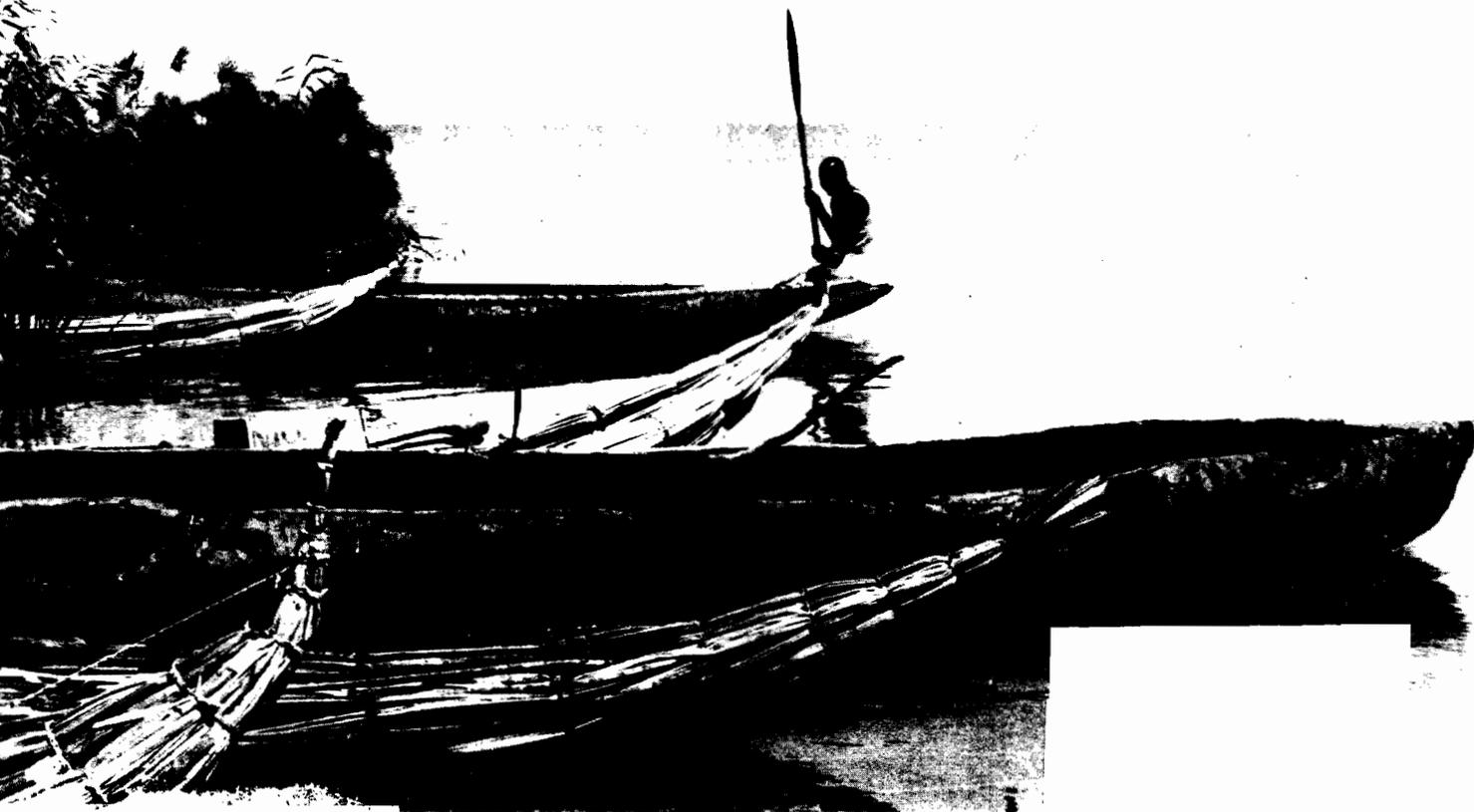


C. Lévêque
L. Saint Jean

**PRODUCTION SECONDAIRE
(Zooplancton - Benthos)
DANS LE LAC TCHAD**



**RÉUNION DE TRAVAIL SUR
LA LIMNOLOGIE AFRICAINE**

Nairobi, 16-23 décembre 1979



PRODUCTION SECONDAIRE
(ZOOPLANCTON et BENTHOS)
DANS LE LAC TCHAD

C. LÉVÉQUE *
L. SAINT-JEAN *

Ce travail est une synthèse des travaux réalisés sur la production secondaire (zooplancton et benthos) du lac Tchad. Avec d'autres articles, il est destiné à être repris dans le cadre d'un travail général sur la limnologie du lac Tchad, qui devrait être publié en 1980. Pour toute citation éventuelle, il sera donc préférable de se référer au texte définitif.

SUMMARY

Zooplankton and zoobenthos production in Lake Chad was studied between 1968 and 1973.

For zooplankton the length of the embryonic stages of the main species of Crustaceans was determined by rearing in the laboratory at 24° C and 30° C and the results obtained (table 1) were adjusted to a logistic curve of a sigmoid aspect (fig. 1). This breeding also led to an evaluation of the length of time taken for juvenile development (tables 2 and 3). Two groups of species have been revealed in the Cladocera: one including *M. micrura*, *D. excisum* and *C. cornuta*, with rapid embryonic and juvenile growths, the egg to egg cycle ranging between 73 and 110 h at 25° C, 52 and 81 h at 30° C; the second comprising three species of *Daphnia* with a cycle of 165 to 198 h at 25° C which is considerably longer. For Copepods the duration of the copepodite and nauplius phases is identical in the Cyclopids, but the copepodite stage is 4 to 5 times longer than the nauplius phase in the Diaptomids.

The interval between two layings is reduced in the Cladocera. In the Copepods it is very much longer (table 4) and equals 1.5 to 2.4 times the duration of the embryonic development. The growth of Copepods has been determined following evaluation of individual weights and the duration of stages at 30° C (table 5). Growth curves (fig. 2) established for the principal species are exponential during the nauplius and copepodite phase with the Cyclopids, whereas they take on a parabolic shape for the copepodite phase in the Diaptomids.

The speed of development has been seen to accelerate in the Cyclopids between 1969 and 1973, probably due to the improved feeding conditions during this period (increased algal density).

Daily production and the daily P/\bar{B} were calculated from the results of samples taken in the eastern archipelago (table 7). The production rate varies according to the species: *Moina*: $0.27 < P/B < 0.87$; *Diaphanosoma*, *Bosmina* and *Daphnia*: $0.16 < P/B < 0.50$; *Cyclopides*: $0.10 < P/B < 0.27$; Diaptomides: $0.01 < P/B < 0.07$.

Copepods usually have therefore a low rate of production in comparison with Cladocera. The production rate is minimal during the cool season (fig. 5). For the whole of the Lake, zooplankton production, at a mean temperature of 26.2° C, was estimated in 1971 at 860 000 tons, i.e. a mean 474 kg/ha (dry weight). The mean annual P/B for the entire crustacean community is 63.7 (table 9).

Concerning benthos, the biology of the main species of molluscs, representing the larger part of the biomass, was the subject of particular study. *In situ* rearing has led to an evaluation of the growth rate and the parameters of von Bertalanffy's equation have been calculated (table 11). Reproduction is continuous in the Prosobranchs, *Bellamyia*, *Melania* and *Cleopatra*, whereas it is annual in the Lamellibranch, *Corbicula africana*. Great predation is carried out by the malacophagous fish feeding principally on young molluscs (fig. 10).

An examination of the demographic structures in the course of seasonal cycles has led to the calculation of production for various species at different points of Lake Chad and the P/\bar{B} ratio is 5.8 for *B. unicolor*, 4.4 for *M. tuberculata* and 2.6 for *C. bulimoides* and *C. africana*.

For the entire malacological communities, annual production has been estimated at 279 000 tons of organic matter (dry weight) and 1 883 000 tons for the shells (table 13), i.e. an average of 14.5 g/m²/year and 98 g/m²/year respectively. The three species of Prosobranchs are responsible for the major part of the production and this is unevenly in the lake (table 14), the most productive zones being found in the north-eastern archipelago, the open waters of the north and the Great Barrier.

Production measurements in molluscs have been completed by breathing measurements (table 16), so as to establish an energy budget with a bearing on assimilation (table 17). A clearly linear relationship appears to exist (fig. 14) between the P/A and the P/B for the three species of Prosobranchs, whereas the P/A is much lower for the P/B of a similar size in *C. africana*.

For insects, the duration of the larval cycle of *Chironomus pulcher* is 17 days at 26° C and 13 days at 30° C in the laboratory ; that of *Tanytarsus nigrocinctus* is 18 days between 18 and 23° C in conditions close to natural ones and the daily P/B has been estimated at 0.24 in the cool season for this species.

SOMMAIRE

Introduction	1
1) Zooplancton	2
1-1 - Paramètres biologiques	
1-1-1 - Durée du stade embryonnaire	
1-1-2 - Durée de développement juvénile	
- Cladocères	
- Copépodes	
1-1-3 - Intervalle entre deux pontes	
1-1-4 - Croissance des Copépodes	
1-1-5 - Conclusions.	
1-2 - Evaluation de la production	
1-2-1 - Méthodes	
1-2-2 - Résultats	
1-2-3 - Evolution interannuelle	
2) Benthos	25
2-1 - Aspects de la biologie des principales espèces et structures démographiques des peuplements	
2-1-1 - Mollusques	
2-1-2 - Oligochètes et insectes	
2-2 - Production	
2-3 - Bilans énergétiques.	
Références bibliographiques	39

INTRODUCTION

Pour comprendre la dynamique d'un écosystème, il est non seulement nécessaire de déterminer la contribution des différents groupes à la biomasse globale, mais il faut également apprécier leur vitesse de renouvellement et la quantité de matière organique produite par chacun d'eux et par unité de temps. La production du zooplancton et du zoobenthos a donc été étudiée dans le cadre des travaux sur la productivité du lac Tchad, réalisés notamment entre 1968 et 1973.

Pour cela, on a étudié la biologie, la vitesse de croissance et la dynamique des populations des principales espèces présentes dans le milieu et représentant une part notable de la biomasse. Ces différents paramètres ont permis d'évaluer la production moyenne annuelle des différents groupes, et par conséquent la production biologique du milieu.

1 - Zooplancton

1-1 - Paramètres biologiques.

1-1-1 - Durée du stade embryonnaire.

La durée de développement embryonnaire (De) des crustacés planctoniques a été déterminée expérimentalement par des élevages au laboratoire à 24° C (janvier 1969) et à 29-30° C (août 1968 et 1969, juillet 1973) pour les principales espèces, et par des élevages *in situ* à 18-20° C pour trois d'entre elles (*Moina micrura*, *Thermocyclops neglectus*, *Mesocyclops leuckarti*) (Gras et Saint-Jean, 1969, 1976).

Les résultats obtenus ont été ajustés à une courbe logistique d'allure sigmoïde de la forme

$$1/De = \frac{K}{1 + e^b (\hat{\theta} - \theta)}$$

modèle adopté pour décrire les variations du taux de développement embryonnaire (1/De) en fonction de la température (θ). K est la valeur limite vers laquelle tend 1/De lorsque la température augmente ; $\hat{\theta}$, appelé température optimale de développement embryonnaire, est la valeur de la température au point d'inflexion de la courbe ; b est une constante (Gras et Saint-Jean, 1976).

La portion médiane de la courbe sigmoïde est assimilable à une droite de la forme $1/De = 1/S (\theta - \theta^0)$ où θ^0 est le "seuil théorique de développement" et correspond au point d'intersection de la droite avec l'axe des abscisses et 1/S la pente de la droite. L'intervalle de température qui correspond à cette portion médiane est généralement compris dans la zone optimale de développement au sens de Winberg (1971) et coïncide pour la plupart des espèces étudiées ici à l'intervalle annuel de température du lac Tchad (19 à 30° C).

On trouvera dans le tableau 1 les valeurs des différents paramètres de l'équation logistique et de son expression simplifiée, ainsi que les durées de développement embryonnaire (en heures).

Les durées de développement embryonnaire sont du même ordre de grandeur chez les Copépodes et chez les Cladocères étudiés : 1 à 1,6 jours à 30° C (moyenne : 1,3 j), 1,4 à 2 jours à 25° C (1,7 j) et 2,5 à 3 jours à 20° C (2,8 j).

Les différences interspécifiques sont plus marquées aux températures élevées. C'est ainsi qu'à 30° C, on peut distinguer 3 groupes :

- des espèces à développement très rapide ($23 < De < 25$ h) : *M. micrura*, *D. excisum*, *C. cornuta* et *M. leuckarti* ;
- des espèces à développement nettement plus lent ($31 < De < 38$ h) : les trois autres espèces de *Daphnia*, les deux *Diaptomides* et *B. longirostris* ;
- des espèces ayant des caractéristiques intermédiaires : *T. incisus circusi* et *T. neglectus*, cette dernière ayant par ailleurs des modalités de développement analogues à celles de *Thermocyclops hyalinus consimilis* qui est une forme voisine du lac George (Burgis, 1970).

Au-dessous de 20° C, il y a inversion de la hiérarchie précédente, *B. longirostris* et *D. longispina* ayant alors le développement le plus rapide. Ces deux espèces dont la température optimale de développement correspond aux basses températures du lac (tabl. 1) sont des formes cosmopolites, bien représentées en zone tempérée, qui prédominent en sai-

Espèces	1/De = 1/S (θ - θ₀) en jours	θ̂	K/2	b	De (heures)		
					20	25	30° C
<i>B. longirostris</i>	0,0452 (θ - 10,5) [°]	21,0	0,475	0,21	56	36	29
<i>D. longispina</i>	0,0309 (θ - 6,9) [°]	18,4	0,355	0,19	59	43	37,5
<i>D. barbata</i>	0,0391 (θ - 10,4) [°]	22,0	0,455	0,19	65,5	41,5	32,5
<i>D. lumholtzi</i>	0,0328 (θ - 9,0) [°]	21,2	0,40	0,18	67	45	36
<i>C. affinis</i>							28,5
<i>C. cornuta</i>	0,058 (θ - 12,7) [°]	23,7	0,64	0,20	58	33	24
<i>M. micrura dubia</i> ...	0,0656 (θ - 14,1)	24,6	0,69	0,21	63	33,5	23
<i>D. excisum</i>	0,0685 (θ - 15,1)	25,3	0,70	0,21	69,5	35,5	23,5
<i>T. incognitus</i>	0,0406 (θ - 13,1)	24,1	0,445	0,20	88	49,5	35
<i>T. incisus circusi</i> .	0,0461 (θ - 12,0) [°]	23	0,505	0,20	67	40	29,5
<i>T. neglectus</i>	0,0476 (θ - 11,7)	24,3	0,60	1,175	62,5	38	27,5
<i>M. leuckarti</i>	0,0595 (θ - 14,4)	25,4	0,655	0,20	72	38	25,5
<i>T. galebi</i>							33,5

Tableau 1 - Caractéristiques du développement embryonnaire des crustacés planctoniques : paramètres de l'équation logistique (θ, K/2, b) et de son approximation linéaire (1/De = 1/S (θ - θ₀) ; durées de développement (De) à différentes températures calculées d'après l'équation logistique (d'après Gras et Saint-Jean, 1976).

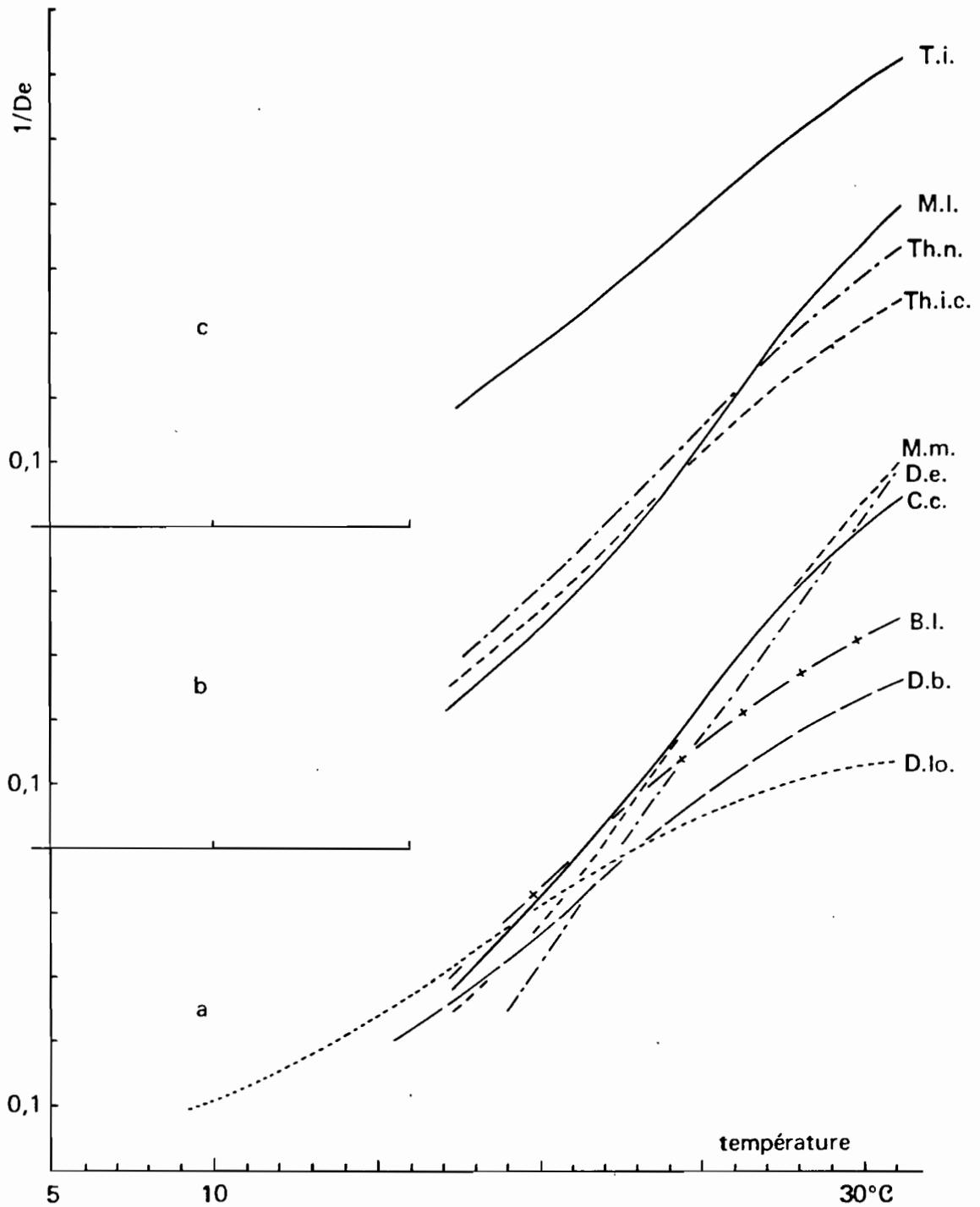


Figure 1 - Développement embryonnaire des crustacés planctoniques : courbes logistiques établies pour les principales espèces indiquées par leurs initiales.

T.i. : *Tropodiptomus incognitus* ; M.l. : *Mesocyclops leuckarti* ; Th.n. : *Thermocyclops neglectus* ;
Th.i.c. : *Thermodiptomus incisus circusi* ;
M.m. : *Moina micrura* ; D.e. : *Diaphanosoma excisum* ;
C.c. : *Cerodaphnia cornuta* ; B.l. : *Bosmina longirostris* ;
D.b. : *Daphnia barbata* ; D.lo. : *Daphnia longispina*.

son fraîche dans le lac Tchad. Les autres espèces de Cladocères dont la température optimale de développement est plus élevée, et la zone optimale décalée vers les hautes températures, sont au contraire plus abondantes en saison chaude (cf. Gras et Saint-Jean, 1976).

Lors des expérimentations on a par ailleurs constaté que la durée de développement embryonnaire des Copépodes *M. leuckarti* et *T. neglectus* était inférieure de 10 % environ en juillet 1973 par rapport à août 1968, à 30° C. On peut attribuer cette différence à l'influence des conditions de nutrition.

1-1-2 - Durée de développement juvénile.

- Cladocères.

La durée de développement juvénile (Dj) a également été déterminée expérimentalement au laboratoire à 29-30° C (août 1968) et à 24° C (janvier 1969) (Gras et Saint-Jean, 1969, 1978).

On trouvera dans le tableau 2 les durées moyennes de développement juvénile (Dj) des espèces étudiées à 25 et 30° C ainsi que la durée du cycle, oeuf à oeuf (Dj + De). On a également indiqué la durée relative de développement juvénile par rapport à la durée de développement embryonnaire (Dj/De). Ce rapport Dj/De est à peu près le même à 25 et à 30° C.

On retrouve approximativement les groupes d'espèces mis en évidence précédemment pour le développement embryonnaire. Le premier comprend *M. micrura*, *D. excisum* et *C. cornuta* qui ont un développement embryonnaire et juvénile rapides, le cycle d'oeuf à oeuf étant compris entre 73 et 110 h à 25° C, 52 et 81 h à 30° C. Le second correspond aux 3 espèces de *Daphnia* dont le cycle est de 165 à 198 h à 25° C. *B. longirostris* semble ici occuper une position intermédiaire.

M. micrura est caractérisé par un développement juvénile très rapide, dont la durée excède à peine la durée de développement embryonnaire (Dj/De = 1,2). Les rapports Dj/De très supérieurs chez les *Daphnia* sont comparables à ceux qui ont été obtenus pour ce genre en milieu tempéré. Le nombre de stades juvéniles varie selon les individus en milieu expérimental. Il est généralement de 2 ou 3 chez *M. micrura*, 4 chez *C. cornuta* et *C. affinis*, 5 chez *D. lumholtzi*, 4 à 6 chez *D. barbata* et *D. excisum*.

Dans le milieu naturel, l'évaluation du nombre de stades juvéniles d'après les structures en taille des populations a montré qu'il y avait eu des modifications de 1968 à 1973. Ainsi chez *M. micrura*, on observe 3 à 4 stades en 1968, 2 à 3 en 1972 et 2 en 1973 dans l'archipel est, et chez *D. excisum* 5 à 6 stades en 1968, 5 en 1972, et 4 en 1973 dans la même région.

- Copépodes.

Les résultats expérimentaux obtenus au cours de 4 séries d'observations sont consignés dans le tableau 3.

Les Diaptomides et les Cyclopidés ont une durée relative de développement juvénile (Dp/De) du même ordre de grandeur pour une période donnée : 12,6 à 17,3 chez *T. incognitus* et 18,5 environ chez *T. neglectus* et *M. leuckarti* en 1968-69 ; 7,7 chez *T. galebi* et environ 6 chez *T. neglectus* et *M. leuckarti* en 1973. Ces durées sont très supérieures à

Espèces	25° C (janvier 1969)			30° C (août 1968)		
	Dj (heures)	Dj/De	Durée du cycle (heures)	Dj (heures)	Dj/De	Durée du cycle (heures)
<i>Bosmina longirostris</i>	86,8	2,37	123,8	70	2,57	
<i>Daphnia longispina</i>	154,5	3,60	198,5			
<i>Daphnia barbata</i>	132,0	3,14	173,5	102,1	3,26	
<i>Daphnia lumholzi</i>	120,3	2,63	165,3	104,9	3,01	
<i>Cerodaphnia affinis</i>					1,97	
<i>Cerodaphnia cornuta</i>	60,6	1,80	99,6	47,4	1,98	81,4
<i>Moina micrura</i>	40,2	1,20	73,4	28,9	1,26	51,9
<i>Diaphanosoma excisum</i>	75,4	2,13	110,9	54,6	2,32	78,1

Tableau 2 - Cladocères : durées moyennes de développement juvénile (Dj en heures), durée relative par rapport à la durée de développement embryonnaire (Dj/De) et durée du cycle d'oeuf à oeuf (d'après Gras et Saint-Jean, 1978).

	Dates	Température	De	Dn	Dc1	Dc2	Dc3	Dc4	Dc5	Dc	DP	
<i>Thermocyclops neglectus</i>	01/69	24°	1,71	16,00	← 11,0 →					4,5	15,50	31,50
	07/73	30°	1,01	2,93	0,57	0,52	0,51	0,60	0,86	3,06	5,99	
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	01/69	24°	1,77	18,00	← 9,5 →			← 5,5 →		15,00	33,00	
	07/73	30°	0,96	2,66	0,48	0,45	0,48	0,64	0,87	2,92	5,58	
<i>Tropodiptomus incognitus</i>	01/69	24°	2,25	6,50	← 20,10 →				10,40	30,50	37,00	
	08/68	30°	1,45	3,20	← 10,00 →				5,00	15,00	18,20	
	08/69	30°	1,47	4,84	2,18	2,45	3,50	5,70	6,80	20,63	25,47	
<i>Thermodiptomus galebi</i>	07/73	30°	1,40	3,45	0,99	0,97	1,08	1,83	2,50	7,37	10,82	

Tableau 3 - Durée moyenne (en jours) des stades de développement chez les Copépodes :

De : développement embryonnaire ; Dn : durée de la phase nauplienne ;

Dc : durée de la phase copépodite ; Dp : durée de développement juvénile (Dc + Dn) ;

Dc1 à Dc 5 : durée des 5 stades copépodites (d'après Gras et Saint-Jean).

Espèces	1969		1968	
	janvier 24-25° C		août (29-30° C)	
	D'e (heures)	D'e/De	D'e (heures)	D'e/De
<i>T. incognitus</i>	99 (63-109)	2	53 (46-77)	1,5
<i>M. leuckarti</i>	57 (47- 64)	1,5	38 (30-40)	1,5
<i>Th. neglectus</i>	62 (44- 86)	1,5	54 (41 ; 46 ; 76)	2
<i>Th. incisus circusi</i>	90 (73-109)	2,2	72 (45-95)	2,4

Tableau 4 - Temps séparant deux pontes successives (D'e) chez les Copépodes. Valeurs observées expérimentalement en janvier 1969 et août 1968. Les valeurs extrêmes sont indiquées entre parenthèses (d'après Gras et Saint-Jean, 1976).

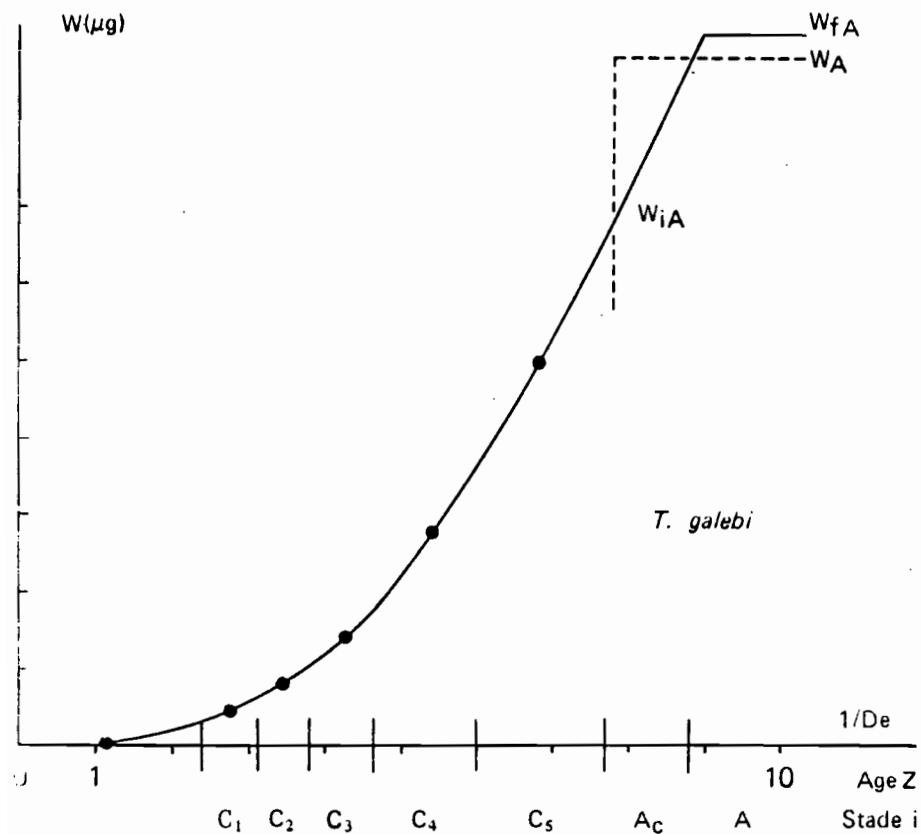
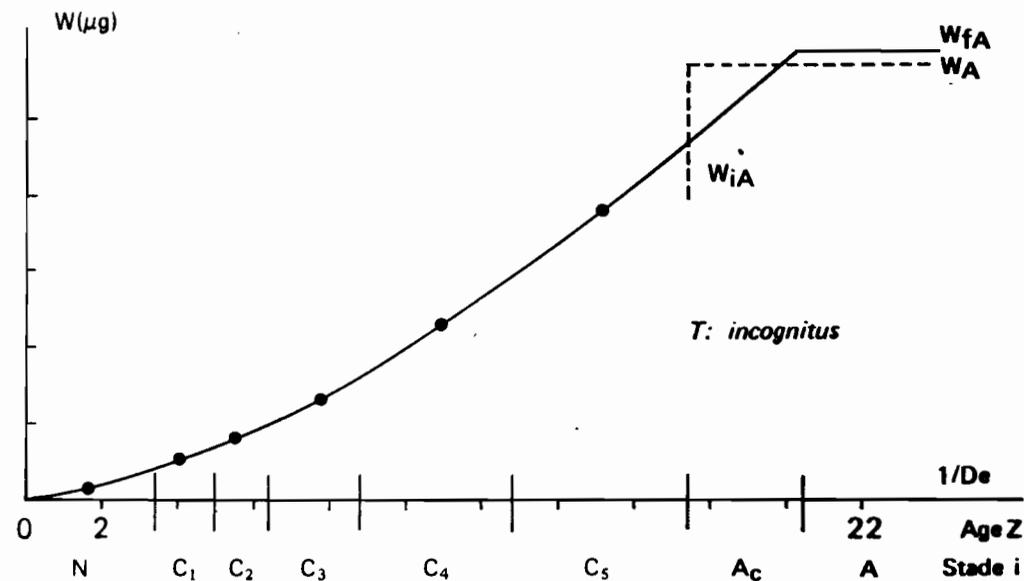
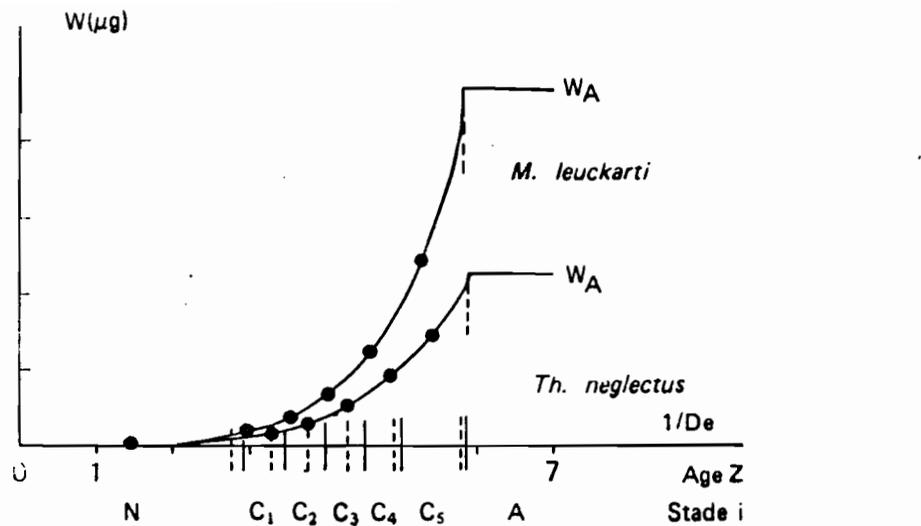


Figure 2 - Croissance en poids de 4 espèces de Copépodes. Dans l'échelle des âges, l'unité est égale à $1/\text{De}$ (De exprimé en jours). W_A : poids moyen des adultes ; W_{iA} et W_{fA} : poids initial et final des adultes ; N : nauplii ; C₁-C₅ : stades copépodites ; Ac : adultes en cours de croissance ; A : adultes ayant achevé leur croissance.

	<i>Tropodiptomus incognitus</i>			<i>Thermodiptomus galebi</i>			<i>Thermocyclops neglectus</i>			<i>Mesocyclops leuckarti</i>		
	\bar{w}_i (μg)	Di (jours)	$\frac{w_i}{D_i}$									
E	0,20	1,47	0	0,08	1,40		0,015	1,01		0,015	0,96	
N	0,40	4,84	0,09	0,25	3,44	0,15	0,05	2,93	0,05	0,05	2,66	0,05
C1	0,85	2,18	0,23	0,85	0,99	0,59	0,20	0,57	0,17	0,20	0,48	0,23
C2	1,50	2,45	0,34	1,50	0,97	0,99	0,30	0,52	0,27	0,35	0,45	0,40
C3	2,70	3,50	0,38	2,85	1,08	1,32	0,50	0,51	0,42	0,60	0,48	0,67
C4	4,60	5,70	0,43	5,30	1,83	1,81	0,85	0,60	0,67	1,10	0,64	1,28
C5	7,30	6,81	0,48	9,70	2,51	2,55	1,35	0,86	1,27	2,35	0,87	3,07
Ac		4,34	0,52		1,41	3,25						
A	11,00			17,40			2,15			4,55		

Tableau 5 - Copépodes planctoniques : poids sec moyen d'un individu (w_i en μg) pour chacun des stades ; durée absolue de ces stades (Di en jours) et accroissement journalier en poids ($\Delta \frac{w_i}{D_i}$)
E : stade embryonnaire, N : stade nauplii, C1 à C5 : stades copépodites, Ac : adultes en cours de croissance, A : adulte.
Résultats obtenus en août 1969 pour *T. incognitus* et en juillet 1973 pour les autres espèces (d'après Gras et Saint-Jean).

Dates	Archipel Melia		Tchongolerom					Tchongolerom-Melia			
	1964-65	1968	mai 1972	juin 1972	août 1972	janvier 1973	mars 1973	juin 1972	août 1972	janvier 1973	mars 1973
<i>Tropodiptomus incognitus</i>	3,8	3,5	6,8	7,0	5,9	9,3		8,0	3,2	7,5	
<i>Thermodiptomus galebi</i>	9,1	5,0	12,1	11,9	11,8	22,0	27,8	15,2	9,8	16,9	29,1
<i>Thermocyclops neglectus</i>	15,3		14,0	16,4	18,0	22,7	23,3		13,8	16,2	24,7
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	42,0		44,9	37,7	37,2	34,4	45,0		36,6	47,7	42,4
<i>Moina micrura dubia</i>		3,2	4,0	4,0	4,5	6,4	5,7	4,9	3,6	3,9	5,3
<i>Diaphanosoma excisum</i>		2,1	2,3	2,6	2,9	3,2	3,1	3,3	2,6	3,0	3,8
<i>Bosmina longirostris</i>		1,0	1,9	1,7		3,4				3,1	

Tableau 6 - Taille des pontes (nombre d'oeufs/nombre de femelles ovigères) chez les principales espèces de crustacés planctoniques en période Tchad normal (1964-65 et 1968) et durant la période précédant l'assèchement (1972-73) dans différentes stations de l'archipel est. Pour 1964-65, il s'agit de la moyenne obtenue dans 5 stations échantillonnées chaque mois. En 1968, moyenne sur 16 échantillons prélevés en mars-avril. En 1972 et 1973, moyenne sur 2 à 8 échantillons (d'après Gras et Saint-Jean).

Diaptomides *T. galebi* : $W = 0,247 (Z-1,06)^{2,1}$
T. incognitus : $W = 0,249 (Z-1,5)^{1,3}$

Pour une température différente de 30° C, et la même valeur de D_p/D_e , les accroissements journaliers en poids sont calculés après évaluation de D_i à cette température en supposant que la durée relative D_i/D_e des stades reste constante et connaissant D_e d'après les lois de variation de D_e en fonction de la température établies précédemment.

Dans la mesure notamment où les D_i/D_e sont supposés constants, la forme de la courbe ne change donc pas quelle que soit la température (Gras et Saint-Jean, en préparation).

1-1-5 - Conclusions.

Les observations expérimentales mettent en évidence une très forte accélération du développement juvénile des Cyclopidés entre 1969 et 1973. Le rapport D_p/D_e , comme la durée relative des phases naupliennes (D_n/D_e) et copépodite (D_c/D_e), ont ainsi diminué d'environ 3 fois entre les 2 séries d'observations ci-dessus.

Chez les Diaptomides, bien que la comparaison soit moins probante du fait que l'espèce étudiée aux deux périodes n'est pas la même, il semble également y avoir accélération du développement. La durée relative du développement observée en 1973 ($D_p/D_e = 7,7$ chez *Thermodiaptomus*) est en effet beaucoup plus courte que la valeur la plus basse notée en 1968-69 chez *Tropodiaptomus* (12,6). Par ailleurs, la comparaison est plus justifiée et la différence encore plus élevée lorsqu'on ne considère que la phase copépodite, qui est respectivement de 5,3 et 10,4 chez les 2 espèces (Gras et Saint-Jean, en préparation).

Si parallèlement on examine l'état des populations naturelles, particulièrement, si l'on compare les populations échantillonnées en mars-avril 1968 à Melia et en 1972-1973 à Tchongoléron, des modifications significatives qui s'accordent avec l'accélération du développement précédente semblent se dégager. C'est ainsi qu'on observe une réduction du nombre de stades juvéniles chez les deux principales espèces de Cladocères (*M. micrura* et *D. excisum*) à laquelle correspond vraisemblablement une diminution de la durée de développement juvénile. D_j/D_e serait ainsi passé de 1,8 en 1968 à 0,7 en 1973 chez *M. micrura*, et de 3,2 à 1,6 chez *D. excisum* (Gras et Saint-Jean, 1978).

Il y a par ailleurs augmentation de la taille des pontes chez toutes les formes filtreuses ou à régime mixte (tabl. 6). On peut également signaler une réduction de l'intervalle entre les pontes chez les Cyclopidés au cours des observations expérimentales de 1973.

Toutes ces modifications des paramètres biologiques pourraient résulter d'une amélioration des conditions de nutrition due à une augmentation de la biomasse algale par unité de volume au cours de la phase d'assèchement du lac (Iltis, 1977).

Sur le plan démographique on assiste par ailleurs, en 1973, à une augmentation de la proportion des adultes dans les populations de Copépodes ainsi que dans celles des Cladocères *M. micrura* et *D. excisum*, pour lesquels ce phénomène peut s'expliquer par les modifications signalées précédemment (diminution de D_j/D_e , augmentation de la taille des pontes) qui s'accompagnent vraisemblablement d'une augmentation du taux de natalité (Gras et Saint-Jean, 1978).

1-2 - Evaluation de la production.

1-2-1 - Méthodes.

Chez les Cladocères, la production a été calculée d'après la formule : $P = bB$, où B est la biomasse exprimée en mg de poids sec par m^3 , et b le taux de natalité de la population exprimé par la relation :

$$b = \frac{1}{De} \ln \left(1 + \frac{N_E}{N_T} \right),$$

De étant la durée, en jours, du développement embryonnaire et $\frac{N_E}{N_T}$ le rapport entre le nombre d'embryons et d'individus libres

(N_T , effectif total) dénombrés dans l'échantillon de la population considérée.

Chez les Copépodes, la formule est :

$$P = \sum \frac{\Delta Wi}{Di} \cdot Ni + \frac{W \cdot N}{De}$$

Production des stades naupliens et copépodites	+	Production des adultes sous forme d'oeufs
--	---	---

ΔWi est l'accroissement de poids au cours du stade i , de durée Di et d'effectif Ni ,

W est le poids des oeufs d'effectif N .

1-2-2 - Résultats.

La production journalière et le taux de production journalier (P/\bar{B}) ont été calculés à partir de prélèvements réalisés au cours d'une période de plusieurs jours et à différentes dates (et températures) dans trois stations toutes situées dans l'Archipel-Est du lac (tabl. 7).

On notera que le taux de production diffère très sensiblement selon les espèces, l'écart le plus élevé étant observé en janvier 1973, où le taux de production de *Moina* est 20 (Tchongolerom) ou 27 fois (Tchongolerom-Melia) plus élevé que celui des Diaptomides. Le classement des espèces par taux de production décroissant s'établit ainsi :

- 1) *Moina* $0,27 < P/B < 0,87$
- 2) *Diaphanosoma* $0,16 < P/B < 0,50$
- Bosmina* }
 Daphnia }
- 3) *Cyclopides* $0,10 < P/B < 0,27$
- 4) *Diaptomides* $0,01 < P/B < 0,07$

D'autre part, la production se répartit inégalement entre les différents stades de développement, reflétant la répartition des biomasses, et les variations du taux de production selon les stades (tabl. 8). En raison de leur faible taux de production (compris entre 0,003 et 0,033), les adultes de Copépodes qui représentent ainsi un fort pourcentage de la biomasse, ne fournissent qu'un pourcentage peu important (20 à 50 % pour

	Date	Température moyenne en °C		Cladocères				Cladocères (total)	Diaptomides (total)	Cyclopidés (total)	Total
				M.m.	D.e.	B.l.	D.				
Melia	mars-avril 1968	24,5	B	22,8	18,6	90,0	9,7	141,1	186	65	392
			Pj	10,8	5,3	18,3	2,0	36,4	13,1	7,3	56,8
			P/B	0,47	0,28	0,20	0,21	0,26	0,07	0,11	0,15
Tchongolerom	mai 1972	29,5	B	17,4	30,8	3,4	0	52	236	77	365
			Pj	12,0	9,1	1,2	0	22,3	17,1	16,9	55,4
			P/B	0,69	0,30	0,34		0,43	0,07	0,22	0,15
Tchongolerom	juin 1972	30,4	B	17,9	29,6	0,3	0	48	149	41	238
			Pj	16,3	14,7	0,1	0	31,1	10,5	9,5	51,1
			P/B	0,86	0,50	0,35		0,64	0,07	0,23	0,21
Tchongolerom	août 1972	28,6	B	28,5	34,3	ε		63	142	16	221
			Pj	22,9	16,3	-	0	39,2	9,9	4,0	53,1
			P/B	0,80	0,48	-	-	0,63	0,07	0,24	0,24
Tchongolerom	janvier-février 1973	19,1	B	10,5	4,2	2,0	0	16,8	139	43,6	200
			Pj	4,2	0,8	0,5		5,5	2,7	4,3	12,5
			P/B	0,40	0,19	0,26		0,33	0,02	0,10	0,06
Tchongolerom	mars-avril 1973	25,6	B	6,1	3,3			9,4	58	179	246
			Pj	5,3	1,3	0	0	6,6	3,1	35,7	45,4
			P/B	0,87	0,41			0,70	0,05	0,20	0,18
Tchongolerom-Melia	août 1972	28,6	B	22,9	30,4	ε	3,6	57	100	22	179
			Pj	14,7	12,0	0	1,2	27,9	6,0	5,6	39,5
			P/B	0,64	0,40		0,33	0,49	0,06	0,26	0,22
Tchongolerom-Melia	janvier-février 1973	19,1	B	26,7	3,6	5,1		35	76	101	212
			Pj	7,3	0,6	1,1	0	9,0	0,8	12,9	22,7
			P/B	0,27	0,16	0,21		0,25	0,01	0,13	0,11
Tchongolerom-Melia	mars-avril 1973	25,6	B	42,1	10,2		0,3	53	112	246	411
			Pj	28,3	3,2	0	0	31,5	6,7	60,6	98,8
			P/B	0,67	0,31			0,60	0,06	0,25	0,24

Tableau 7 - Biomasse moyenne (\bar{B} en mg de poids sec/m³) production journalière moyenne (Pj en mg de poids sec/m³) et rapport P/B journalier du zooplancton à différentes périodes dans 3 stations de l'archipel est. M.m. : *Moina micrura* ; D.e. : *Diaphanosoma excisum* ; B.l. : *Bosmina longirostris* ; D. : *Daphnia*.

les Diaptomides et 5 à 10 % pour les Cyclopidés) de la production de leurs populations. Une grande variabilité explicitée par ailleurs (Gras et Saint-Jean, en préparation) apparaît dans ces répartitions particulièrement chez les Diaptomides. L'examen de la répartition au niveau des 5 stades copépodites révèle une nette différence entre *Mesocyclops leuckarti* et *Thermocyclops neglectus*, les 2-3 premiers stades, en raison de leur plus grande abondance, fournissant un pourcentage de la production sensiblement plus élevé chez *Mesocyclops* (fig. 3).

La production et le taux de production ont été exprimés pour une unité de temps variable, directement fonction de la température, de manière à les rendre indépendants de ce facteur. L'unité est la durée D_e du développement embryonnaire dans le cas des populations, et une unité U combinant les valeurs de D_e des différentes espèces en ce qui concerne le peuplement (voir Gras et Saint-Jean, en préparation). Cette expression montre (fig. 4) que le taux de production du peuplement reste du même ordre de grandeur dans les différentes séries d'observations, variant de 0,18 (mai 1972 Tchongolerom) à 0,38 (mars 1973 à Tchongolerom-Melia). Le principal facteur de variation de ce taux est l'abondance respective des Diaptomides (taux de production minimum) et des Cladocères, de *Moïna* notamment (taux maximum).

La production des populations et du peuplement a également été évaluée en période de hautes eaux pour un cycle annuel (1964-65) dans l'Archipel Est, et pour l'ensemble du lac en saison froide (février-mars 1971), en adoptant les taux de production observés à Melia en mars-avril 1968 (tabl. 9 et 10).

Pour les 3 grands groupes (Cladocères, Diaptomides, Cyclopidés) comme pour le peuplement (fig. 5), les taux de production sont naturellement minimum en saison froide. La variation au cours de l'année est régulière et d'amplitude relativement faible, le rapport entre maximum et minimum n'atteignant que la valeur 2,45 ($0,27/0,11$). Par ailleurs, la répartition spatiale à l'échelle lacustre est relativement peu hétérogène si l'on considère chaque grande région séparément, à l'image de la répartition des biomasses observée en 1971. Les taux de production sont du même ordre de grandeur partout, mais la production (par m^3), comme la biomasse, est nettement inférieure dans les eaux libres du sud que dans le reste du lac (tabl. 10).

Si l'on applique aux valeurs de biomasse de 1971 le taux de production annuel du peuplement observé en 1964-65 pour une température moyenne de $26,2^\circ C$, soit 63,7 (tabl. 9), les trois grandes régions naturelles du lac ont les productions suivantes :

- 732 kg/ha/an (poids sec) pour la Cuvette Nord ;
- 478 kg/ha/an pour l'Archipel Sud et la Grande Barrière ;
- 159 kg/ha/an pour les Eaux Libres du Sud.

Pour l'ensemble du lac, soit approximativement $18.000 km^2$, la production annuelle en période de Tchad normal peut ainsi être estimée en poids sec à 860.000 tonnes, soit une moyenne de 474 kg/ha.

1-2-3 - Evolution interannuelle.

En reprenant les évaluations de la production réalisées de 1968 à 1973, on observe, chez les Cladocères, une augmentation du taux de production par unité D_e de 1968 à mars 1973, particulièrement chez *Moïna* dans la station de Tchongolerom. Chez les Diaptomides, il y aurait stabi-

		Diaptomides					Cyclopidés			
		P _N (% P _T)	P _C (%)	P _A (%)	P _{AE} (mg)	P _T (mg)	P _N (% P _T)	P _C (%)	P _{AE} (%)	P _T (mg)
		B _N (% B _T)	B _C (%)	B _A (%)		B _T (mg)	B _N (% B _T)	B _C (%)	B _A (%)	B _T (mg)
Melia	mars-avril 1968 (n = 16)	29,9 8,5	49,5 27,8	20,7 63,7	2,2	25,9 185,5		88,6 16,3	11,3 40,9	
	mai 1972 (n = 5)	13,4 2,2	59,6 19,7	27,0 78,1	3,0	25,5 236,0	26,9 13,2	67,3 31,2	5,8 55,6	19,6 77,3
Tchongolero	juin 1972 (n = 2)	18,7 2,8	49,9 14,4	31,4 82,8	2,1	15,0 149,4	30,3 15,7	61,8 27,4	7,9 56,9	10,4 40,9
	août 1972 (n = 5)	17,8 2,3	54,7 18,2	27,4 79,5	2,1	15,6 142,2				
	janvier-février 1973 (n = 8)	2,7 0,3	42,7 7,5	54,6 92,2	4,3	11,1 139,3	13,4 4,8	75,0 23,9	11,6 71,3	12,4 43,6
	mars-avril 1973 (n = 8)	9,5 1,2	46,3 10,7	44,2 88,1	1,6	6,2 58,2	33,1 12,8	55,7 19,4	11,2 67,8	55,2 178,6
Tchongolero-Melia	août 1972 (n = 5)	12,2 2,1	69,8 29,9	18,0 68,0	0,7	9,7 99,5				
	janvier-février 1973 (n = 8)	18 0,8	50,0 5,7	32,0 93,5	0,4	2,5 75,6	18,7 8,6	78,0 31,9	3,3 59,5	3,3 101,3
	mars-avril 1973 (n = 8)	18,5 2,9	39,2 10,8	42,3 86,3	4,2	14,5 112,0	36,4 14,8	57,2 24,3	6,4 60,9	97,2 245,9

Tableau 8 - Répartition de la production et de la biomasse entre les nauplies (N), les copépodites (C) et les adultes (A) chez les Diaptomides et les Cyclopidés dans les populations échantillonnées en 1968, 1972 et 1973. Production exprimée en mg/m³.

		1964						1965						P annuelle	\bar{B}	P/ \bar{B} annuel
		07	08	09	10	11	12	01	02	03	04	05	06			
<i>Moina micrura</i>	P/j	13,9	9,1	10,2	5,3	9,3	4,4	2,4	3,2	6,1	20,4	11,7	2,5	3 148,1	16,5	190,8
<i>Diaphanosoma excisum</i>	P/j	5,5	6,4	15,3	10,9	13,1	3,9	1,3	1,7	8,1	11,0	18,7	10,7	3 242,4	27,5	117,9
<i>Bosmina longirostris</i>	P/j	5,7	3,4	1,6	6,7	7,2	3,6	5,7	10,5	5,3	11,4	5,4	3,3	2 123,1	29,6	71,7
<i>Daphnia</i>	P/j	0,2	1,3	1,5	4,9	5,9	6,2	10,2	16,2	10,2	10,7	1,4	0,4	2 101,8	27,8	75,6
<i>Ceriodaphnia</i>	P/j	19,1	15,2	11,8	13,9	4,9	9,9	3,4	1,4	1,1	15,1	11,8	7,3	3 494,9	23,1	151,3
Cladocères (total)	\bar{B}	99,7	84,7	94,1	114,1	137,0	126,5	136,2	182,5	122,2	199,1	130,5	67,5	14 110,3	124,5	113,3
	P/j	44,4	35,4	40,4	41,7	40,4	28,0	23,0	33,0	30,8	68,6	49,0	29,2			
	P/ \bar{B}	0,44	0,42	0,43	0,37	0,29	0,22	0,17	0,18	0,25	0,34	0,38	0,43			
Diaptomides (total)	\bar{B}	101,4	110,8	138,6	220,3	224,1	108,1	83,7	60,6	118,1	238,0	273,2	145,6	3 504,0	151,9	23,1
	P	9,2	8,6	9,7	15,2	13,3	4,3	2,3	2,0	6,4	14,3	17,7	12,2			
	P/ \bar{B}	0,09	0,08	0,07	0,07	0,06	0,04	0,03	0,03	0,05	0,06	0,07	0,08			
Cyclopides (total)	\bar{B}	41,0	39,2	44,9	55,9	79,6	41,3	58,7	53,6	73,6	77,4	73,4	38,4	3 580	56,4	63,5
	P	10,5	7,9	9,2	13,7	10,4	5,8	6,5	6,3	11,9	10,6	14,2	10,7			
	P/ \bar{B}	0,26	0,20	0,20	0,25	0,13	0,14	0,11	0,12	0,16	0,14	0,19	0,28			
Total des productions P/ \bar{B} moyen journalier	\bar{B}	242,1	234,7	277,6	390,3	440,7	275,9	278,6	296,6	313,9	514,5	477,1	251,5	21 194,3	332,8	63,7
	P	64,1	51,9	59,3	70,6	64,1	38,1	31,8	41,3	49,1	93,5	80,9	52,1			
	P/ \bar{B}	0,27	0,22	0,21	0,18	0,15	0,14	0,11	0,14	0,16	0,18	0,17	0,21			
Température en °C		29,3	28,4	28,8	28,5	25,6	22,2	20,8	21,8	24,5	27,0	27,6	29,9	température moyenne ann.		26,2

Tableau 9 - Valeurs mensuelles de la production journalière, de la biomasse et du taux de production en 1964-1965 dans la partie centrale de l'Archipel de la cuvette sud (moyennes de 5 stations).

	Eaux libres sud		Eaux libres et Archipel nord				Archipel et Ilots bancs sud				
	A (10)	B (10)	C (10)	D (10)	E (10)	F (10)	G (10)	H (9)	I (10)	J (5)	K (2)
<i>M. micrura</i>	4,5	1,4	2,4	0,7	0,2	1,5	7,6	1,2	18,5	17,8	9,2
<i>D. excisum</i>	2,0	1,1	1,8	0,1	0,2	1,5	4,4	3,9	16,5	15,1	6,7
<i>B. longirostris</i>	1,0	0,7	8,6	4,6	3,3	11,7	10,8	19,6	9,6	4,0	13,6
<i>Daphnia</i>	1,3	0,3	2,9	15,8	12,6	15,2	4,4	0,1	4,6	3,6	29,3
<i>Ceriodaphnia</i>	0,2	+	0	0	1,0	0	+	0	2,0	5,2	0
N. Cyclopides	0,8	0,8	1,1	1,0	1,2	1,0	1,5	1,8	2,4	1,7	1,2
C. Cyclopides	4,5	2,3	4,5	6,0	5,9	4,7	3,7	6,7	8,0	7,2	6,3
A. Cyclopides	0,1	0,3	0,5	0,4	0,4	0,4	0,5	0,8	0,8	0,4	0,7
N. Diaptomides	0,3	0,1	0,2	0,2	0,7	0,3	0,7	1,1	0,6	0,3	1,0
C. Diaptomides	1,4	2,2	1,9	0,8	3,5	0,6	1,3	1,5	2,3	3,1	1,5
A. Diaptomides	0,2	0,4	0,7	0,4	1,3	0,3	0,7	0,7	0,7	0,8	0,6
Cladocères	9,0	3,5	15,7	21,2	17,3	29,9	27,2	24,8	51,2	45,7	59,0
Cyclopides	5,4	3,4	6,1	7,4	7,5	6,1	5,7	9,3	11,2	9,3	8,2
Diaptomides	1,9	2,7	2,8	1,4	5,5	1,2	2,7	3,3	3,6	4,2	3,1
Total (Pj/m ³)	16,3	9,6	24,6	30,0	30,3	37,2	35,6	37,4	66,0	59,2	70,3
EP/EB	0,18	0,10	0,13	0,16	0,11	0,17	0,15	0,14	0,18	0,19	0,18

Tableau 10 - Moyenne par zone (A, B, ...) de la production journalière du zooplancton (en mg/m³) et rapport EPj/EB calculés pour une température de 22° C dans les différentes régions du lac échantillonnées en février-mars 1971. Voir texte. N : nauplies ; C : copépodites ; A : adultes.

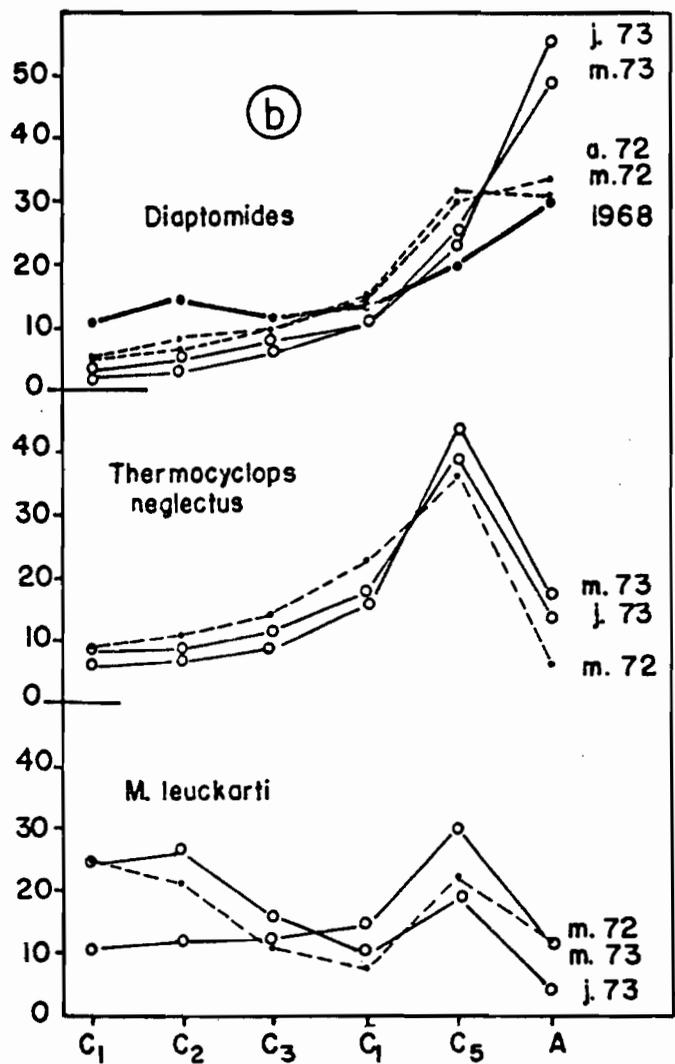
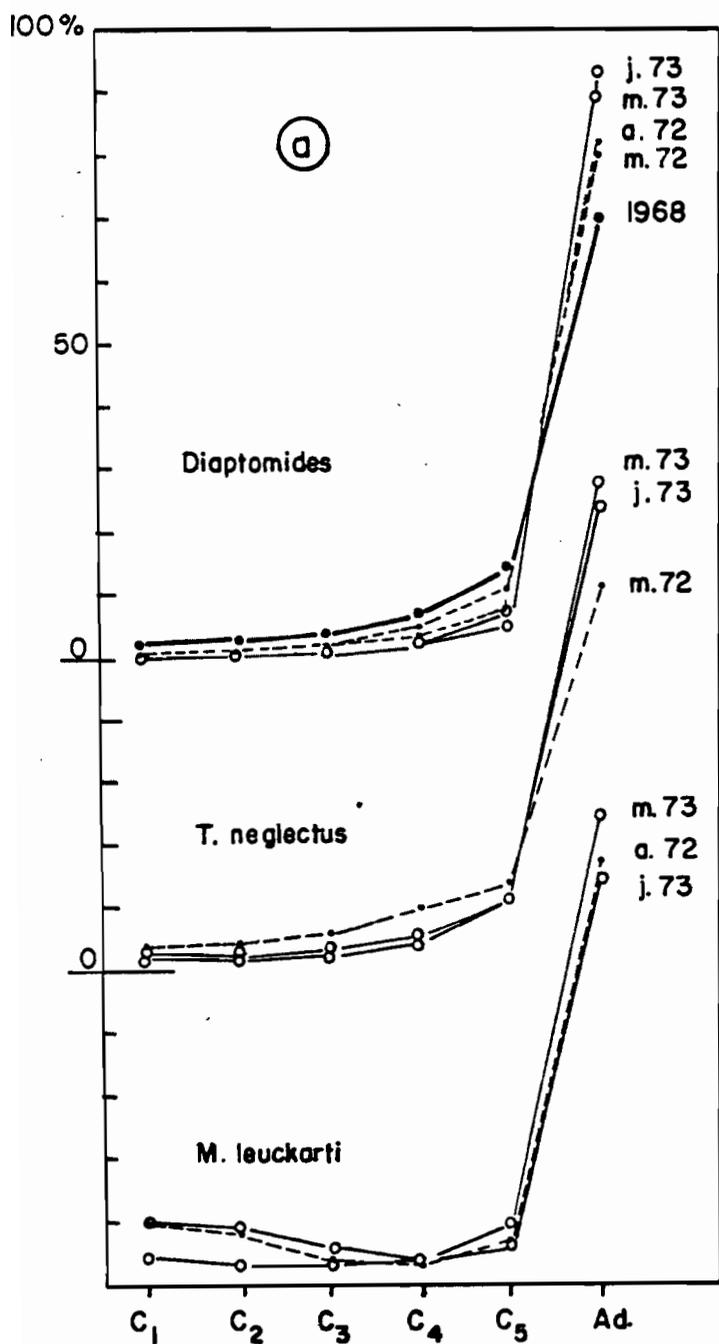


Figure 3 - Répartition de la biomasse (a) et de la production (b) suivant les stades de développement chez les Copépodes en 1968 et dans les séries de mai (m) et août (a) et janvier-février (j) et mars-avril (m) 1973 à Tchongolom.

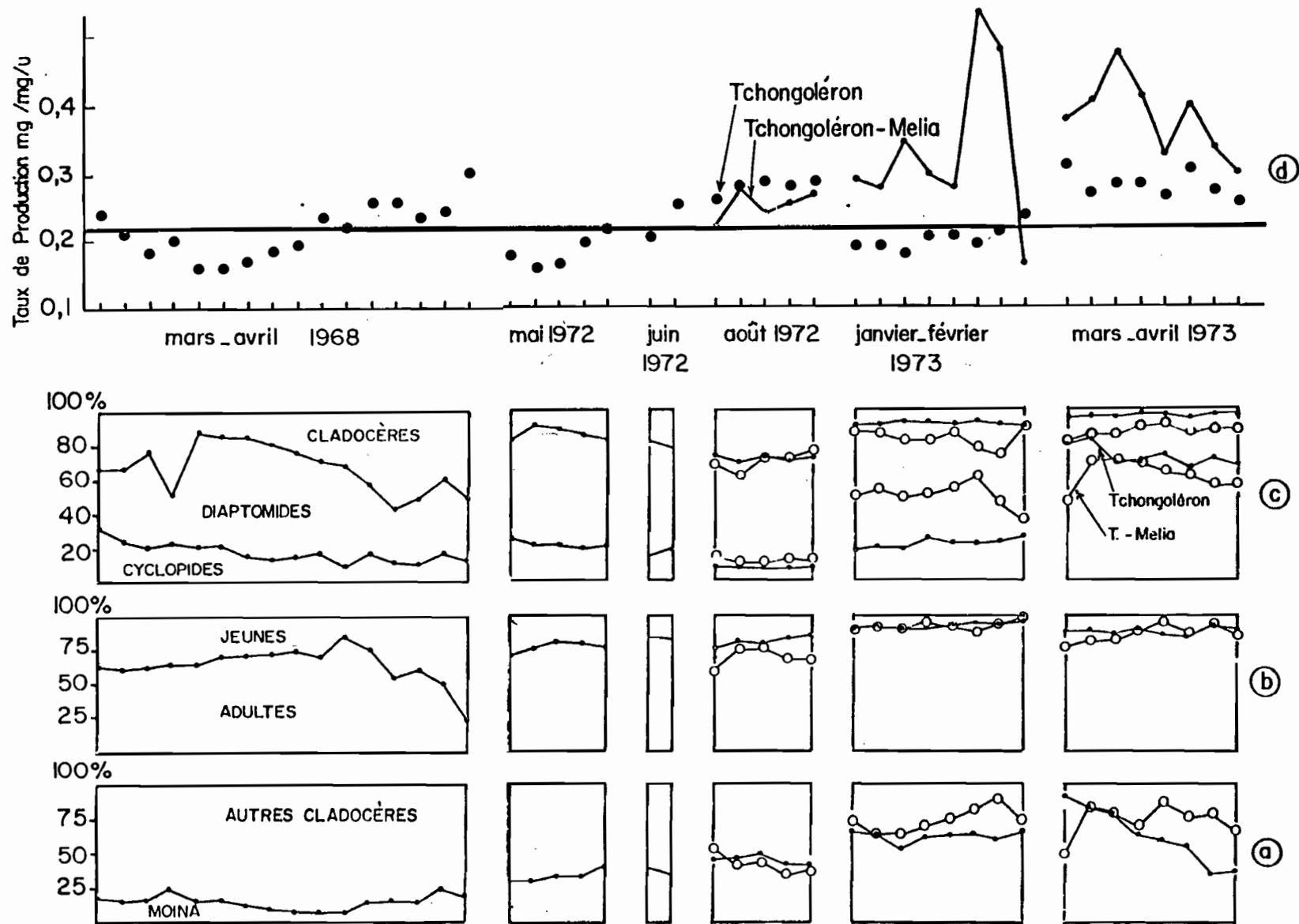


Figure 4 - Variations du taux de production du peuplement par unité de temps U (d), de sa composition pondérale (a et c) et de la structure en poids jeunes-adultes (b) des Diaptomides dans les différentes séries d'échantillonnage de 1968, 1972, 1973.

lité de ce taux autour d'une valeur moyenne de 0,10. Chez les Cyclopidés on note, comme chez les Cladocères, une nette augmentation du taux. Parallèlement, dans les 3 groupes, on note une augmentation de la fécondité des femelles (N_F/N_F) et (probablement) une diminution de la durée du développement juvénile, qui tendent à faire augmenter le taux de production, et une augmentation de la proportion des adultes qui tend, tout au moins chez les Copépodes, à faire baisser ce taux. L'augmentation de la fécondité et l'accélération du développement observés en 1973 résulteraient d'une amélioration des conditions de nutrition. Comme on l'a vu, les conséquences de ces modifications diffèrent selon les populations : augmentation du taux de production chez les Cladocères et les Cyclopidés, stabilité pour les Diptomides. Il est intéressant de noter (fig. 6) que l'augmentation est la plus nette chez les espèces (*Moina*, puis *Diaphanosoma* et Cyclopidés) où l'accroissement de la proportion en poids des adultes est la plus faible, et qu'il y a stabilité chez les Diptomides où la proportion des adultes et cette augmentation sont les plus forts.

Un certain nombre de raisons (Gras et Saint-Jean, en préparation) permettent de penser que les variations précédentes représentent en fait une évolution consécutive à la baisse de niveau précédant l'assèchement du lac. Cette évolution s'inscrit dans le cadre de changements significatifs dans la composition du peuplement, et concerne seulement la région de l'Archipel Est du lac. Les changements de composition entre les périodes de hautes et de basses eaux sont :

- une forte diminution de la biomasse des Cladocères qui correspond en fait à la quasi-disparition des genres *Daphnia* et *Bosmina* : celle-ci, qui était de l'ordre de 130 mg/m^3 (37 % du total) en hautes eaux, n'est plus que de 40 mg (16,6 %) en 1972-1973 ;
- le remplacement au cours de la période 1972-73 de *Tropodiptomus*, dominant aux hautes eaux, par *Thermodiptomus*, qui reste seul présent en mars 1973, puis l'effacement accéléré de ce groupe qui survient juste avant l'assèchement - Les Diptomides qui représentaient 45 % en moyenne de la biomasse en période de hautes eaux, n'en constituent plus que le quart en mars 1973, et ont disparu après la période d'assèchement ;
- une augmentation de l'importance des Cyclopidés, plus exactement de *Thermocyclops*.

En ce qui concerne les Cladocères, tout se passe comme si la biomasse de ce groupe avait été amputée de la biomasse des genres disparus : *Daphnia-Bosmina*. Les espèces qui subsistent, *Moina* et *Diaphanosoma*, maintiennent en effet approximativement leur biomasse, ne remplaçant pas le vide laissé par les précédentes. Aux basses eaux, seules subsistent donc les espèces les plus productives, dont on voit par ailleurs le taux de production augmenter. On peut considérer qu'il se produit le même phénomène chez les Copépodes avec la baisse des Diptomides et l'augmentation d'abondance des *Thermocyclops*. Au total, on aboutit à la relative stabilité du taux de production du peuplement que nous avons déjà signalée.

Les changements ci-dessus de la composition du peuplement conduisent à distinguer deux états du point de vue de la production, dans cette région du lac. Pendant la période de hautes eaux et jusqu'en 1972, un état où prédominent les Cladocères, qui représentent 35 à 40 % de la biomasse et les 2/3 de la production, et un état, correspondant aux basses eaux, où ils ne fournissent que 40 % environ de la production, soit un pourcentage voisin de celui des Cyclopidés, dont l'importance s'est accrue.

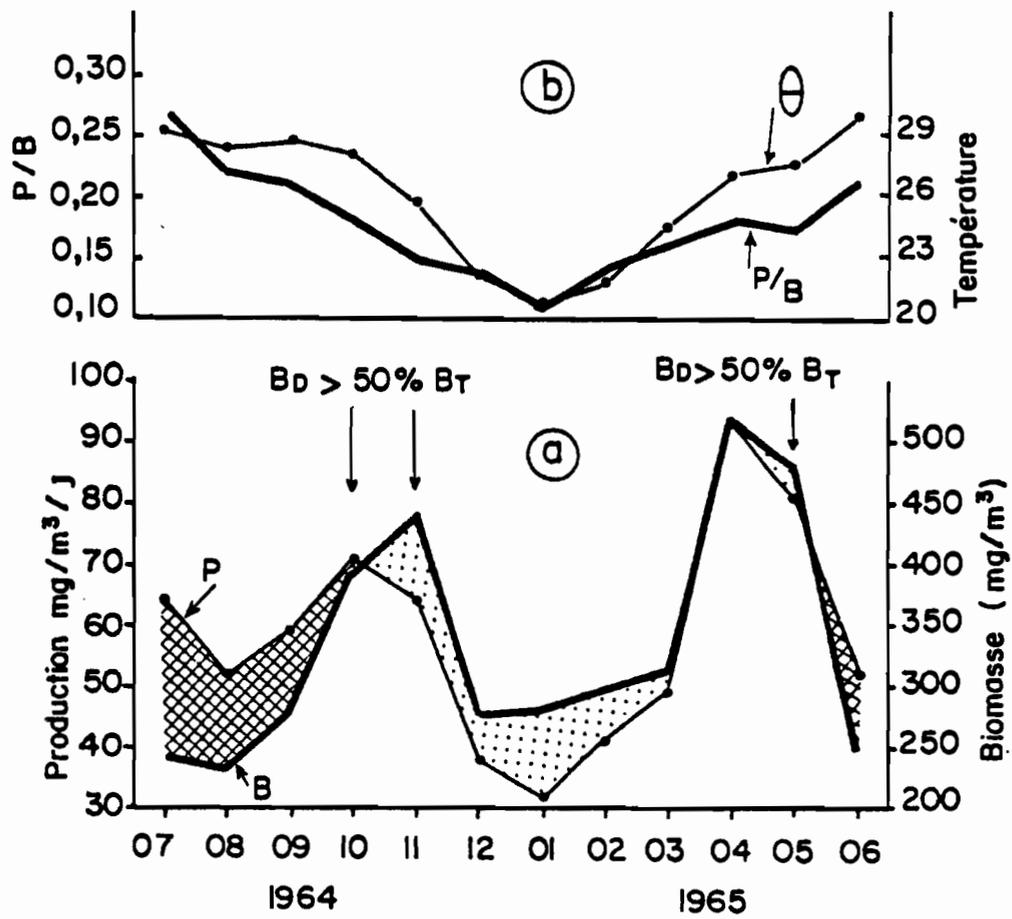


Figure 5 - Variations de la biomasse (B), de la production (P) et du taux de production (P/B) en 1964-1965 dans l'Archipel est.
 B_D : biomasse de Diaptomides ; B_T : biomasse totale

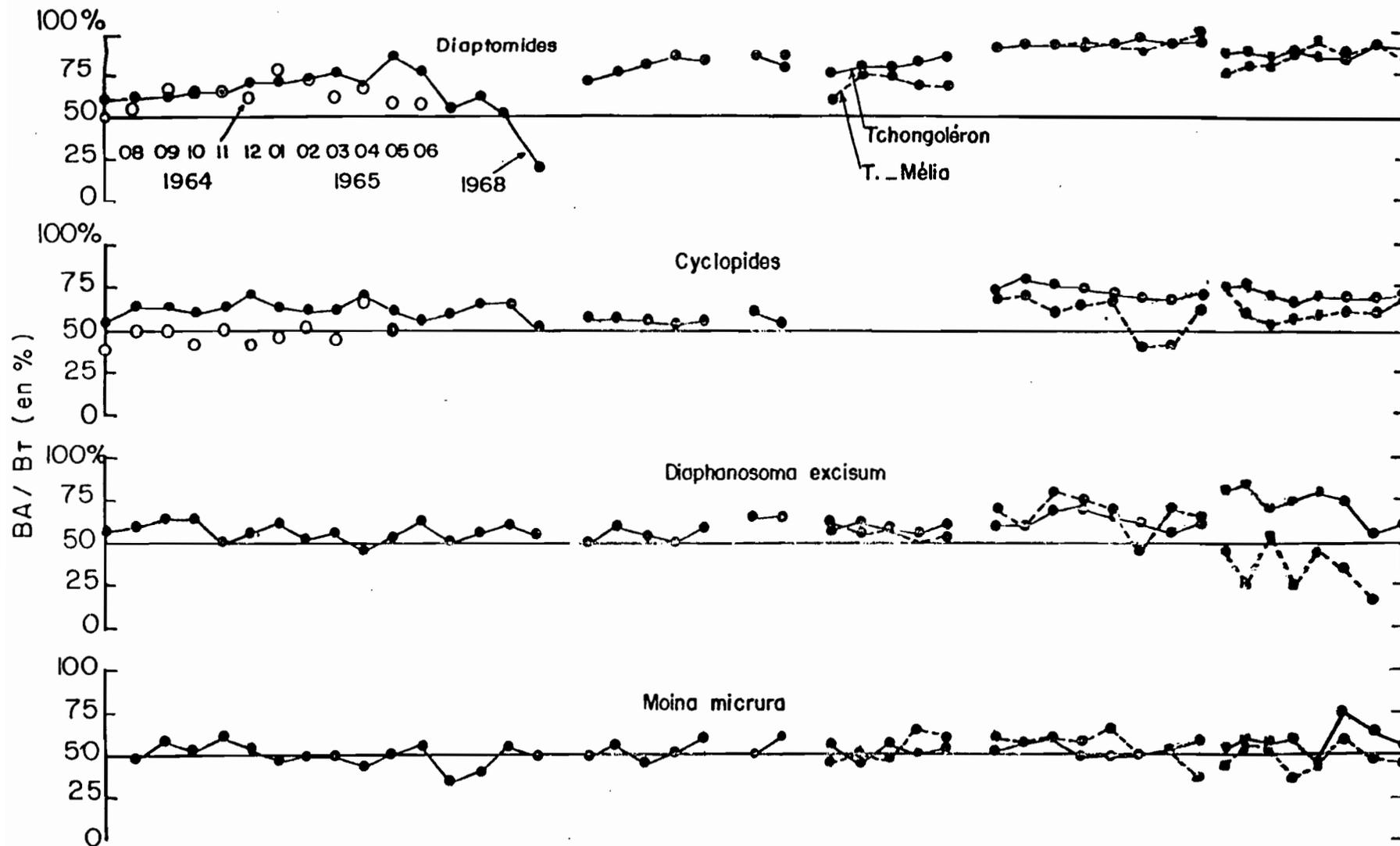


Figure 6 - Variations de pourcentage en poids d'adultes de 4 populations ou groupes d'espèces en 1968, 1972 et 1973, ainsi qu'en 1964-1965 (cercles).

2 - Benthos

2-1 - Aspects de la biologie des principales espèces et structures démographiques des peuplements.

L'étude de la biologie des espèces et de l'évolution saisonnière de leur structure démographique sont des préalables à toute estimation de la production des populations naturelles par les méthodes classiques. Pour la faune benthique du lac Tchad, les observations ont porté principalement sur les mollusques (Lévêque, 1973 a). On possède également quelques informations pour les Chironomides (Dejoux, 1976) et les oligochètes (Dejoux, Lauzanne, Lévêque, 1969).

2-1-1 - Mollusques.

Des prélèvements quantitatifs ont été réalisés au cours d'un cycle annuel dans différents biotopes de trois localités situées sur le lac (Bol, Samia, Baga Kawa), ainsi qu'au delta du Chari (fig. 7). Pour les principales espèces, la structure en taille de la population a été déterminée lors de chaque prélèvement (dimensions retenues : hauteur de la coquille pour les Prosobranches et longueur pour les Lamellibranches). L'analyse de ces structures démographiques a permis de dégager un certain nombre d'informations sur la biologie des espèces. Elles ont été complétées par des observations effectuées dans des élevages *in situ* qui ont été réalisés dans des caisses contenant du sédiment préalablement tamisé, recouvertes d'un grillage moustiquaire, et immergées sur le fond. Des individus d'un mode de taille déterminé, introduits dans ces élevages, étaient ensuite mesurés à intervalles plus ou moins réguliers (Lévêque, 1971).

Chez *Corbicula africana* il existe un cycle saisonnier de reproduction qui a été mis en évidence par l'examen des structures en taille dans différentes stations (Lévêque, 1973). Cependant l'apparition des jeunes dans le peuplement se produit au début (Bol) ou à la fin de la saison fraîche (Samia, delta du Chari) selon les localités, et la saison de reproduction dure plusieurs mois. La longévité paraît être comprise entre 1 et 2 ans dans les conditions lacustres habituelles, mais peut être bien supérieure dans certains milieux particuliers. C'est ainsi qu'au delta du Chari on a pu suivre la croissance d'une cohorte âgée d'un an en décembre 1967, jusqu'à l'âge d'environ trois ans en 1969, les plus gros individus atteignant 20 mm. Des *Corbicula* de taille bien supérieure encore ont été récoltés dans un marigot en voie d'assèchement, non loin du delta du Chari en 1965. Nous ignorons les raisons qui limitent la longévité et la croissance des *Corbicula* dans le lac.

Bellamyia unicolor est vivipare et les sexes sont séparés. A la naissance, les jeunes qui ont séjourné dans la partie distale élargie de l'utérus font environ 3 mm. Certains aspects de la biologie de cette espèce ont été étudiés par des élevages *in situ*. C'est ainsi qu'on a pu suivre la croissance et préciser l'âge à la première reproduction (fig. 8) qui est d'environ deux mois et demi en saison chaude (28-30° C) et trois mois et demi en saison fraîche (20° C). Les courbes de survie (fig. 9) montrent que la longévité maximale est de 15 mois, 50 % des individus disparaissant entre 5 et 7 mois. La reproduction est continue, mais la fécondité suit un cycle saisonnier avec un maximum en saison chaude et un minimum en saison fraîche. Le nombre des naissances dans les élevages exprimé par individu adulte (sexes mélangés) et par mois, varie entre

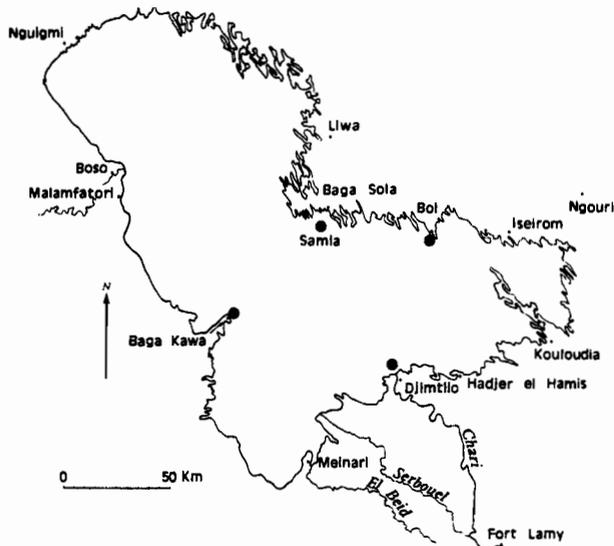


Figure 7 - Emplacements des stations d'étude de la production des mollusques benthiques.

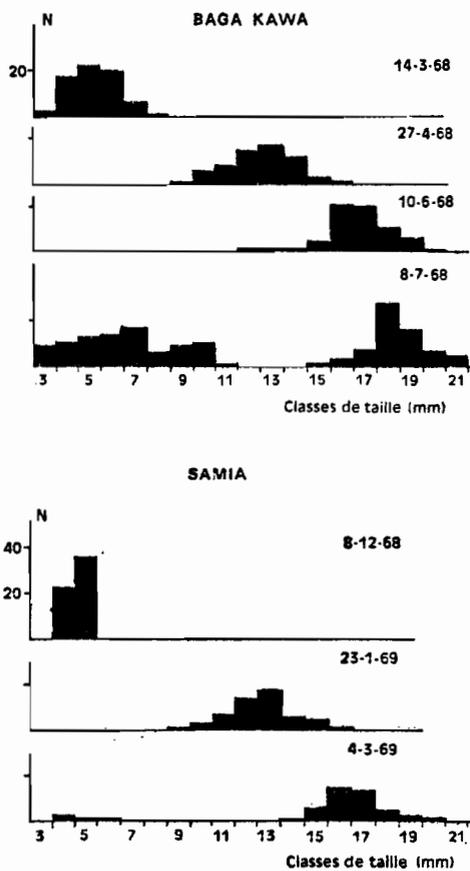


Figure 8 - *Bellamyia unicolor* : évolution des structures en taille dans les élevages *in situ* montrant la croissance et l'apparition des premières naissances.

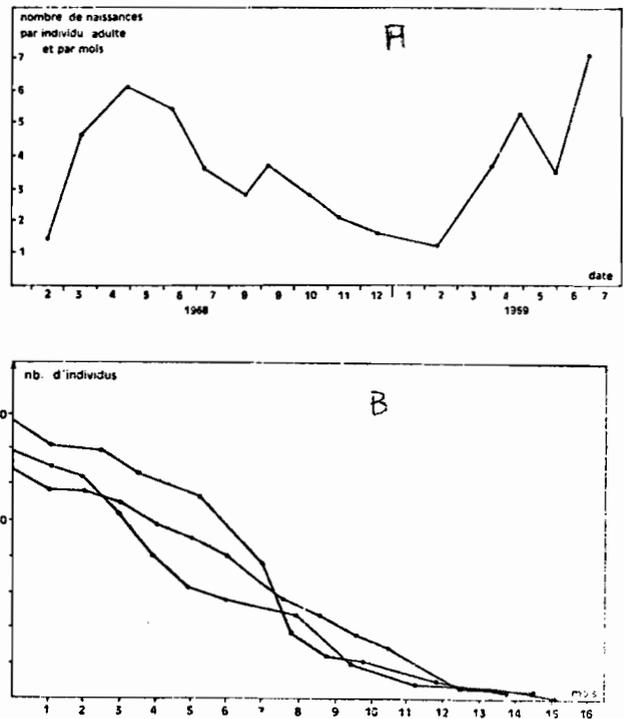


Figure 9 - *Bellamyia unicolor* en élevages *in situ* à Bol. A : nombre de naissances par individu adulte et par mois au cours de l'année ; B : courbes de survie de trois cohortes.

7 et 1,5 (fig. 9). Dans les structures en taille des populations naturelles, on observe généralement un mode d'adulte et un mode de jeunes nettement distinct tout au long de l'année, ce qui suppose une forte mortalité chez ces derniers, étant donné que le recrutement est continu.

On possède peu d'informations pour *Cleopatra bulimoides*. L'examen des structures démographiques montre cependant que la reproduction peut avoir lieu toute l'année avec des maximums à des époques variables selon les stations. La taille adulte étant atteinte 3 à 4 mois après la naissance en élevage, on peut donc supposer, par assimilation à *B. unicolor*, que la première reproduction intervient environ 3 mois après la naissance. La longévité maximale semble être comprise entre 1 et 2 ans. Les plus grandes tailles observées sont de 14-15 mm.

Melania tuberculata est réputée ovovivipare et parthénogénétique (Morrison, 1954). D'après les structures démographiques, la reproduction a lieu toute l'année avec cependant un fort ralentissement en saison fraîche. En élevage, la première reproduction intervient environ deux mois et demi après la naissance, pour une taille de 9 à 10 mm. La taille maximale est de 17 à 18 mm dans les conditions générales du lac Tchad, mais tout comme pour les *Corbicula*, la croissance peut se poursuivre au-delà dans certaines conditions, et des individus de 20 à 30 mm ont été récoltés dans quelques endroits du lac en eau peu profonde.

On peut constater à l'examen des structures démographiques que les jeunes Prosobranches, à de rares exceptions près, sont généralement peu nombreux par rapport aux adultes dans les populations naturelles, bien que la reproduction soit continue chez ces espèces. Cette anomalie ne peut s'expliquer que par une mortalité très importante après la naissance, dont l'une des raisons paraît être la prédation par les poissons. En effet, Lauzanne (1975) a comparé les tailles des mollusques prélevés dans le milieu naturel à celles des mollusques contenus dans les estomacs de trois poissons malacophages des eaux libres de l'est : *Synodontis schall*, *Synodontis clarias*, *Hyperopisus bebe*. Il apparaît (fig. 10) que les trois espèces de poissons ont un comportement semblable et que leur prédation s'effectue essentiellement sur les jeunes individus. Le phénomène est cependant un peu moins net chez les *Corbicula* dont les jeunes sont relativement moins consommés que les jeunes Prosobranches.

Dans les eaux libres de l'est où ces poissons malacophages sont bien représentés, puisqu'ils constituent environ 7 % du poids total des prises aux filets maillants en 1970, la prédation sur les jeunes mollusques doit être quantitativement importante et joue un rôle primordial dans la dynamique des peuplements malacologiques. Ce phénomène se produit bien entendu sur l'ensemble du lac et peut expliquer la faible proportion des jeunes mollusques dans les peuplements. En effet, Lauzanne (1975) estime que *S. schall* consomme environ 200 mollusques par jour, et *S. clarias* environ une centaine.

Il était souvent difficile d'estimer la croissance des mollusques par le simple examen des structures en taille, d'autant que la reproduction est continue ou pour le moins étalée dans le temps. Nous avons donc eu recours aux élevages *in situ* pour établir les courbes de croissance et les paramètres de l'équation de von Bertalanffy ont été calculés par la méthode des accroissements instantanés à partir des résultats ainsi obtenus (tabl. 11).

On a pu observer, par comparaison des courbes de croissance d'une même espèce dans diverses stations, que les conditions écologiques ambiantes

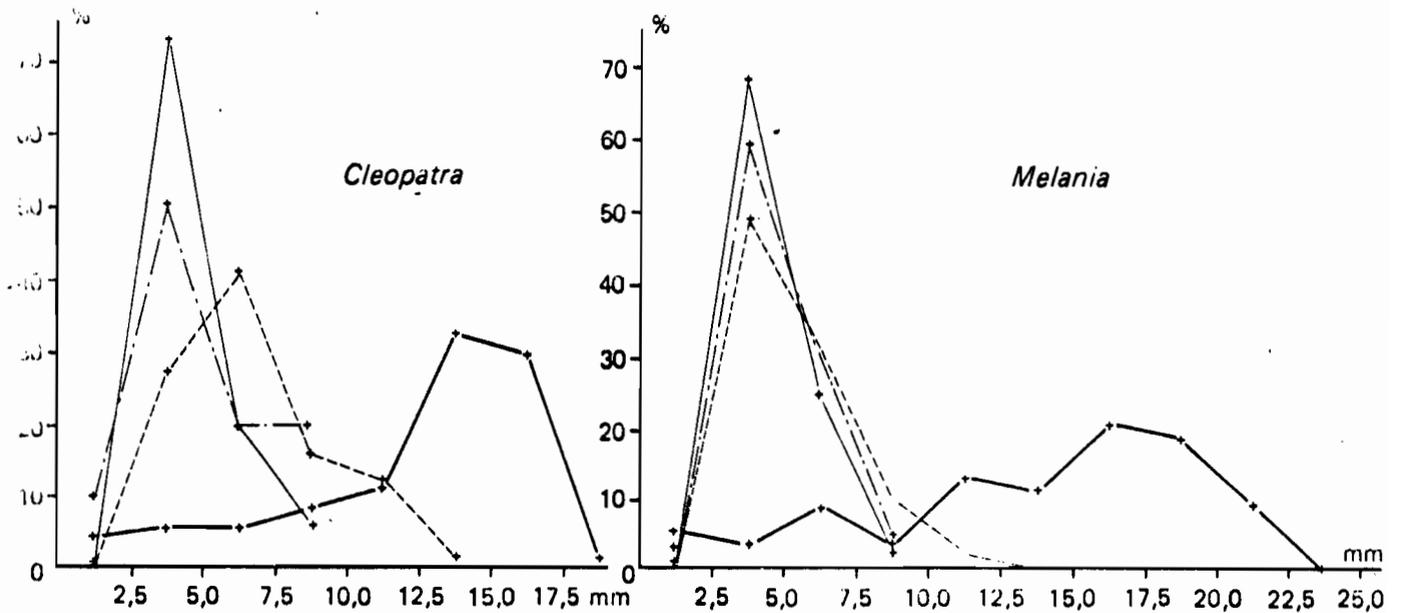


Figure 10 - Distribution des classes de longueur de deux espèces de mollusques benthiques consommées par les poissons : pour la population benthique (traits épais) et pour les individus présents dans les estomacs de *Synodontis clarias* (traits fins), *Synodontis schall* (tirets) et *Hyperopisus bebe* (tirets-points).

	K	L^∞ (mm)
<i>Corbicula africana</i>		
- Bol	0,221	10
- Baga Kawa	0,115	14,2
- delta du Chari	0,127	13,9
<i>Caelatura aegyptiaca</i>		
- Bol	0,152	26,8
- Baga Kawa	0,114	33,8
<i>Caelatura teretiuscula</i>		
- Bol	0,159	28,1
<i>Mutela rostrata</i>		
- Bol	0,179	59,3
<i>Mutela dubia</i>		
	0,129	76,4
<i>Cleopatra bulimoides</i>		
- Baga Kawa	0,920	11,6
- Samia	0,624	12,1
<i>Melania tuberculata</i>		
- Baga Kawa	0,307	15,9
<i>Bellamyia unicolor</i>		
- Bol	0,969	19,5

Tableau 11 - Croissance des mollusques benthiques du lac Tchad : valeurs des paramètres K et L^∞ de l'équation de von Bertalanffy pour les principales espèces dans différentes stations.

avaient une influence sur la vitesse de croissance et sur les tailles maximales atteintes. C'est le cas en particulier pour *Caelatura aegyptiaca* qui a une croissance plus rapide à Baga Kawa qu'à Bol.

D'autre part, beaucoup d'espèces ont une croissance ralentie en saison fraîche, du fait vraisemblablement de la baisse de température assez prononcée à cette époque.

Les relations taille-poids, calculées pour le poids organique sec (sans coquille), le poids des coquilles et le poids frais coquille comprise (Lévêque, 1973) ont été utilisées pour établir les courbes de croissance pondérale et pour calculer les accroissements en poids par quinzaine de quatre espèces principales (fig. 11). Deux groupes apparaissent nettement :

- Les *Bellamyia* et les *Cleopatra* ont une croissance très rapide durant les premiers mois, au terme de laquelle intervient la première reproduction. La croissance est ensuite ralentie et la taille maximale des individus les plus âgés n'est que légèrement supérieure à la taille à la première reproduction. Cette taille maximale peut varier un peu selon les lieux et les conditions écologiques, mais l'allure de la croissance reste la même. En fait ces espèces ont une longévité maximale qui ne paraît pas excéder un an et demi.
- Chez *Melania* et *Corbicula*, par contre, la première reproduction et la mort des individus dans les conditions lacustres habituelles, interviennent bien avant que l'animal n'ait atteint sa taille maximale potentielle. C'est ce qui explique par exemple que la courbe de croissance des *Corbicula* ne présente pas d'asymptote, puisqu'elle n'a été déterminée que pour une durée de vie de un an et demi, alors que l'espèce est capable potentiellement de vivre et de croître beaucoup plus longtemps. Il en est de même pour *Melania* ainsi que nous l'avons vu précédemment.

Sur le plan de la production, il existe donc des différences fondamentales entre les deux groupes : dans le groupe *Bellamyia-Cleopatra*, la production due à la croissance en poids est très élevée chez les jeunes, et peu importante chez les adultes, alors que dans le groupe *Melania-Corbicula*, la production due à la croissance a lieu durant toute la vie des individus, dans le cas tout au moins des tailles habituellement rencontrées dans le lac.

2-1-2 - Oligochètes et insectes.

Chez les insectes, la durée du cycle larvaire (oeuf à adulte) a été déterminée pour deux Chironomides. Elle est de 17 jours à 26° C et de 13 jours à 30° C au laboratoire pour *Chironomus pulcher* (Dejoux, 1971) et de 18 jours entre 18 et 23° C pour *Tanytarsus nigrocinctus* (fig. 12) dans des conditions proches des conditions naturelles (Dejoux, 1976).

Un essai d'estimation de la durée du développement larvaire de quelques espèces de Chironomides a été tenté en se basant sur les rythmes d'émergence durant une lunaison en saison fraîche en janvier 1973 (Dejoux, 1976). Une grande partie de ces espèces paraît avoir un cycle d'une quinzaine de jours ou un peu moins. Cependant, ces résultats demanderaient à être vérifiés par des élevages.

La reproduction des oligochètes a lieu toute l'année, avec cependant un maximum en saison fraîche (Dejoux, Lauzanne et Lévêque, 1969). Ce groupe n'a pas fait l'objet d'études particulières.

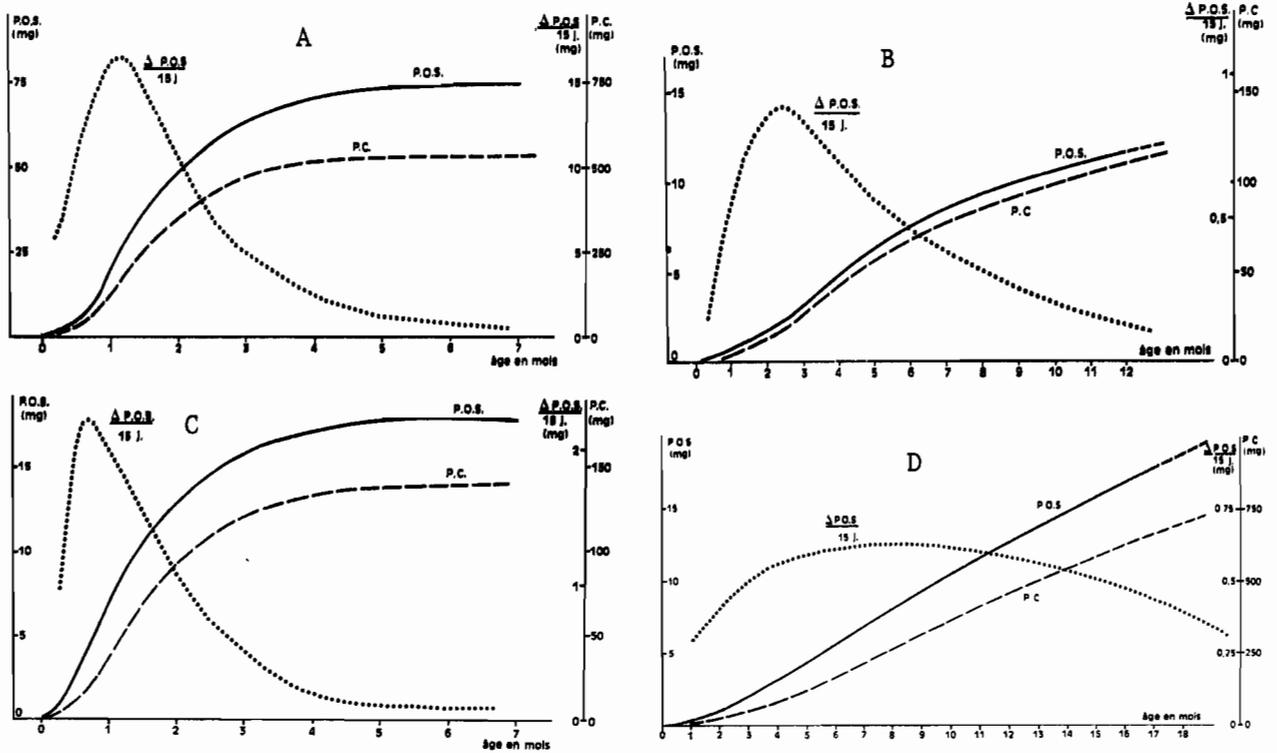


Figure 11 - Mollusques benthiques : croissance pondérale en poids sec du corps (P.O.S.), en poids de la coquille (P.C.) et accroissement relatif en poids sec par quinze jours (Δ P.O.S.). A : *Bellamyia unicolor* ; B : *Melania tuberculata* ; C : *Cleopatra bulimoides* ; D : *Corbicula africana*.

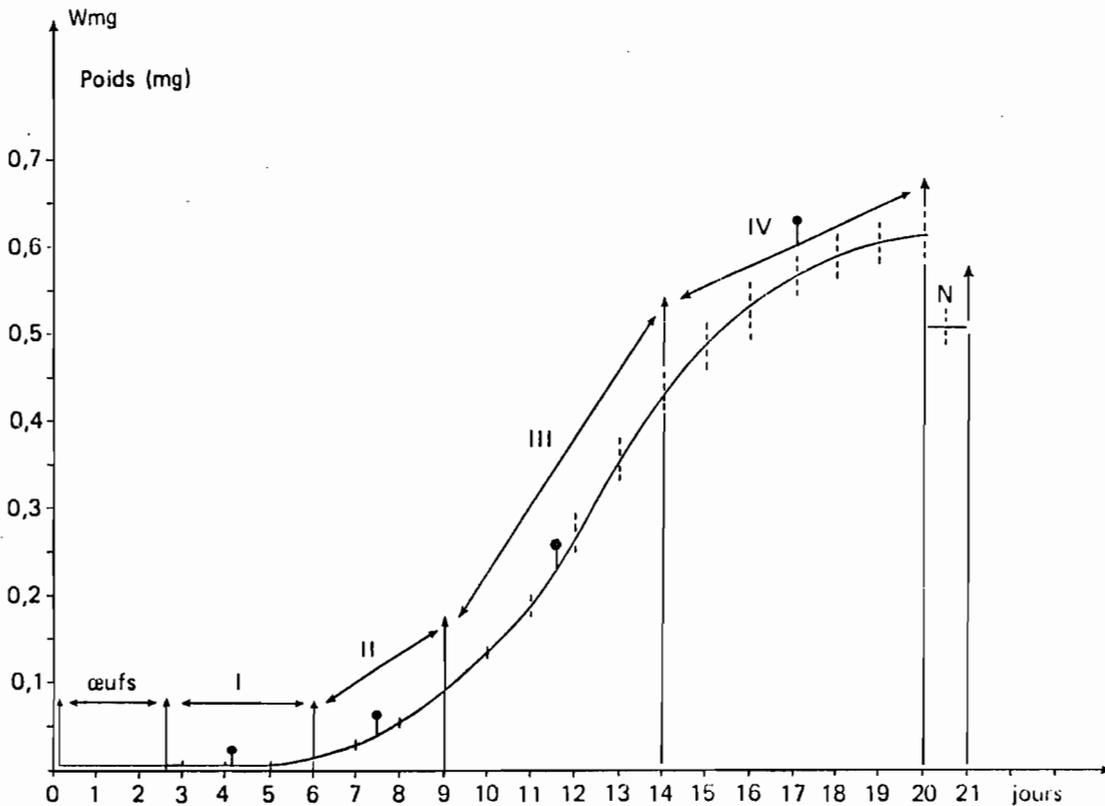


Figure 12 - Courbe de croissance pondérale et stades de développement de *T. nigrocinctus*.

2-2 - Production.

Parmi les trois groupes d'organismes benthiques étudiés, seuls les mollusques ont fait l'objet d'études approfondies (Lévêque, 1973 a). Des estimations de production ont été réalisées dans divers biotopes de trois localités situées dans différentes régions du lac (fig. 1) où des élevages *in situ* et des prélèvements réguliers avaient permis d'étudier la croissance et l'évolution de la structure démographique des peuplements pour les principales espèces.

La reproduction étant continue ou tout au moins étalée dans le temps, il n'était pas possible de distinguer des cohortes et d'utiliser des méthodes simples de calcul de la production. Une méthode a donc été mise au point (Lévêque, 1973 a), basée sur l'estimation d'un taux instantané de croissance de la population (G) lors de chacun des prélèvements.

Afin de pouvoir extrapoler les résultats ainsi obtenus à l'ensemble du lac, et afin de comparer également les diverses stations entre elles, on a calculé le rapport P/\bar{B} annuel des populations de chaque espèce (tabl. 12). Les valeurs de P/\bar{B} varient selon les stations, pour une même espèce, mais restent cependant dans des limites assez étroites. On trouve les valeurs de P/\bar{B} les plus élevées chez *Bellamyia* et *Melania* qui sont respectivement les espèces dominantes en biomasse et en nombre pour l'ensemble du lac (Lévêque, 1972).

Connaissant la durée de vie des espèces, on peut comparer les résultats obtenus aux valeurs théoriques de P/\bar{B} établies en fonction de la longévité pour des populations en équilibre (Lévêque, Durand et Ecoutin, 1977). Pour *Bellamyia* (longévité : 1 an ; $P/\bar{B} = 5,8$) et *Melania* (1,5 ans et $P/\bar{B} = 4,4$) les valeurs observées de P/\bar{B} sont proches des valeurs théoriques. Il en est de même pour *Corbicula* ($P/\bar{B} = 2,6$) si l'on estime que cette dernière espèce peut atteindre 2 ans en moyenne. Par contre, chez *Cleopatra* ($P/\bar{B} = 2,6$), la valeur observée est beaucoup plus faible que la valeur théorique à laquelle on pourrait s'attendre pour une durée de vie estimée entre 1 et 1,5 ans. Il peut y avoir diverses raisons à cela dont une mauvaise estimation de la longévité ou de la mortalité ou de la croissance. Cependant, nous avons également noté que les stades jeunes étaient assez rares dans les populations de cette espèce, alors que les adultes, dont la production est faible, sont largement dominants. Cette constatation est à rapprocher des observations faites sur les peuplements du lac où l'on a constaté de 1968 à 1970 une diminution de la densité des *Cleopatra* qui étaient remplacés par les *Melania* dans plusieurs biotopes de la cuvette sud. On se trouverait donc en présence d'un peuplement en régression et non plus en équilibre, ce qui pourrait expliquer les valeurs assez faibles du P/\bar{B} chez les *Cleopatra*.

Au cours de nos calculs de production, nous avons pu montrer également l'existence d'une assez bonne relation entre le taux instantané de croissance pondérale de la population (G , qui équivaut à un P/\bar{B} journalier) et le poids moyen des individus (\bar{W}) (fig. 13). Des relations empiriques de ce type ont un intérêt pratique dans la mesure où elles permettent de calculer rapidement la production des populations échantillonnées à partir du poids moyen des individus (Lévêque, 1973 a).

Connaissant les stocks en mollusques du lac Tchad en 1970 et le rapport P/\bar{B} moyen pour les principales espèces, nous avons estimé la production annuelle des mollusques dans le lac Tchad (tabl. 13). Elle est de 279.000 tonnes de matière organique (poids sec) et de 1.883.000 tonnes pour les coquilles, soit en moyenne respectivement 14,5 g/m²/an

Espèce	Station	Production de matière organique		Production de coquilles	
		\bar{B} en g	$\frac{P}{\bar{B}}$ annuel	\bar{B} en g	$\frac{P}{\bar{B}}$ annuel
<i>Melania tuberculata</i>	Samia 1	3,5	4,4	28,5	5,0
	Samia 2	0,7	3,0	5,6	3,1
	Baga Kawa 1	0,9	5,3	6,8	5,7
	Baga Kawa 3	1,5	4,8	12,3	5,2
<i>Cleopatra bulimoides</i>	Samia 1	3,6	2,0	27,5	2,3
	Samia 2	3,6	1,7	28,0	2,1
	Baga Kawa 1	3,6	2,5	26,3	3,0
	Baga Kawa 3	3,4	3,5	25,5	3,6
	Bol 2 1968	0,8	2,4	5,8	2,8
	1969	0,5	2,8	3,6	3,4
	Bol 3 1968	0,3	2,5	2,2	2,9
1969	1,8	3,5	13,7	4,1	
<i>Bellamyia unicolor</i>	Baga Kawa 2	2,8	5,5	18,0	6,0
	Baga Kawa 3	2,1	6,1	13,4	6,5
<i>Corbicula africana</i>	Samia 1	1,1	2,8	34,8	3
	Samia 2	0,5	2,4	16,1	2,6
	Baga Kawa 1	1,7	2,3	56,6	2,6
	Baga Kawa 2	3,7	2,9	121,4	3
	Baga Kawa 3	1,3	2,1	43,1	2,2
	Bol 3	1,3	2,8	46,3	3,1

Tableau 12 - Biomasses moyennes (en g/m²) et rapports $\frac{P}{\bar{B}}$ annuels pour les principales espèces dans les stations étudiées.
P.O.S. : poids sec du corps (sans coquille) ; P.C. : poids des coquilles.

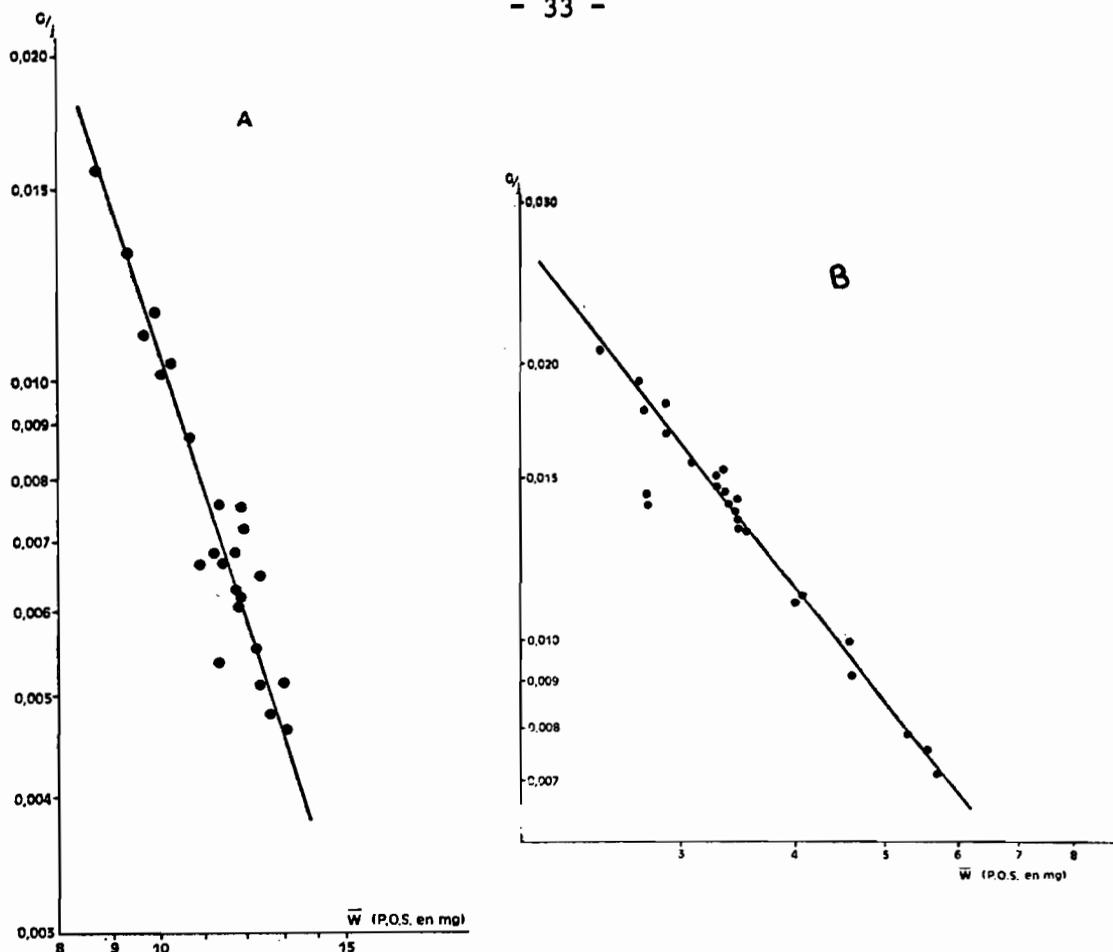


Figure 13 - Relation entre le taux instantané de croissance pondérale des populations (G) et le poids moyen d'un individu de ces populations (\bar{W}) exprimé en mg de poids sec du corps. A : *Cleopatra bulimoides* ; B : *Melania tuberculata* (d'après Lévêque, 1973).

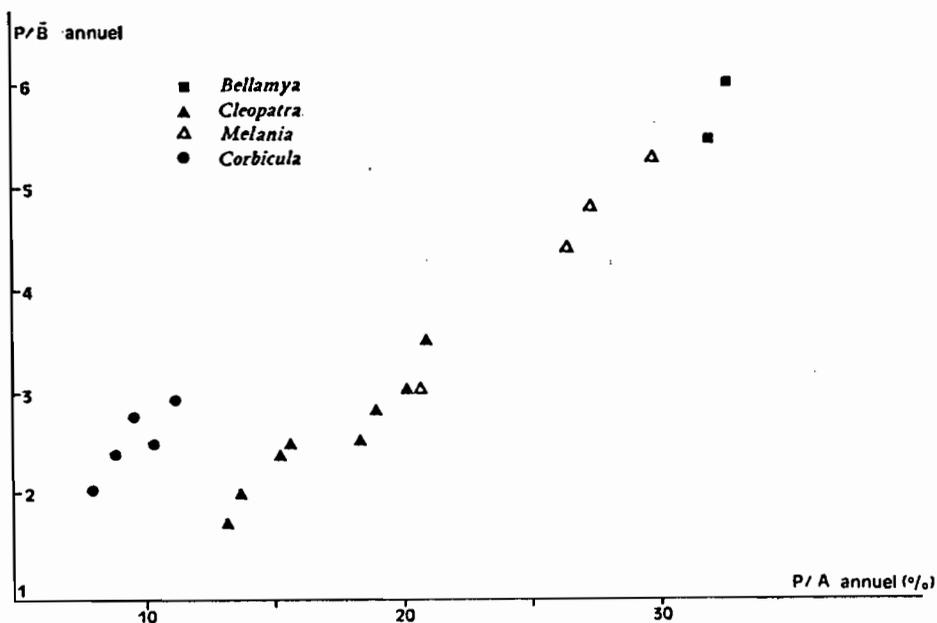


Figure 14 - Relation entre le P/B annuel et le P/A annuel pour les populations naturelles des diverses espèces de mollusques benthiques du lac Tchad. Chaque point correspond à une population de l'espèce étudiée.

	matière organique		coquille	
	P/ \bar{B}	P	P/ \bar{B}	P
<i>Melania</i>	4,4	60.852	4,8	513.000
<i>Bellamyia</i>	5,8	162.122	6,2	996.500
<i>Cleopatra</i>	2,6	44.996	3	183.200
<i>Corbicula</i>	2,6	4.711	2,8	124.000
<i>Caelatura</i>	2	6 410	2,2	93.000
Total		279.091		1.883.500

Tableau 13 - Rapports P/ \bar{B} moyens calculés pour les principales espèces de mollusques benthiques du lac Tchad et évaluation de la production annuelle pour l'ensemble du lac en 1970. Les valeurs sont données en tonnes (poids sec).

Zones	Surface (Km ²)	P en g/m ² /an	P en Kcal/m ² /an
1	3.082	0,1	0,4
2	3.871	35,3	141
3	1.501	24,1	96
4	2.133	25,6	102
5	2.290	11,4	46
6	2.083	3,8	15
7	4.259	3,0	12

Tableau 14 - Evaluation de la production annuelle en mollusques benthiques en 1970, dans les diverses zones du lac Tchad (fig.).

et 98 g/m²/an. Si l'on utilise les équivalents caloriques (tabl.15), la production totale en matière organique est alors de 1.116.10⁹ Kcal, soit 58 Kcal/m²/an en moyenne.

On constate (tabl. 13) que la majeure partie de la production est due aux 3 espèces de Prosobranches, parmi lesquelles les *Bellamyia* jouent le plus grand rôle. D'autre part, cette production est inégalement répartie dans le lac (tabl. 14), les zones les plus productives étant celles qui hébergent les plus fortes biomasses : archipel nord-est, eaux libres du nord et Grande Barrière.

Il est bien évident que les estimations ci-dessus sont des ordres de grandeur qui ne sont valables que pour 1970 et qui peuvent être profondément modifiés selon le niveau du lac et de sa surface en eau. On peut penser cependant que ces observations sont extrapolables à la période Tchad moyen, les estimations de biomasses faites en 1968 n'étant pas très différentes de celles de 1970. On notera l'importance de la production de coquilles qui nécessite un stock de calcium d'environ 700.000 tonnes, les tests renfermant en effet 37 % de calcium sous forme d'aragonite. Cela correspond à 4 fois les apports moyens annuels en calcium au lac, où à la moitié du stock lacustre dissous de cet élément (Carmouze, 1976). Le rôle des mollusques dans la régulation du calcium n'est donc pas à négliger dans le lac Tchad.

Des observations sur la production de *T. nigrocinctus* (Chironomide) ont montré que le P/B journalier était en moyenne de 0,24 en saison fraîche dans une station située dans la cuvette nord (Dejoux, 1976). On ne peut cependant extrapoler ce résultat à l'ensemble de la biomasse des insectes benthiques, dont les Chironomides ne représentent qu'une partie.

2-3 - Bilans énergétiques.

L'énergie ingérée sous forme de nourriture peut avoir diverses destinées : une partie sert à l'élaboration de la matière organique (c'est la production : P) ; une autre est consommée par les processus métaboliques et peut être mesurée par la consommation d'oxygène (c'est la respiration : R) ; enfin, une partie de l'énergie ingérée est rejetée sans être digérée (F) ou sous forme de produits d'excrétion (U). L'ensemble $C = P + R + F + U$, exprimé en énergie comparable (la calorie), constitue un budget énergétique (Klekowski, 1970). On définit également l'Assimilation d'énergie par $A = P + R$.

Dans le cas des mollusques benthiques du lac Tchad, nous avons tenté d'établir des bilans portant sur l'assimilation, l'évaluation des rejets ayant posé des problèmes qui ne pouvaient être résolus avec les moyens dont nous disposions. Des mesures de la respiration ont été réalisées expérimentalement sur le terrain à différentes saisons (Lévêque, 1973 b), en utilisant des individus fraîchement récoltés dont l'état physiologique était a priori plus proche des conditions naturelles que celui des individus conservés en élevage. Les relations entre la quantité d'oxygène consommée (en $\mu\text{l}/\text{ind}/\text{h}$) et le poids des individus exprimé en poids frais, coquille comprise (PF) ou en poids sec de la matière organique (P.O.S.) ont été calculées pour différentes gammes de tailles et à différentes températures (tabl. 16).

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 bullmoides</i> ..	Baga Kawa	21,5	26/ 1/70	25	7 à 12	1,97	0,708	0,884	1,02	0,531	0,884
	Baga Kawa	29,5	22/10/69	46	8 à 13	2,51	0,700	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

Tableau 15 - Mesure de la consommation d'oxygène des mollusques benthiques : valeurs des constantes a et b de la relation $R = aW^b$ et coefficient de corrélation (r) de la droite d'ajustement entre log R et log W. R est exprimé en microlites/individu/heure, et W en mg de poids organique sec (P.O.S.) ou de poids frais coquille comprise (P.F.).

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

Tableau 16 - Valeurs calorifiques des tissus des cinq principales espèces de mollusques benthiques du lac Tchad (Lévêque, 1973).

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

Tableau - Production, respiration et assimilation (exprimées en Kcal/m²/an), rapport P/B annuel et P/A (%) pour différentes populations de mollusques benthiques étudiées dans le lac Tchad.

Pour transformer les volumes d'oxygène consommés en calories, le coefficient oxycalorifique de 4,86 cal/ml d'oxygène (Wingerg, 1971) a été utilisé. Ces résultats, ainsi que les mesures de production, ont permis d'établir les bilans de l'assimilation pour différentes populations des principales espèces, et de calculer le rendement d'utilisation de l'énergie assimilée pour la croissance (P/A) (tabl. 17). Il paraît exister (fig. 14) une relation sensiblement linéaire entre le $\overline{P/B}$ et le P/A annuels pour les trois espèces de Prosobranches. En revanche, pour des P/B du même ordre de grandeur, le rapport P/A est beaucoup plus faible chez les *Corbicula*. Cette différence pourrait s'expliquer par le fait que le rapport du poids sec du corps au poids de la coquille varie entre 1/7 et 1/9 chez les Prosobranches, alors qu'il est quatre fois plus faible chez *Corbicula* (1/35). Cette dernière espèce aurait donc besoin, par unité de poids sec, d'utiliser une énergie plus importante que les Prosobranches pour élaborer sa coquille.

Les valeurs de P/A observées chez les mollusques du lac Tchad, concordent avec la majorité des résultats déjà obtenus sur d'autres espèces de mollusques (Lévêque, 1973 b).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CARMOUZE (J.P.), 1976 - La régulation hydrogéochimique du lac Tchad. *Trav. Doc. ORSTOM*, 58, 418 p.
- DEJOUX (C.), 1971 - Recherches sur le cycle de développement de *Chironomus pulcher*. *Canad. Entomol.*, 103 : 465-470.
- DEJOUX (C.), 1976 - Synécologie des Chironomides du lac Tchad (Diptères, Nématocères). *Trav. Doc. ORSTOM*, 56, 161 p.
- DEJOUX (C.), LAUZANNE (L.), LEVEQUE (C.), 1969 - Evolution qualitative et quantitative de la faune benthique dans la partie est du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 3 (1) : 3-58.
- GRAS (R.), 1970 - Poids individuel, durée de développement et production des différents stades de *Tropodiptomus incognitus* (Crustacés, Copépodes). *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 4 (1) : 63-70.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1969 - Biologie des crustacés du lac Tchad. 1. Durée de développement embryonnaire et post-embryonnaire : premiers résultats. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 3 (3-4) : 43-60.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1976 - Durée du développement embryonnaire chez quelques espèces de Cladocères et de Copépodes du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10 (4) : 233-254.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1978 - Taux de natalité et relations entre les paramètres d'accroissement et d'abondance d'une population de Cladocères à reproduction par parthénogenèse. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 11
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1978 - Durée et caractéristiques du développement juvénile de quelques Cladocères du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 12 (2) : 119-136.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), (en préparation) - Durée de développement juvénile de quelques Copépodes planctoniques du lac Tchad.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), (en préparation) - Croissance en poids de quelques Copépodes planctoniques du lac Tchad.
- KLEKOWSKI (R.Z.), 1970 - Bioenergetic budgets and their application for estimation of production efficiency. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 17 (1-2) : 55-80.
- LAUZANNE (L.), 1975 - La sélection des proies chez trois poissons malacophages du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 9 (1) : 3-7.
- LEVEQUE (C.), 1971 - Equation de von Bertalanffy et croissance des mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 5 (3-4) : 263-283.

- LEVEQUE (C.), 1972 - Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, étude des peuplements et estimation des biomasses. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 6 (1) : 3-45.
- LEVEQUE (C.), 1973 a - Dynamique des peuplements, biologie et estimation de la production des mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 7 (2) : 117-147.
- LEVEQUE (C.), DURAND (J.R.), ECOUTIN (J.M.), 1977 - Relations entre le rapport P/\bar{B} et la longévité des organismes. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 11 (1) : 17-32.
- WINBERG (G.G.), 1971 - Methods for the estimation of production of Aquatic animals. Academic Press, Lond. and New York, 175 p.