------------------|-------------------|
|       |      | linéaire en longueur | linéaire en poids |
| 0,01  | 1,84 | 1,90                 | 1,85              |
| 0,05  | 1,52 | 1,58                 | 1,53              |
| 0,1   | 1,38 | 1,46                 | 1,39              |
| 1     | 0,92 | 1,14                 | 0,97              |
| 2,5   | 0,73 | 1,03                 | 0,81              |
| 5     | 0,60 | 0,97                 | 0,71              |
| 10    | 0,46 | 0,91                 | 0,61              |
| 20    | 0,32 | 0,86                 | 0,53              |
| 30    | 0,24 | 0,84                 | 0,49              |

TABLEAU IV

Mortalité linéaire. — Croissances linéaires en longueur et en poids. — Variations de  $P/\bar{B}$  en fonction du taux de survie pour une longévité de 5 ans.

| S % | Croissance linéaire en poids | Croissance linéaire en longueur |
|-----|------------------------------|---------------------------------|
| 0   | 0,60                         | 1,00                            |
| 1   | 0,59                         | 0,99                            |
| 2   | 0,59                         | 0,98                            |
| 5   | 0,57                         | 0,95                            |
| 10  | 0,55                         | 0,92                            |
| 20  | 0,51                         | 0,87                            |
| 50  | 0,44                         | 0,81                            |

$P/\bar{B}$  diminue lorsque le taux de survie augmente, mais on notera que l'amplitude des variations est beaucoup moins importante que dans le cas de la mortalité exponentielle (tabl. III).

Pour les modèles de croissance de type Von Bertalanffy et exponentielle négative (tabl. V et VI) on constate une influence plus importante de  $k$  sur le  $P/\bar{B}$  que dans le cas de la mortalité exponentielle, alors que l'amplitude des variations dues à  $Z$  est par contre réduite.

### 3. RELATIONS ENTRE $P/\bar{B}$ , LONGÉVITÉ ET ÂGE MOYEN

#### 3.1. $P/\bar{B}$ et longévité.

Il apparaît, d'après les résultats précédents, que le taux de survie des individus ayant une longévité donnée, a une influence sur les valeurs de  $P/\bar{B}$ . Nous avons donc calculé pour chacun des couples de mortalité et de croissance, les relations entre la longévité ( $T$ ) et  $P/\bar{B}$  (tabl. VII et VIII) pour 8 taux de survie différents dans le cas de la mortalité exponentielle, et 7 dans les valeurs de  $P/\bar{B}$  obtenues en estimant que  $W_T = 99\% W_\infty$  pour les modèles de croissance exponentielle négative et Von Bertalanffy. Pour les deux autres modèles de croissance, on considère que  $W_T$  est atteint au bout du temps  $T$ .

L'intérêt de ces relations est de pouvoir calculer le  $P/\bar{B}$  d'une population, connaissant la longévité des individus qui la composent, avec une estimation du taux de survie au bout du temps  $T$  correspondant à la longévité.

Les relations calculées dans le cas de la mortalité exponentielle sont de la forme  $\log P/\bar{B} = a \log T + \log b$ , soit  $P/\bar{B} = b.T^a$ . Or on constate que les valeurs de  $a$  sont toujours très proches de  $-1$ . Si l'on donne cette valeur à  $a$ , l'expression précédente devient :  $P/\bar{B}.T = b$ ,  $b$  ne dépendant alors que du

taux de survie ( $S$ ). Les relations entre  $b$  et  $S$  ont été calculées pour les divers modèles de croissance :

- Von Bertalanffy :  $b = 4,45 S^{-0,191}$
- exponentielle négative :  $b = 4,33 S^{-0,200}$
- linéaire en poids :  $b = 4,65 S^{-0,176}$
- linéaire en longueur :  $b = 5,71 S^{-0,119}$

Dans le cas de la mortalité linéaire, on a également la relation  $P/\bar{B}.T = C$ . Cependant, dans ce cas, c'est une fonction linéaire de  $S$  :

Croissance :

- Von Bertalanffy :  $C = -0,0189 S + 2,633$
- exponentielle négative :  $C = -0,0166 S + 2,336$
- linéaire en poids :  $C = -0,0154 S + 2,890$
- linéaire en longueur :  $C = -0,0250 S + 4,884$

Il est particulièrement intéressant de comparer les valeurs de  $P/\bar{B}$  calculées pour les différents couples de modèles étudiés, et pour les différentes longévités. Nous avons choisi pour exemple (tabl. IX) les valeurs de  $P/\bar{B}$  correspondant à 1 % de survie.

TABLEAU V

Mortalité linéaire et croissance de Von Bertalanffy. — Variations de  $P/\bar{B}$  en fonction de  $k$  et du taux de survie ( $S$  %) pour une longévité de 4 ans.  $k$  et  $P/\bar{B}$  sont exprimés par an.

| $W_T$ en % $W_\infty$ | 90 %  | 95 %  | 98 %  | 99 %  | 99,5 % |
|-----------------------|-------|-------|-------|-------|--------|
| $S$ % \ $k$           | 0,840 | 1,020 | 1,248 | 1,428 | 1,596  |
| 0                     | 0,79  | 0,74  | 0,70  | 0,68  | 0,66   |
| 1                     | 0,78  | 0,73  | 0,69  | 0,67  | 0,65   |
| 2                     | 0,77  | 0,72  | 0,68  | 0,66  | 0,64   |
| 5                     | 0,74  | 0,70  | 0,66  | 0,64  | 0,62   |
| 10                    | 0,70  | 0,66  | 0,62  | 0,60  | 0,59   |
| 20                    | 0,64  | 0,60  | 0,57  | 0,55  | 0,53   |
| 50                    | 0,53  | 0,50  | 0,46  | 0,44  | 0,43   |

TABLEAU VI

Mortalité linéaire et croissance exponentielle négative. — Variations de  $P/\bar{B}$  en fonction de  $k$  et du taux de survie ( $S$  %) pour une longévité de 4 ans.  $k$  et  $P/\bar{B}$  sont exprimés par an.

| $W_T$ en % $W_\infty$ | 90 %  | 95 %  | 98 %  | 99 %  | 99,5 % |
|-----------------------|-------|-------|-------|-------|--------|
| $S$ % \ $k$           | 0,576 | 0,744 | 0,984 | 1,152 | 1,320  |
| 0                     | 0,65  | 0,63  | 0,61  | 0,60  | 0,59   |
| 1                     | 0,64  | 0,62  | 0,60  | 0,59  | 0,58   |
| 5                     | 0,61  | 0,59  | 0,57  | 0,56  | 0,55   |
| 10                    | 0,58  | 0,57  | 0,55  | 0,54  | 0,53   |
| 20                    | 0,53  | 0,52  | 0,50  | 0,49  | 0,48   |
| 50                    | 0,44  | 0,42  | 0,40  | 0,39  | 0,39   |

TABLEAU VII

Mortalité exponentielle — Valeurs des constantes a et b de la relation  $\log P/\bar{B} = a \log T + \log b$  pour différents taux de survie au bout du temps T qui représente la longévité.

| S (%)     | Von Bertalanffy |        | Exponentielle négative |        | Linéaire en poids |        | Linéaire en longueur |        |
|-----------|-----------------|--------|------------------------|--------|-------------------|--------|----------------------|--------|
|           | a               | b      | a                      | b      | a                 | b      | a                    | b      |
| 0,01..... | -- 1,0257       | 0,9895 | -- 1,0251              | 0,9887 | -- 1,0258         | 0,9901 | -- 1,0314            | 1,0075 |
| 0,05..... | -- 1,0179       | 0,8990 | -- 1,0197              | 0,8989 | -- 1,0129         | 0,8972 | -- 1,0110            | 0,9059 |
| 0,1.....  | -- 1,0167       | 0,8595 | -- 1,0110              | 0,8529 | -- 1,0254         | 0,8687 | -- 1,0089            | 0,8727 |
| 1.....    | -- 1,0018       | 0,6799 | -- 1,0058              | 0,6774 | -- 1,0016         | 0,6868 | -- 0,9966            | 0,7497 |
| 2,5.....  | -- 1,0074       | 0,5981 | -- 1,0070              | 0,5895 | -- 1,0018         | 0,6090 | -- 0,9901            | 0,7034 |
| 5.....    | -- 1,0139       | 0,5319 | -- 1,0263              | 0,5233 | -- 1,0111         | 0,5530 | -- 0,9893            | 0,6718 |
| 10.....   | -- 0,9992       | 0,4488 | -- 1,0046              | 0,4308 | -- 0,9993         | 0,4866 | -- 0,9739            | 0,6359 |
| 30.....   | -- 0,9994       | 0,3157 | -- 0,9868              | 0,2735 | -- 0,9873         | 0,3802 | -- 0,9709            | 0,5940 |

TABLEAU VIII

Mortalité linéaire — Valeurs des constantes a et b de la relation  $\log P/\bar{B} = a \log T + \log b$  pour différents taux de survie au bout du temps T qui représente la longévité.

| Croissance S (%) | Von Bertalanffy |        | Exponentielle négative |         | Linéaire en poids |        | Linéaire en longueur |        |
|------------------|-----------------|--------|------------------------|---------|-------------------|--------|----------------------|--------|
|                  | a               | b      | a                      | b       | a                 | b      | a                    | b      |
| 0.....           | -- 0,9829       | 0,4281 | -- 0,9994              | 0,3739  | -- 1,0004         | 0,4775 | -- 1,0069            | 0,7044 |
| 1.....           | -- 0,9966       | 0,4257 | -- 0,9942              | 0,3712  | -- 0,9958         | 0,4700 | -- 0,9992            | 0,6958 |
| 2.....           | -- 0,9905       | 0,4180 | -- Non                 | calculé | -- 0,9942         | 0,4651 | -- 0,9947            | 0,6876 |
| 5.....           | -- 0,9917       | 0,4004 | -- 1,0037              | 0,3546  | -- 0,9998         | 0,4544 | -- 0,9912            | 0,6713 |
| 10.....          | -- 0,9939       | 0,3787 | -- 0,9988              | 0,3299  | -- 0,9949         | 0,4319 | -- 0,9857            | 0,6498 |
| 20.....          | -- 0,9917       | 0,3349 | -- 0,9914              | 0,2863  | -- 0,9871         | 0,3984 | -- 0,9794            | 0,6211 |
| 50.....          | -- 0,9866       | 0,2390 | -- 0,9814              | 0,1871  | -- 0,9863         | 0,3318 | -- 0,9581            | 0,5741 |

On constate pour une longévité donnée :

— que  $P/\bar{B}$  est toujours plus faible lorsque la mortalité est linéaire, pour un même modèle de croissance

— que  $P/\bar{B}$ , quel que soit le type de mortalité, est toujours plus élevé lorsque la croissance est linéaire en longueur.

Mais l'intérêt du tableau IX est qu'il permet de constater parmi les couples de modèles de croissance et de mortalité, l'existence de deux familles pour lesquelles les valeurs de  $P/\bar{B}$  sont sensiblement du même ordre de grandeur. Dans un but d'utilisation pratique cela permet de ne retenir que deux types principaux de relations T.  $P/\bar{B}$  :

— La relation établie pour la mortalité linéaire et la croissance de Von Bertalanffy qui donne des valeurs de  $P/\bar{B}$  faibles et du même ordre de grandeur que celles obtenues pour les couples mortalité linéaire -- croissance exponentielle négative et mortalité linéaire — croissance linéaire en poids.

— La relation établie pour la mortalité exponen-

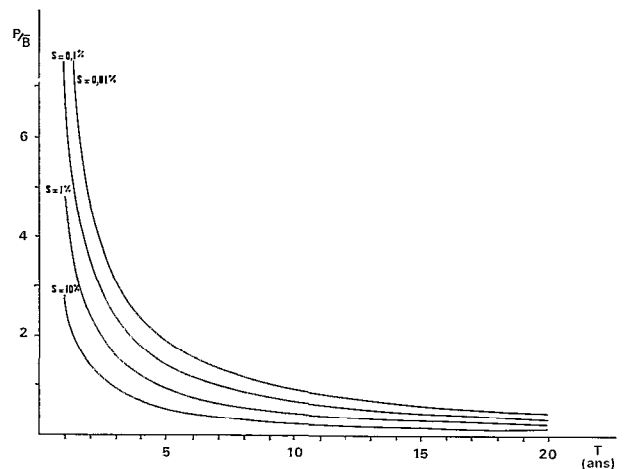


Fig. 3. — Variations de  $P/\bar{B}$  en fonction de la longévité et du taux de survie dans le cas d'une croissance type Von Bertalanffy et d'une mortalité exponentielle.

Fig. 3. — Variations of  $P/\bar{B}$  in terms of the length of life and of the survival rate in the case of a Von Bertalanffy growth pattern, and of an exponential mortality.



tielle et la croissance de Von Bertalanffy (fig. 3) qui sont des modèles fréquemment utilisés par les biologistes. Cette relation donne des valeurs de  $P/\bar{B}$  plus élevées que la précédente et très proches des couples mortalité exponentielle — croissance linéaire en poids, mortalité exponentielle — croissance exponentielle négative, et mortalité linéaire — croissance linéaire en longueur. On y rattachera également le couple mortalité exponentielle — croissance linéaire en longueur, bien que les valeurs de  $P/\bar{B}$  soient dans ce cas un peu supérieures.

Si l'on compare les valeurs de  $P/\bar{B}$  pour différents

âges moyens, et les divers couples de modèles de croissance et de mortalité (tabl. XI), on retrouve une partie des observations faites à propos du tableau VIII. En effet, les valeurs de  $P/\bar{B}$  sont du même ordre de grandeur lorsque la mortalité est exponentielle, pour tous les modèles de croissance. On note cependant que les valeurs sont un peu plus fortes pour la croissance linéaire en longueur. Dans le cas de la mortalité linéaire, les valeurs sont beaucoup plus hétérogènes. En particulier les valeurs de  $P/\bar{B}$  sont très fortes lorsque la croissance est linéaire en longueur.

TABLEAU IX

Valeurs théoriques de  $P/\bar{B}$  calculées pour divers couples de modèles de mortalité et de croissance, en fonction de la longévité (taux de survie de 1 % pour les longévités considérées).

| Croissance | Von Bertalanffy         |          | Exponentielle négative |          | Linéaire en poids |          | Linéaire en longueur |          |
|------------|-------------------------|----------|------------------------|----------|-------------------|----------|----------------------|----------|
|            | Mortalité exponentielle | linéaire | exponentielle          | linéaire | exponentielle     | linéaire | exponentielle        | linéaire |
| T (années) |                         |          |                        |          |                   |          |                      |          |
| 1.....     | 4,84                    | 2,68     | 4,79                   | 2,37     | 4,90              | 2,97     | 5,60                 | 5,00     |
| 2.....     | 2,39                    | 1,34     | 2,36                   | 1,18     | 2,42              | 1,48     | 2,81                 | 2,48     |
| 3.....     | 1,59                    | 0,88     | 1,57                   | 0,79     | 1,61              | 0,99     | 1,88                 | 1,65     |
| 4.....     | 1,19                    | 0,67     | 1,18                   | 0,59     | 1,21              | 0,74     | 1,41                 | 1,24     |
| 5.....     | 0,95                    | 0,55     | 0,94                   | 0,47     | 0,97              | 0,59     | 1,14                 | 0,99     |
| 7.....     | 0,63                    | 0,38     | 0,67                   | 0,34     | 0,69              | 0,42     | 0,81                 | 0,71     |
| 10.....    | 0,47                    | 0,27     | 0,47                   | 0,24     | 0,48              | 0,30     | 0,57                 | 0,50     |
| 15.....    | 0,32                    | 0,18     | 0,32                   | 0,16     | 0,33              | 0,20     | 0,38                 | 0,33     |
| 20.....    | 0,24                    | 0,14     | 0,23                   | 0,12     | 0,24              | 0,15     | 0,28                 | 0,25     |

### 3.2. $P/\bar{B}$ et âge moyen.

L'âge moyen ( $\bar{A}$ ) des individus constituant les populations a été calculé en fonction de différents taux de survie pour chacune des longévités testées ici et les relations entre âge moyen et  $P/\bar{B}$  ont été calculées pour chacun des couples de modèle de mortalité et de croissance (tabl. X).

On a, comme pour la longévité, une relation entre  $P/\bar{B}$  et  $\bar{A}$  du type  $P/\bar{B} = b \bar{A}^a$ , et  $a$  est également proche de -1.

Il paraît donc difficile, comme nous l'avons fait

pour les relations concernant  $P/\bar{B}$  et la longévité, de réduire l'ensemble des relations entre l'âge moyen et  $P/\bar{B}$  à deux types seulement.

## 4. COMPARAISON DES VALEURS THÉORIQUES DE $P/\bar{B}$ AVEC QUELQUES VALEURS OBSERVÉES

### 4.1. Relations $P/\bar{B}$ - longévité.

Dans la mesure où l'on envisage d'utiliser dans les études de production, les relations théoriques

TABLEAU X

Relations entre le  $P/\bar{B}$  et l'âge moyen ( $\bar{A}$ ) des individus d'une population, pour différents couples de modèles de croissance et de mortalités — L'âge moyen est exprimé en mois.

| Croissance                  | Mortalité  |  |
|-----------------------------|--|--|
|                             | Mortalité exponentielle                          | Mortalité linéaire                               |
| Von Bertalanffy.....        | $\log P/\bar{B} = -1,0904 \log \bar{A} + 1,1902$ | $\log P/\bar{B} = -1,0222 \log \bar{A} + 1,0617$ |
| Exponentielle négative..... | $\log P/\bar{B} = -1,1029 \log \bar{A} + 1,1940$ | $\log P/\bar{B} = -1,0244 \log \bar{A} + 1,0103$ |
| Linéaire en longueur.....   | $\log P/\bar{B} = -0,9833 \log \bar{A} + 1,1807$ | $\log P/\bar{B} = -1,0093 \log \bar{A} + 1,3293$ |
| Linéaire en poids.....      | $\log P/\bar{B} = -1,0676 \log \bar{A} + 1,1844$ | $\log P/\bar{B} = -1,0228 \log \bar{A} + 1,1170$ |

TABLEAU XI

Valeurs des  $P/\bar{B}$  pour quelques âges moyens et les divers couples de modèles de croissance et de mortalité d'après les relations du tableau X.

| Croissance | Von Bertalanffy |          | Exponentielle négative |          | Linéaire en poids |          | Linéaire en longueur |          |
|------------|-----------------|----------|------------------------|----------|-------------------|----------|----------------------|----------|
|            | exponentielle   | linéaire | exponentielle          | linéaire | exponentielle     | linéaire | exponentielle        | linéaire |
| Mortalité  |                 |          |                        |          |                   |          |                      |          |
| A (mois)   |                 |          |                        |          |                   |          |                      |          |
| 4.....     | 3,42            | 2,80     | 3,39                   | 2,48     | 3,48              | 3,17     | 3,88                 | 5,26     |
| 8.....     | 1,60            | 1,38     | 1,57                   | 1,22     | 1,66              | 1,56     | 1,96                 | 2,62     |
| 12.....    | 1,03            | 0,91     | 1,01                   | 0,80     | 1,08              | 1,03     | 1,31                 | 1,74     |
| 24.....    | 0,48            | 0,45     | 0,47                   | 0,39     | 0,51              | 0,51     | 0,67                 | 0,86     |
| 36.....    | 0,31            | 0,29     | 0,30                   | 0,26     | 0,33              | 0,33     | 0,45                 | 0,57     |

prises en évidence entre  $P/\bar{B}$  et la longévité, il nous a paru nécessaire de les confronter aux résultats déjà obtenus par les méthodes classiques.

Il n'est pas question ici de faire une étude exhaustive des résultats publiés concernant le  $P/\bar{B}$  des populations naturelles. Nous avons cependant rassemblé quelques données que nous estimions valables. On constate en effet dans la littérature que certaines méthodes utilisées pour calculer la production ne tiennent compte que de l'accroissement en poids des individus survivants et négligent la production des individus morts. Il en résulte une sous-estimation de  $P/\bar{B}$ .

D'autre part, il n'est pas toujours possible de connaître d'après les travaux publiés, les modèles de croissance ou de mortalité ainsi que les taux de survie des individus pour une longévité donnée.

Étant donné que le modèle de mortalité exponentielle paraît être le plus fréquemment applicable, et compte tenu des remarques faites dans le chapitre précédent, nous avons choisi de confronter les valeurs observées aux valeurs théoriques obtenues en utilisant les modèles de croissance de Von Bertalanffy et de mortalité exponentielle.

#### 4.1.1. VERTÉBRÉS

Les valeurs observées de  $P/\bar{B}$  figurant dans le tableau XII ont été reportées sur la figure 4.

Il est particulièrement intéressant de constater que la majeure partie des valeurs obtenues pour une longévité égale ou supérieure à 2 ans, est située dans l'intervalle des courbes théoriques correspondant à une survie de 0,1 % et 1 %, ou à proximité de cette dernière courbe.

Pour une longévité d'un an, les valeurs observées s'éloignent de la courbe théorique correspondant à 1 % de survie. Cependant les points 16 et 17 correspondent à des populations de lézards pour lesquelles

il y a respectivement 7 % et 16 % de survivants un an après l'éclosion, et se situent donc de part et d'autre de la courbe correspondant à 10 % de survie. Nous n'avons pas d'explication sur la valeur faible correspondant au point 15, représentant lui aussi une population de lézards, et dont tous les individus disparaissent au bout d'un an, si ce n'est que la mortalité est assez proche d'un modèle linéaire pour lequel nous avons vu que les  $P/\bar{B}$  sont plus faibles.

Enfin, le point 18 (population de petits mammifères) est lui aussi un peu en dessous de la courbe correspondant à 1 % de survie et l'examen des

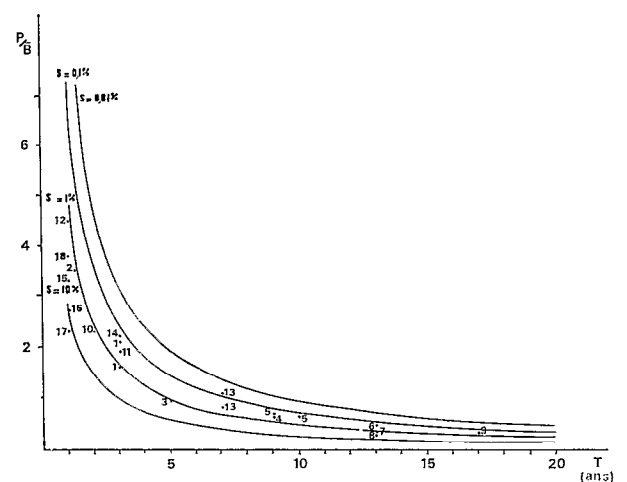


Fig. 4. — Comparaison entre les abaques théoriques établis en fonction de différents taux de survie pour une croissance Von Bertalanffy et une mortalité exponentielle, avec des valeurs observées de  $P/\bar{B}$  pour des populations de Vertébrés. Les numéros correspondent au tableau XII.

Fig. 4. — Comparison between theoretical values calculated for different survival rates, Von Bertalanffy growth and exponential mortality, and some observed values for Vertebrate populations. The numbers correspond to table XII.

données, montre qu'il subsiste un petit pourcentage d'individus au bout d'un an.

#### 4.1.2. INVERTÉBRÉS

Les valeurs observées (tabl. XIII) ont été reportées sur la figure 5. La dispersion des données paraît plus importante que chez les vertébrés et nécessite quelques commentaires. On peut opérer des distinctions en fonction de la longévité :

a — Parmi les espèces ayant une longévité d'un an, on distingue schématiquement deux groupes de valeurs de  $P/\bar{B}$  :

*Des valeurs élevées entre 5 et 6 : espèces 19, 21, 43.*

Les deux premières espèces sont des insectes dont la croissance en longueur est linéaire et dont le  $P/\bar{B}$  est par conséquent un peu plus élevé que celui correspondant à une croissance de Von Bertalanffy (voir tableau IX). L'espèce 43 est un mollusque à reproduction continue pour lequel le pourcentage de survivants est très faible au bout d'un an.

*Des valeurs plus basses situées entre 3 et 4.*

Les espèces 28, 29, 30 et 31 ont un taux de survie

de quelques pour cent au bout d'un an et sont donc bien situées sur le graphique. Le taux de survie de l'espèce 15 ne nous est pas connu. Quant à l'espèce 24, ayant 1 % de survivants au bout d'un an, la valeur du  $P/\bar{B}$  observée est de plus d'une unité inférieure à la valeur théorique à laquelle on pourrait s'attendre.

b — Il y a un assez bon groupement des points autour de la courbe correspondant à 1 % de survie pour les espèces de longévité 2 et 3 ans. Quelques exceptions existent cependant :

— *espèce 23* pour laquelle le taux de survie correspondant à la longévité est inférieur à 0,1 %. Les valeurs de  $P/\bar{B}$  observées sont donc fortes pour les longévités utilisées et se situent autour de la courbe théorique établie pour 0,01 % de survie.

— *espèce 22* pour laquelle deux valeurs de  $P/\bar{B}$  très différentes ont été calculées deux années consécutives.

c — Il y a pour l'espèce 27 des valeurs observées de  $P/\bar{B}$  très faibles. Cependant, les points b et d correspondent à un taux de survie de 10 %, et le point a, à un taux de 30 %. Dans l'ensemble, les valeurs observées pour cette espèce sont néanmoins un peu plus faibles que les valeurs théoriques.

d — Enfin les  $P/\bar{B}$  des espèces 38, 39, 40 et 41

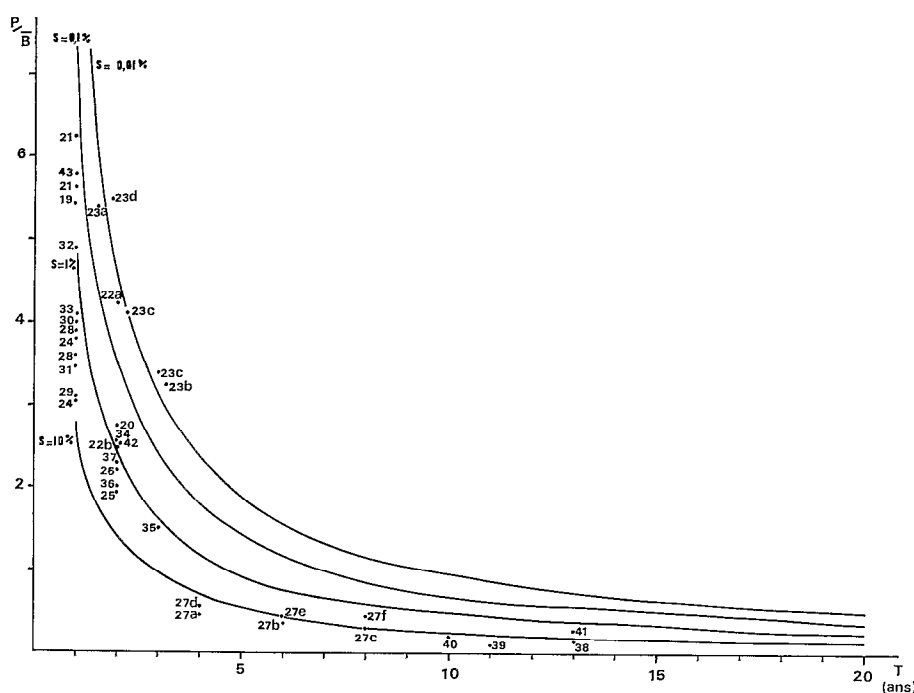


Fig. 5 — Comparaison entre les abaques théoriques établis en fonction de différents taux de survie pour une croissance Von Bertalanffy et une mortalité exponentielle, avec des valeurs observées de  $P/\bar{B}$  pour des populations d'Invertébrés. Les numéros correspondent au tableau XIII.

Fig. 5. — Comparison between theoretical values calculated for different survival rates, Von Bertalanffy growth and exponential mortality, and some observed values for Invertebrate populations. The numbers correspond to table XIII.

sont donnés à titre d'exemple et sont sous-estimés car les auteurs n'ont tenu compte que de la croissance des individus survivants dans le calcul de la production, et dans la structure démographique, les classes d'âge sont inégalement représentées.

#### 4.2. Relations $P/\bar{E}$ -âge moyen.

Nous n'avons pas trouvé dans la littérature de valeurs concernant l'âge moyen associés à des estimations de  $P/\bar{E}$ . Nous avons cependant choisi quelques exemples pour lesquels il nous était possible

de calculer l'âge moyen et de comparer les valeurs correspondantes de  $P/\bar{E}$  (tabl. X) à celles obtenues par d'autres méthodes.

BALON (1972) donne un tableau d'abondance d'*Hydrocynus vittatus* par groupe d'âge. Nous avons donné une valeur moyenne de 6 mois au groupe 0, 18 mois au groupe 1, etc. L'âge moyen calculé dans ces conditions est de 11,76 mois qui correspond pour un modèle exponentiel de mortalité et un modèle de croissance de Von Bertalanffy à un  $P/\bar{E}$  de 1,05. Le  $P/\bar{E}$  obtenu par la méthode de Boysen Jensen sur ces données est de 1,08. Il est donc très proche de la valeur théorique.

TABLEAU XII

Résultats recueillis dans la littérature concernant le  $P/\bar{E}$  et la longévité de quelques espèces de vertébrés.

| N°                | Espèces                              | Auteurs            | $P/\bar{E}$       | Longévité (années) | Remarques   |
|-------------------|--------------------------------------|--------------------|-------------------|--------------------|---|
| <b>POISSONS</b>   |                                      |                    |                   |                    |   |
| 1                 | <i>Semotilus atromaculatus</i> ..... | Loirich (1973)     | 2,1<br>1,6        | 3                  | survie difficile à estimer : 5 à 10 % ?   |
| 2                 | <i>Onchorhynchus kisutch</i> .....   | Chapman (1965)     | 3,5               | 1,25               | $P/\bar{E}$ moyen sur 4 ans à Deer Creek  |
| 3                 | <i>Lepomis macrochirus</i> .....     | Gerking (1962)     | 0,9               | 5                  | $P/\bar{E}$ calculé d'après les données de l'auteur                             |
| 4                 | <i>Esox lucius</i> .....             | Backiel (1971)     | 0,64<br><br>0,70  | 9<br><br>9         | 1 % de survie vers 8 ans<br>Z = 0,85<br>1 % de survie vers 7 ans<br>Z = 1,00    |
| 5                 | <i>Stizostedion lucioperca</i> ..... | Backiel (1971)     | 0,67<br>0,64-0,66 | 9<br>10            | 1 % de survie vers 8 ans<br>Z = 0,84  |
| 6                 | <i>Aspius aspius</i> .....           | Backiel (1971)     | 0,49              | 13                 | 1 % de survie vers 11 ans<br>Z = 0,635  |
| 7                 | <i>Leuciscus cephalus</i> .....      | Backiel (1971)     | 0,37              | 13                 | 1 % de survie vers 9,5 ans<br>Z = 0,723   |
| 8                 | <i>Perca fluviatilis</i> .....       | Backiel (1971)     | 0,30              | 13                 | 2 % de survie à 13 ans<br>Z = 0,48  |
| 9                 | <i>Silurus glanis</i> .....          | Backiel (1971)     | 0,35              | 17                 | 2 % de survie à 17 ans<br>Z = 0,36  |
| 10                | <i>Eltheostoma spectabile</i> .....  | Small (1975)       | 2,3               | 2                  | $P/\bar{E}$ moyen pour diverses stations estimé d'après les données de l'auteur |
| 11                | <i>Eltheostoma flabellare</i> .....  | Small (1975)       | 1,9               | 3                  | $P/\bar{E}$ moyen pour diverses stations estimé d'après les données de l'auteur |
| 12                | <i>Cottus caroliniae</i> .....       | Small (1975)       | 4,5               | 1                  | $P/\bar{E}$ moyen pour diverses stations estimé d'après les données de l'auteur |
| 13                | <i>Hydrocynus vittatus</i> .....     | Balon (1972)       | 0,9-1,1           | 7                  | $P/\bar{E}$ recalculé d'après les données de l'auteur                           |
| 14                | <i>Alestes lateralis</i> .....       | Balon (1972)       | 2,2               | 3                  | $P/\bar{E}$ recalculé d'après les données de l'auteur                           |
| <b>REPTILES</b>   |                                      |                    |                   |                    |   |
| 15                | <i>Mabuya buettneri</i> .....        | Barbault (1974)    | 3,3               | 1                  | mortalité se rapprochant d'un modèle linéaire                                   |
| 16                | <i>Mabuya maculibralis</i> .....     | Barbault (1974)    | 2,7               | 1                  | 7 % de survivants un an après l'éclosion  |
| 17                | <i>Panaspis nimbaensis</i> .....     | Barbault (1974)    | 2,3               | 1                  | 16 % de survivants  |
| <b>MAMMIFÈRES</b> |                                      |                    |                   |                    |   |
| 18                | <i>Clethrionomys glareolus</i> ..... | Petrusewicz (1969) | 3,8               | 1                  | quelques % d'individus survivants au bout d'un an.                              |

TABLEAU XIII

Résultats recueillis dans la littérature concernant le P/B et la longévité de quelques espèces d'invertébrés.

| N°                | Espèces                                | Auteurs  | P/B              | Longévité (années) | Remarques  |
|-------------------|--|--|------------------|--------------------|--|
| <i>INSECTES</i>   |  |  |                  |                    |  |
| 19                | <i>Hexagenia limbata</i> .....         | Horst et Marzolf (1975)                          | 5,4              | 1                  | Croissance linéaire en longueur. 4 % d'individus survivants au bout d'un an (année 1972-1973).           |
| 20                | <i>Hexagenia</i> .....                 | Hudson et Swanson (1972)                         |                  |                    |  |
| 21                | <i>Ephemerella subvaria</i> .....      | in Horst et Marzolf<br>Waters et Grawford (1975) | 2,7<br>5,7 à 6,3 | 2<br>1             | Croissance linéaire en longueur.<br>Croissance linéaire en longueur mortalité proche du modèle linéaire. |
| 22 a              | <i>Pyrrhosoma nymphula</i> .....       | Lawton (1971)                                    | 4,2              | 2                  | Année 1966-67  |
| b                 | <i>Pyrrhosoma nymphula</i> .....       | Lawton (1971)                                    | 2,5              | 2                  | Année 1967-68  |
| <i>ANNELIDES</i>  |  |  |                  |                    |  |
| 23 a              | <i>Pectinaria californiensis</i> ..... | Nichols (1975)                                   | 5,3              | 1,6                | Longévité calculée pour un taux de survie très faible et inférieur à 0,1 %.                              |
| b                 |  |  | 3,3              | 3,2                |  |
| c                 |  |  | 4,1              | 2,3                |  |
| d                 |  |  | 5,5              | 1,9                |  |
| e                 |  |  | 3,4              | 3                  |  |
| 24                | <i>Pectinaria hyperborea</i> .....     | Peer (1970)                                      | 3,1-3,7          | 1                  | Croissance linéaire en poids environ 1 % de survivants à 1 an.   |
| 25                | <i>Cistenoides gouldii</i> .....       | Sanders (1956)                                   | 1,9              | 2                  | Aucune donnée sur la survie.   |
| 26                | <i>Nephtys incisa</i> .....            | Sanders (1956)                                   | 2,2              | 2                  |  |
| 27 a              | <i>Lumbricus terrestris</i> .....      | Lakhani et Satchell (1970)                       | 0,48             | 4                  | 30 % de survivants environ   |
| b                 |  |  | 0,36             | 6                  | 10 % de survivants environ   |
| c                 |  |  | 0,33             | 8                  | 2,3 % de survivants environ  |
| d                 |  |  | 0,56             | 4                  | 10 % de survivants environ   |
| e                 |  |  | 0,45             | 6                  | 3,4 % de survivants environ  |
| f                 |  |  | 0,42             | 8                  | 1 % de survivants environ  |
| <i>MOLLUSQUES</i> |  |  |                  |                    |  |
| 28                | <i>Theora lubrica</i> .....            | Mukai (1974)                                     | 3,6-3,9          | 1                  | — 3 % d'individus survivants au bout d'1 an puis mortalité rapide de ceux-ci.                            |
| 29                | <i>Veremolpa micra</i> .....           | Mukai (1974)                                     | 3,1              | 1                  | Un certain % d'individus survit jusqu'à 1,5 ans, mais n'est pas connu.                                   |
| 30                | <i>Pillucina neglecta</i> .....        | Mukai (1974)                                     | 4                | 1                  | idem   |
| 31                | <i>Nucula paulula</i> .....            | Mukai (1974)                                     | 3,5              | 1                  | idem   |
| 32                | <i>Veremolpa micra</i> .....           | Tanaka et Kikuchi (1971) in Mukai                | 4,9              | 1                  |  |
| 33                | <i>Littorina saxatilis</i> .....       | Burke et Mann (1974)                             | 4,1              | 1                  |  |
| 34                | <i>Mya arenaria</i> .....              | Burke et Mann (1974)                             | 2,5              | 2                  |  |
| 35                | <i>Macoma baltica</i> .....            | Burke et Mann (1974)                             | 1,5              | 3                  | Forte proportion d'individus âgés par rapport aux jeunes.  |
| 36                | <i>Pandora goaldiana</i> .....         | Sanders (1956)                                   | 2                | 2                  |  |
| 37                | <i>Yoldia limulata</i> .....           | Sanders (1956)                                   | 2,3              | 2                  |  |
| 38                | <i>Unio pictorum</i> .....             | Negus (1966)                                     | 0,14             | 13                 | L'auteur ne tient pas compte de la production des individus morts et P/B est sous-estimé.                |
| 39                | <i>Unio tumidus</i> .....              | Negus (1966)                                     | 0,13             | 11                 |  |
| 40                | <i>Anodonta anatina</i> .....          | Negus (1966)                                     | 0,2              | 10                 | D'autre part les classes jeunes sont très mal représentées.  |
| 41                | <i>Unio tumidus</i> .....              | Tudorancea et Florescu (1968)                    | 0,25             | 13                 | Même remarque que précédemment.  |
| 42                | <i>Corbicula africana</i> .....        | Lévêque (1972)                                   | 2,5              | 2                  |  |
| 43                | <i>Bellamyia unicolor</i>              | Lévêque (1972)                                   | 5,8              | 1                  | Production continue.   |

NEGUS (1966) a publié des structures en âge des populations de mollusques. Les âges moyens ont été calculés à partir de ces données ainsi que les  $P/\bar{B}$  correspondants (tabl. XIV). Il y a une bonne corrélation entre les  $P/\bar{B}$  observés et estimés. On notera cependant qu'il s'agit partiellement d'une coïncidence dans ce cas car les  $P/\bar{B}$  observés sont sous-estimés et les structures en âge très hétérogènes, les stades jeunes étant mal représentés (cf. tabl. XIII, n° 38 à 41).

TABLEAU XIV

Comparaison des  $P/\bar{B}$  observés et des  $P/\bar{B}$  théoriques obtenus par les relations avec l'âge moyen, pour 3 espèces de Lamellibranches étudiées par NEGUS (1966).

| Espèces                       | $P/\bar{B}$ calculé par l'auteur | Âge moyen (mois) | $P/\bar{B}$ théorique |
|-------------------------------|----------------------------------|------------------|-----------------------|
| <i>Anodonta anatina</i> ..... | 0,20                             | 49,2             | 0,20                  |
| <i>Unio pictorum</i> ..       | 0,14                             | 85,1             | 0,12                  |
| <i>Unio tumidus</i> ..        | 0,13                             | 81,3             | 0,13                  |

## 5. DISCUSSION

La comparaison de l'ensemble des valeurs de  $P/\bar{B}$  calculées pour différentes populations naturelles, avec les valeurs théoriques qui sont obtenues à partir des relations entre  $P/\bar{B}$ , longévité et taux de survie, nous paraît donner des résultats suffisamment bons pour nous inciter à proposer l'utilisation des relations théoriques dans les études de production. Il apparaît en effet que dans la grande majorité des cas, les écarts sont peu importants entre les valeurs théoriques de  $P/\bar{B}$  et les valeurs observées.

L'ambiguïté de ces comparaisons est qu'on ne peut affirmer que l'un ou l'autre des moyens d'estimer  $P/\bar{B}$  (étude de la dynamique ou utilisation des valeurs théoriques) est parfait.

En effet, les biologistes ayant étudié la productivité des populations naturelles, connaissent les difficultés inhérentes à l'obtention des densités et des biomasses des populations, ainsi qu'à l'estimation de la mortalité et de la croissance des individus qui les constituent. D'autre part les méthodes utilisées pour

calculer la production ne sont pas toutes équivalentes et ne donnent pas toujours des résultats identiques. Il faut ajouter à cela que l'estimation de la biomasse annuelle moyenne intervient dans le calcul de  $P/\bar{B}$ . Or il s'agit souvent là d'une très importante source d'erreur, car cette biomasse moyenne est difficile à calculer particulièrement lorsque les espèces ont une longévité faible et que les prélèvements sont peu nombreux ou irrégulièrement espacés dans le temps. Cette incertitude dans l'estimation de  $\bar{B}$  est souvent éludée par les auteurs alors que le calcul de la production fait l'objet parfois de calculs sophistiqués. Il en résulte bien évidemment une incertitude sur  $P/\bar{B}$ . Enfin, pour une même espèce, les valeurs de  $P/\bar{B}$  sont souvent différentes selon les stations. On prend alors une valeur moyenne toute relative qui dépend du nombre des stations étudiées et de leur répartition.

Sans pour autant vouloir jeter la suspicion sur les résultats publiés concernant  $P/\bar{B}$ , on est donc obligé d'admettre que ce sont des estimations, comptant une incertitude notable.

On peut critiquer tout aussi bien la méthode que nous proposons et qui consiste à calculer le  $P/\bar{B}$  d'après les relations établies en fonction de la longévité et du taux de survie. En effet, les individus constituant les populations n'ont généralement pas des mortalités ou des croissances qui suivent exactement les modèles théoriques. En outre la reproduction est rarement limitée dans le temps, et le recrutement des jeunes souvent inégal. Le  $P/\bar{B}$  obtenu par les relations théoriques est donc lui aussi une estimation.

Cependant, il faut souligner que les hypothèses et les modèles retenus pour calculer les  $P/\bar{B}$  théoriques sont en fait largement utilisés par la majorité des dynamiciens ou des écologistes s'intéressant à la production secondaire. C'est pourquoi, dans la mesure où la majorité des valeurs observées est assez proche des valeurs théoriques, il nous paraît justifié d'utiliser ces dernières qui ont l'avantage de permettre un gain de temps considérable dans les études de production.

Manuscrit reçu au Service des Publications le 27 mai 1977.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLEN (K. R.), 1971. — Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 28 : 1573-1581.
- BACKIEL (T.), 1971. — Production and food consumption of predatory fish in the Vistula River. *J. Fish. Biol.*, 3 : 369-405.
- BALON (E. K.), 1972. — Possible fish stock size assesment and available production survey as developed on lake Kariba. *Afr. J. Tropical Hydrob. Fish.*, 1, 2 : 45-73.
- BARBAULT (R.), 1974. — Structure et dynamique d'un peuplement de lézards : les Scincides de la Savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *La terre et la vie*, 28 : 352-428.
- BURKE (M. V.), MANN (K. H.), 1974. — Productivity and Production : Biomass ratios of bivalve and gastropod populations in an eastern Canadian estuary. *J. Fish. Res. Board Can.*, 31 : 167-177.
- CHAPMAN (D. W.), 1965. — Net production of juvenile coho salmon in three Oregon streams. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 94 : 40-52.
- GERKING (S. D.), 1962. — Production and food utilization in a population of bluegill sunfish. *Ecol. Monogr.*, 32 : 31-78.
- GOLIKOV (A. N.), MENSHUTKIN (V. V.), 1973. — Estimation of production properties of Mollusk populations. *Marine Biol.*, 20 : 6-13.
- HORST (T. J.), MARZOLF (G. R.), 1975. — Production ecology of burrowing mayflies in a Kansas Reservoir. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 3029-3038.
- HUDSON (P. L.), SWANSON (G. A.), 1972. — Production and standing crop of *Hexagenia* (Ephemeroptera) in a large reservoir. *Studies in Natural Sciences — Nat. Sci. Research Inst., Portales, New Mexico*.
- LAKHANI (K. H.), SACHELL (J. E.), 1970. — Production by *Lumbricus terrestris* (L.). *J. An. Ecol.*, 39 : 473-492.
- LAWTON (J. H.), 1971. — Ecological energetics studies on larvae of the damselfly *Pyrrosoma nymphula* (Odonata: Zygoptera). *J. An. Ecol.*, 40, 2 : 385-423.
- LÈVÈQUE (C.), 1973. — Dynamique des peuplements, biologie et estimation de la production des mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. VII, n° 2 : 117-147.
- LOTTRICH (V. A.), 1973. — Growth, production and community composition of fishes inhabiting a first, second and third-order stream of earstern Kentucky. *Ecol. Monogr.*, 43 : 377-397.
- MUKAI (H.), 1974. — Ecological studies on distribution and production of some benthic animals in the Coastal Waters of Central Inland Sea of Japan. *J. of Science of the Hiroshima University, ser. B, Div. 1 (Ecology)*, 25 : 1-82.
- NEGUS (C.R.L.), 1966. — A quantitative study of growth and production of Unionid mussels in the River Thames at Reading. *J. An. Ecol.*, 35 : 513-532.
- NICHOLS (F. H.), 1975. — Dynamics and energetics of three deposit-feeding benthic invertebrate populations in Puget Sound, Washington. *Ecol. Mon.*, 45 : 57-82.
- PEER (D. L.), 1970. — Relation between biomass, productivity and loss to predators in a population of a marine benthic polychaete, *Pectinaria hyperborea*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 27 : 2143-2153.
- PETROSKY (C. E.), WATERS (T. F.), 1975. — Annual production by the Slimy Sculpin Populations in a small Minnesota trout stream. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 104, 2 : 237-244.
- PETRUSEWICZ (K.), ANDRZEJEWSKI (R.), BIYALSKA (G.), GLIWICZ (J.), 1969. — The role of spring, summer and autumn generations in the productivity of a free living population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). In : *Energy flow through small mammals populations, Warszawa 1969* : 235-245.
- SANDERS (H. L.), 1956. — Oceanography of long Island Sound 1952-1954. X - The biology of marine bottom communities. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll. Yale Univ.*, 15 : 345-414.
- SMALL (J. W.), 1975. — Energy dynamics of benthic fishes in small Kentucky stream. *Ecology* ; 56 : 827-840.
- TANAKA (M.), KIKUCHU (T.), GOTO (I.), TURUTA (T.), KAWAGUCHI (B.), 1971. — Productivity in the benthic animals in bays. II (studies on the dynamics of the production in inland Sea area). *Rep. J I BP - PM, 1970* : 101-105 (en japonais).
- TUDORANCEA (C.), FLORESCU (M.), 1968. — Considerations concerning the production and energetics of *Unio tumidus* Philipsson population from the Crapina marsh. *Trav. Mus. Hist. Nat. « Grigore Antipa » VIII* : 395-409.
- WATERS (T. F.), 1969. — The turnover ratio in production ecology of freshwater invertebrates. *Amer. Natur.* 103, 930 : 173-185.
- WATERS (T. F.), CRAWFORD (G. W.), 1975. — Annual production of a stream mayfly population : a comparison of methods. *Limnol. Ocean.*, 18 : 286-296.
- WINBERG (G. G.), 1971. — Methods for the estimation of production of aquatic animals. *Academic Press, London and New York*, 175 p.
- ZAÏKA (V. E.), 1970. — Rapports entre la productivité des mollusques aquatiques et la durée de leur vie. *Cah. Biol. Mar.* 11, 1 : 99-108.