



**HAL**  
open science

**ESTIMATION DE LA PRODUCTION GLOBALE DES  
COPÉPODES PLANCTONIQUES DANS LA PROVINCE  
NÉRITIQUE DU GOLFE DU LION (BANYULS-SUR-MER). II.  
VARIATIONS ANNUELLES DE LA BIOMASSE ET CALCUL DE  
LA PRODUCTION**

Claude Razouls

► **To cite this version:**

Claude Razouls. ESTIMATION DE LA PRODUCTION GLOBALE DES COPÉPODES PLANCTONIQUES DANS LA PROVINCE NÉRITIQUE DU GOLFE DU LION (BANYULS-SUR-MER). II. VARIATIONS ANNUELLES DE LA BIOMASSE ET CALCUL DE LA PRODUCTION. *Vie et Milieu*, 1975, XXV, pp.99 - 122. <hal-02988084>

**HAL Id: hal-02988084**

**<https://hal.science/hal-02988084v1>**

Submitted on 4 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire HAL, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

**ESTIMATION DE LA PRODUCTION GLOBALE  
DES COPÉPODES PLANCTONIQUES  
DANS LA PROVINCE NÉRITIQUE  
DU GOLFE DU LION (BANYULS-SUR-MER).**

**II. VARIATIONS ANNUELLES DE LA BIOMASSE  
ET CALCUL DE LA PRODUCTION**

par Claude RAZOULS  
*Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer*

**ABSTRACT**

The annual variation in the global biomass of copepods in the neritic zone of the Gulf of Lion has been estimated from vertical hauls with a Hensen net (0,160 mm mesh). The mean dry weight of 1 000 copepods was 4.773 mg (Cv : 39 %). The mean dry weight per haul over three years was 285.34 mg (i.e. for 20 m<sup>3</sup> or for 0,41 m<sup>2</sup> surface) with extreme values of 46 and 1 249 mg. There was no relation between the quantitative variations of copepods and of phytoplankton.

The variations of the biomass within a month are generally much higher than the differences between months.

The net daily production was estimated at 39.12 mgC/m<sup>2</sup>, the productivity was 14 % and the ecological yield from 11 to 13 %.

## INTRODUCTION

Dans les régions tempérées la mesure de la production de quelques espèces dominantes ne peut rendre compte des transferts énergétiques globaux dans l'écosystème en raison du très grand nombre d'espèces qui constituent le peuplement.

Une approche de la connaissance de la production totale est indispensable pour caractériser le milieu et peut seule permettre de définir les rendements écologiques entre les divers maillons de la chaîne trophique. Quelques auteurs sont alors tentés de traiter l'ensemble des Copépodes comme une simple entité.

Pour CLARKE (1946) au Georges-Bank, sur la côte Est des Etats-Unis, la production maximale du zooplancton correspond au taux le plus élevé d'accroissement de la biomasse dans l'année, soit 44 mg C/m<sup>2</sup>/jour ou 5 % de la production primaire maximale.

HARVEY (1950) dans la Manche estime la biomasse moyenne à 750 mg C/m<sup>2</sup>/jour, en se basant sur le fait qu'une des espèces dominantes accroît son poids de 10 % par jour. Le taux de production nette étant appliqué à l'ensemble des Copépodes sur toute l'année on obtient une production journalière de 75 mgC/m<sup>2</sup>. Connaissant par ailleurs la production nette du phytoplancton égal à 250 mgC/m<sup>2</sup>/jour pour une colonne d'eau de 50 m à la surface, le rendement écologique est de 30 %.

Pour STEELE (1958) le taux de croissance théorique ou production de la biomasse du zooplancton correspondrait à 10 % de la valeur moyenne de la biomasse du phytoplancton.

L'équation des fluctuations de la biomasse du zooplancton dans le temps traduit la différence entre la production et la mortalité, que ce dernier terme résulte de la mort naturelle des individus ou de leur prédation par les carnivores.

La formule de STEELE sous entend que le taux d'incorporation du carbone par unité de biomasse de zooplancton est inversement proportionnel à celle-ci, ce qui sera le cas par limitation de la nourriture disponible. Le taux de « mortalité » par unité de biomasse serait proportionnel à son augmentation.

Dans ces conditions STEELE trouve pour la mer du Nord une productivité de 5 % et une efficacité écologique de 58 %. Cette dernière valeur paraît bien forte, comparée aux 20 % estimés pour les communautés terrestres ou dulcaquicoles. Il convient de noter que toutes ces études reposent sur l'hypothèse que le rapport des productions pour des populations en état d'équilibre est analogue à l'efficacité de la chaîne nutritive. L'analogie n'est vraie que si nous pouvons définir les niveaux trophiques au nombre de deux : Phytoplancton-Copépodes.

Nous savons que cette simplification ne correspond pas à la réalité des interactions nutritionnelles infiniment plus complexes (STEELE, 1970). Pour MULLIN (1969) seule la mesure de la production à l'échelle d'une population monospécifique présente quelque valeur alors que la production globale ne peut être estimée que d'une manière très approximative.

Seul le point B, caractéristique de la province néritique défini dans un travail antérieur (RAZOULS, 1973) ainsi que les pêches réalisées à l'aide d'un filet du type Hensen-egg modifié (vide de maille de 0,160 mm) tiré verticalement du fond à la surface (55 m-surface) soit 20 m<sup>3</sup> d'eau théoriquement filtrés ou 0,41 m<sup>2</sup> de surface, sont pris en considération pour l'estimation de la production.

#### A. — MESURES DE LA BIOMASSE AU POINT « B »

La connaissance du nombre d'individus des populations qui forment la communauté des Copépodes de l'écosystème néritique, ne rend compte que très imparfaitement de la quantité de matière disponible à l'échelon secondaire. Les tables d'équivalence ne peuvent être généralisées.

La biomasse représente une certaine quantité de matière organique constituée de protides, de glucides et de lipides en proportion variable selon les espèces qui forment la communauté, mais aussi en fonction du temps. Il existe plusieurs manières d'exprimer les mesures de biomasse en unités plus ou moins proportionnelles à la quantité de matière vivante :

— le poids brut, ou poids frais, correspond au poids des organismes débarrassés de l'eau retenue ailleurs que dans les tissus. Il introduit un certain nombre d'erreurs dues aux matériaux d'excrétions non éliminés et à la difficulté de « sécher » l'extérieur de l'animal (BOGOROV, 1934). Le terme de biomasse seul, est en principe, réservé pour ce type de mesure (CUSHING, 1957); il est d'usage courant dans les travaux russes.

Nous avons expérimenté cette méthode à partir des prélèvements réalisés sur la Bouée-Laboratoire dans la province océanique (RAZOULS, 1969); nous ne l'avons pas utilisée pour l'étude du cycle annuel au point B en raison des grandes variations quantitatives qui ne rendent pas les mesures comparables entre elles.

— Le poids sec, correspond au poids du plancton séché à l'étuve à 70 °C durant plusieurs heures. Nous avons suivi cette technique, étudiée en détail par LOVEGROVE (1961). OMORI (1968) montre que l'erreur commise par cette méthode provient essentiellement du mode de conservation de l'échantillon.

Nous avons échantillonné, selon la taille des Copépodes, de 500 à 1 000 individus prélevés au hasard dans la pêche formolée à 5 %. Ceux-ci sont alors placés à l'étuve à 70 °C pendant la nuit, refroidis après passage dans un dessiccateur, puis pesés sur une micro-balance précise à  $\pm 1$  microgramme.

Le tableau I résume les mesures de la biomasse exprimée en mg de poids sec, en fonction du temps. Les biomasses ainsi calculées sont sous-estimées par rapport à la réalité, du fait de la perte des stades naupliens et des premiers copépodites. La fraction de la biomasse perdue doit être cependant très faible.

TABLEAU I

*Mesures de la biomasse au point B exprimée en poids sec.*

N : nombre de Copépodes par pêche; B : poids sec en mg.

Date	N	B	Date	N	B
<b>1966</b>			<b>1968</b>		
15. 3	155.000	577	9. 1	33.000	64
4. 4	17.000	68	16. 1	31.000	156
18. 5	86.000	266	24. 1	58.000	289
15. 6	230.000	1249	29. 1	87.000	351
4. 7	97.000	162	5. 2	42.000	84
2. 8	20.000	308	13. 1	81.000	261
13. 9	168.000	706	20. 2	92.000	511
6.10	93.000	739	24. 2	59.000	307
9.11	12.000	191	15. 3	19.000	229
13.12	16.000	355	4. 4	31.000	145
			23. 4	15.000	109
<b>1967</b>			9. 5	25.000	125
10. 1	53.000	246	15. 5	50.000	399
23. 1	133.000	568	6. 6	25.000	73
27. 1	28.000	376	17. 6	45.000	131
23. 3	85.000	361	4. 7	86.000	114
10. 4	52.000	160	16. 7	106.000	200
26. 4	138.000	759	23. 7	99.000	208
9. 5	104.000	497	5. 8	57.000	149
7. 6	86.000	450	19. 8	35.000	121
15. 6	59.000	143	2. 9	24.000	46
3. 7	126.000	970	12. 9	97.000	150
24. 7	53.000	264	2.10	34.000	218
7. 8	27.000	102	15.10	223.000	370
30. 8	151.000	852	29.10	112.000	601
18. 9	18.000	99	7.11	63.000	207
2.10	90.000	150	20.11	51.000	106
19.10	110.000	448	4.12	82.000	239
3.11	55.000	118	17.12	17.000	325
24.11	24.000	90			
2.12	38.000	448	<b>1969</b>		
19.12	18.000	167	3. 2	45.000	95
			12. 3	64.000	160
			18. 3	53.000	145

Si nous ordonnons les mesures des biomasses pour 1 000 Copépodes selon les valeurs croissantes, nous observons trois classes qui dépendent de la composition qualitative des populations.

A : Populations à dominance d'espèces de petites dimensions ou à nombreux stades juvéniles;

B : Populations correspondant à un état d'équilibre dans l'écosystème considéré;

C : Populations d'origine exogène et temporaires dans le milieu.

Le tableau II résume les caractéristiques pondérales de ces trois états des populations.

TABLEAU II

*Poids sec moyen en mg pour 1000 Copépodes et valeurs extrêmes de la classe. n : nombre de mesures.*

	n	Moyenne	Écart-type	Cv %	Minimum	Maximum
A	26	2,411	0,114	24,4	1,550	3,460
B	24	4,785	0,141	14,6	3,720	6,430
C	12	12,512	1,404	38,9	7,300	22,170
M	60	4,773	0,423	68,8	1,550	15,950

Pour l'ensemble des mesures, la valeur de la biomasse moyenne (M) est proche de celle des populations du type B.

L'abaque de la figure 1 permet de déduire le poids sec à partir du nombre total de Copépodes. La précision est meilleure si l'on classe le type de pêche selon l'une des trois catégories qualitatives A, B ou C.

Un tel abaque n'est valable que pour la région considérée et avec la technique de pêche utilisée.

## B. — VARIATIONS ANNUELLES DE LA BIOMASSE AU POINT B

La bonne corrélation établie entre le nombre d'individus dénombrés dans la pêche et la biomasse, a pour conséquence des variations cycliques semblables.

Les amplitudes et le cycle de la biomasse dans la province néritique pour les trois années : 1966, 1967 et 1968 sont représentés sur la figure 2.

Si nous ne tenons compte que des pesées réellement pratiquées, nous observons au cours de l'année 1966 que la biomasse varie entre un minimum de 68 mg le 4 avril et un maximum de 1 249 mg le 15 juin. En 1967-68, le nombre des mesures est plus important, le minimum est de 64 mg le 9 janvier et le maximum de 970 mg le 3 juillet. En 1968-69 le minimum est de 46 mg le 2 septembre et le maximum de 601 mg le 29 octobre.

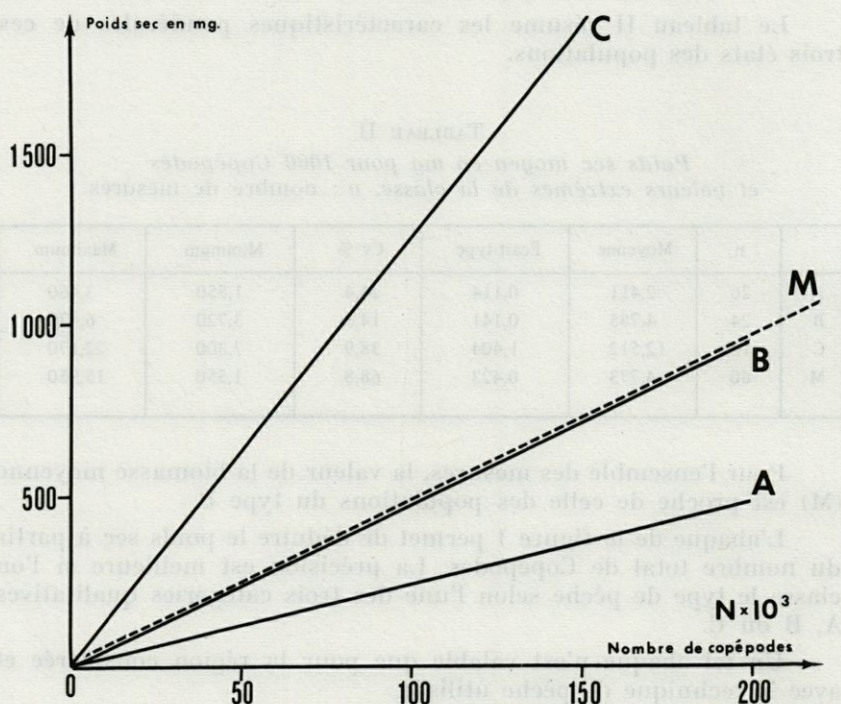


FIG. 1. — Abaque exprimant la valeur en poids sec d'un nombre quelconque de Copépodes.

La transformation du nombre de Copépodes en valeur pondérale à partir de l'abaque permet de calculer les bilans mensuels. Ceux-ci sont résumés dans le tableau III.

Les variations de la biomasse à l'intérieur d'un mois sont généralement supérieures aux différences entre mois. La valeur de la biomasse moyenne annuelle correspond à un état d'équilibre entre la production et la « mortalité » des populations dans l'écosystème néritique.

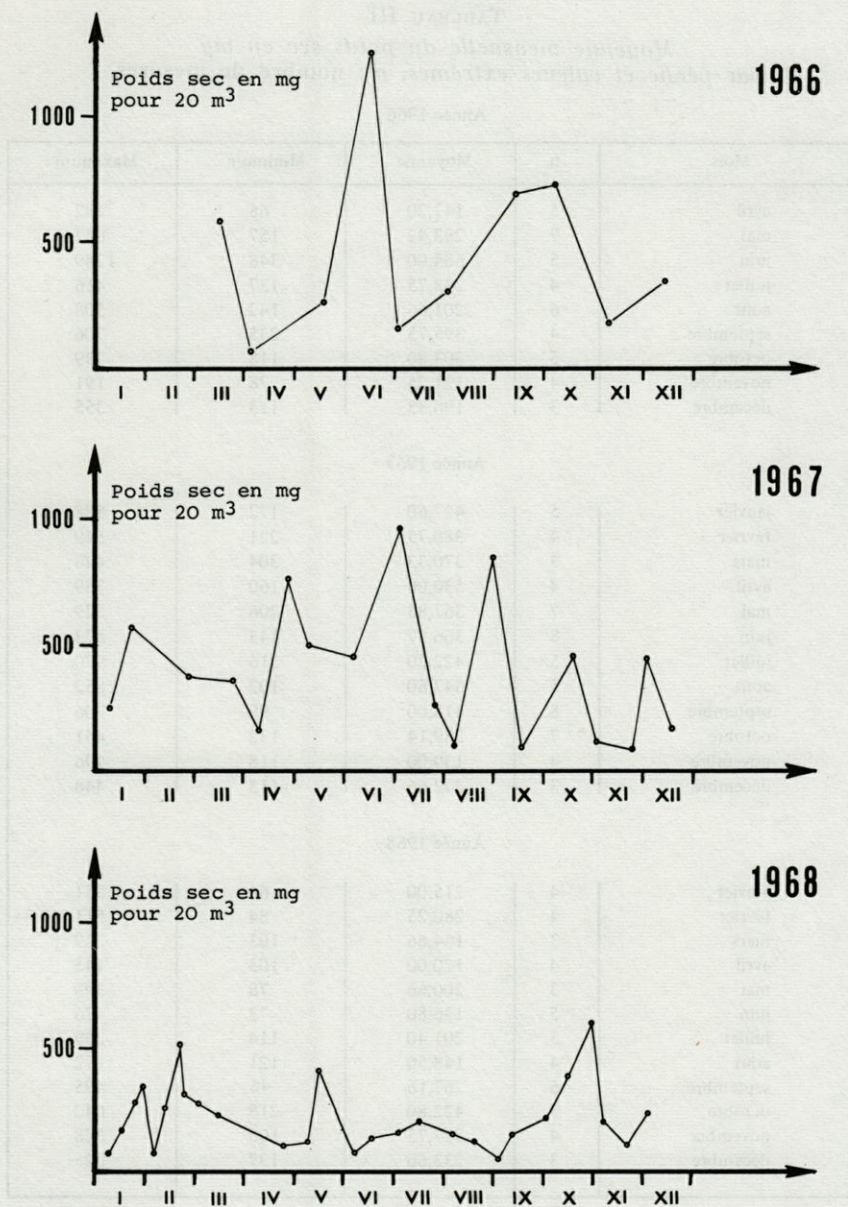


FIG. 2. — Variations de la biomasse en poids sec du nombre total de Copépodes au point « B ».

TABLEAU III

Moyenne mensuelle du poids sec en mg  
par pêche et valeurs extrêmes. n : nombre de mesures.

Année 1966

Mois	n	Moyenne	Minimum	Maximum
avril	5	147,20	68	182
mai	7	293,42	157	642
juin	5	684,00	348	1249
juillet	4	243,75	137	416
août	6	201,66	142	308
septembre	4	395,75	235	706
octobre	5	303,80	118	739
novembre	4	121,25	78	191
décembre	3	198,33	113	355

Année 1967

janvier	5	427,60	172	588
février	4	380,75	221	519
mars	3	370,33	304	446
avril	4	530,00	160	759
mai	7	367,85	206	529
juin	8	366,37	143	573
juillet	5	422,20	216	970
août	5	347,60	102	852
septembre	8	318,00	99	706
octobre	7	289,14	132	461
novembre	4	139,00	118	196
décembre	3	242,66	113	448

Année 1968

janvier	4	215,00	64	351
février	4	280,25	84	511
mars	3	164,66	103	229
avril	4	120,00	103	145
mai	3	200,66	78	399
juin	5	136,80	73	176
juillet	5	201,40	114	299
août	4	148,50	121	172
septembre	6	267,16	46	495
octobre	5	422,80	218	642
novembre	4	227,75	106	328
décembre	3	233,66	137	325

Pour l'année 1966 la biomasse moyenne par pêche est de 287,68 mg (ou 14,384 mg par m<sup>3</sup>). En 1967 la biomasse est de 350,12 mg (ou 17,50 mg par m<sup>3</sup>). En 1968 la biomasse est de 218,22 mg (ou 10,91 mg par m<sup>3</sup>).

Si les bilans des deux années 1966 et 1967 sont proches, l'année 1968 révèle une production inférieure à celle des années précédentes ou un taux de mortalité naturelle ou par prédation plus élevé.

#### G. — RELATIONS ENTRE LES VARIATIONS DES POPULATIONS DE COPÉPODES ET QUELQUES FACTEURS DU MILIEU

Les variations quantitatives globales des populations de Copépodes présentent un aspect cyclique qui résulte de la dynamique des espèces pérennes et de la réussite quantitative de chacune des générations (RAZOULS, 1973). Les travaux relatifs à ce type de problèmes concernent le plus souvent une ou plusieurs espèces du biotope. L'étude des fluctuations de l'ensemble du niveau trophique secondaire et les corrélations avec les facteurs les plus importants de l'écosystème sont plus rarement envisagés.

En 1935 HARVEY et coll. décrivent le cycle annuel des Copépodes et des principaux facteurs hydrobiologiques à Plymouth.

MARSHALL (1949) suit les variations numériques des espèces dans le Loch Striven. Dans la Manche DIGBY (1950) a étudié le cycle saisonnier des principales espèces de Plymouth, une étude similaire a été réalisée à Roscoff (RAZOULS, 1965).

Sur les côtes Est-américaines, RILEY, CONOVER, DEEVEY et WHEATLAND (1956) décrivent les conditions hydrologiques et les variations du plancton de 1952 à 1954 à Long Island Sound. DEEVEY (1960) dans la baie de Delaware.

En Floride, WOODMANSEE (1958) montre que le cycle du zooplancton n'est pas lié à la température, comme c'est le cas à Long Island Sound, mais aux poussées phytoplanctoniques consécutives à l'apport des sels nutritifs dus aux fortes pluies automnales.

LACROIX et FILTEAU (1969) concluent de leurs études sur les fluctuations quantitatives du zooplancton de la Baie-des-Chaleurs (Golfe du Saint-Laurent) qu'il existe une relation définie entre les régimes saisonniers de production de zooplancton et les conditions hydroclimatiques.

En Angola, NETO et PAIVA (1966) relient l'abondance du zooplancton dans cette région à la période correspondant aux températures minimales et à une abondance maximale du phytoplancton. La fluctuation des espèces est interprétée en fonction des diagrammes T-S.

Les cycles quantitatifs annuels ont été étudiés pour diverses espèces en Méditerranée. Parmi les travaux les plus importants nous devons citer

ceux de VIVES (1966) à Castellon, GAUDY (1962) à Marseille, GILAT et coll. (1965) à Monaco, HURE et SCOTTO DI CARLO (1968) à Naples et près de Dubrovnik, DOWIDAR et EL MAGHRABY (1970) à Alexandrie. VUCETIC (1966) étudie durant plusieurs années (1951 à 1963) le cycle de *Calanus helgolandicus* en Adriatique.

Notre connaissance d'un cycle global à Alger est due à BERNARD (1955).

Ainsi, selon les divers secteurs géographiques, le facteur prédominant vis-à-vis des variations quantitatives des Copépodes peut être soit de nature hydrologique (essentiellement la température), soit de nature trophique (phytoplancton).

Généralement les espèces montrent des dominances saisonnières qui paraissent bien liées à la structure thermique et haline des masses d'eau (BARY, 1963, 1964; LANCE, 1964; REEVE, 1970; BERNARD, 1970; GAUDY, 1970). La température peut intervenir, sur les besoins métaboliques qu'elle modifie chez l'organisme, et la nourriture disponible pour les assurer (CONOVER, 1966).

La plupart des variations quantitatives des Copépodes sont interprétées en fonction du cycle du phytoplancton et de la dynamique des diverses espèces de Copépodes dans la communauté planctonique.

A partir des connaissances actuelles, HEINRICH (1963) conclut que les cycles comparés du phytoplancton et des Copépodes peuvent être ramenés à deux modèles :

— Les cycles présentent de fortes variations d'amplitude de la biomasse du phytoplancton et du zooplancton, traduisant une utilisation des végétaux par les herbivores qui ne coïncide pas avec les phases d'abondance du phytoplancton. Ce type de cycle considéré comme « non équilibré », n'implique pas obligatoirement un décalage de phase dans les variations respectives des biomasses du phytoplancton et du zooplancton. Les mers septentrionales présentent généralement ce type de mécanisme comme la plupart des zones néritiques.

— Les fluctuations saisonnières de la biomasse du phytoplancton demeurent de faible amplitude en raison de l'équilibre de la production du phytoplancton et de l'intensité du broutage. Ce type de cycle considéré comme « équilibré », traduit un meilleur rendement dans l'utilisation des végétaux par les Copépodes. Ce cas se rencontre dans les zones océaniques tropicales.

L'étude comparée des cycles du phytoplancton et des Copépodes permet de mesurer l'efficacité écologique de l'écosystème au niveau secondaire.

## 1. — FACTEURS HYDROLOGIQUES.

Les conditions hydroclimatiques ont été précisées durant les quatre années au cours desquelles le plancton de Banyuls a été analysé (BHAUD et coll., 1967; JACQUES et coll., 1968, 1969, 1971).

Les travaux antérieurs permettent de résumer les principales caractéristiques physiques du milieu.

— Le régime des températures ne montre pas dans l'ensemble de différence notable pour les quatre années étudiées. Cependant un examen plus détaillé des cycles thermiques révèle bien, à l'échelle de 15 jours ou du mois, certains écarts d'une année à l'autre pour la même période. Cependant la répercussion de ces différences sur l'ensemble des variations globales des Copépodes n'est pas décelable.

— Le régime des salinités très particulier dans la région de Banyuls, constitue un bon indicateur de l'arrivée de masses d'eau venant du Nord et Nord-Est du Golfe du Lion. Malgré les caractéristiques de ce cycle aucun effet n'est observé sur les populations de Copépodes.

## 2. — FACTEURS TROPHIQUES.

Dans le concept traditionnel de la chaîne alimentaire marine, les Copépodes sont considérés comme des consommateurs primaires se nourrissant exclusivement de phytoplancton. Les données dont nous disposons sur le régime alimentaire des Copépodes sont encore fragmentaires et concernent surtout les adultes.

Le type de nourriture consommée est déterminé par deux méthodes. L'une consiste dans l'examen des débris contenus dans le tube digestif ou les boulettes fécales. PETIPA (1959) a montré que 60 % de la ration alimentaire chez *Acartia clausi* est de nature animale. La deuxième méthode, expérimentale, a permis de démontrer l'adaptation des Copépodes vis-à-vis de diverses sources de nourriture, plus particulièrement d'origine animale, (ANRAKU, 1964; MULLIN, 1966; GAUDY, 1970). La critique que l'on peut formuler sur les conclusions de ces expériences porte essentiellement sur le fait que les conditions de nutrition devant lesquelles sont placés les Copépodes sont très éloignées de l'environnement trophique que connaît l'animal dans le milieu naturel. Une complication supplémentaire est introduite du fait des processus de sélectivité des éléments figurés disponibles (MULLIN, 1963; CONOVER, 1966). La question de savoir si les Copépodes sont capables ou non d'utiliser les substances organiques en voie de reminéralisation a été émise en 1909 par PUTTER. Ce problème très controversé a été évoqué par CORNER (1961) à l'occasion d'une étude sur la nutrition et le métabolisme de *Calanus*

*helgolandicus*. Cet auteur conclut que l'hypothèse de PUTTER n'est pas nécessaire pour interpréter les bilans qu'il obtient.

WHEELER (1967) considère que les carcasses des Copépodes morts dans les couches superficielles, constituent une source de nourriture non négligeable dans les couches d'eau profondes pour les Copépodes bathypélagiques.

KHAILOV et FINENKO (1970) notent l'inclusion des macromolécules dissoutes dans l'eau de mer dans la chaîne alimentaire par suite de leur adsorption sur des particules organiques détritiques. Ces agrégats transformés par l'action bactérienne seraient utilisés par les filtreurs dans la partie tropicale de l'Océan Atlantique et en mer Noire (FINENKO et ZAIKA, 1970).

Ces mêmes auteurs ont étudié le processus de décomposition des Copépodes morts, notamment *Acartia clausi*. Ils constatent une destruction rapide des tissus par l'action conjuguée des bactéries et des protozoaires.

A Banyuls nous avons observé un mode de dégradation du même type.

Cependant nous ignorons encore quelle est l'importance de ce recyclage de la matière par les Copépodes vivants. En mer Noire, PETIPA, PAVLOVA et MIRONOV (1970) estiment la consommation journalière des détritiques par l'épéiplancton filtreur (*Oikopleura* sp. et *Paracalanus* sp. principalement) à 20 % de la biomasse des organismes vivants.

MULLIN (1966) a tenté de définir un classement des régimes alimentaires en fonction de diverses familles. Nous savons par ailleurs que des Oithonidae sont en partie carnivores de même que les Corycaeidae. Cette dernière famille pourrait être assimilée à des nécrophages.

Ainsi à la conception primitive d'un niveau secondaire, constitué d'herbivores dont le groupe dominant est les populations de Copépodes, il convient de substituer un modèle d'échanges trophiques au sein de la communauté planctonique beaucoup plus complexe. Cette structure est définie sous la forme d'un réseau de relations de nutrition entre les divers éléments de la communauté.

L'évolution structurelle de la communauté dans le temps, qui résulte de la dynamique propre de chacune des espèces qui la constituent, modifie sans cesse ce réseau trophique.

Nous disposons à Banyuls des données simultanées de la biomasse et de la production du phytoplancton, et de la biomasse des Copépodes au point B (Annexe I). Afin de comparer les valeurs obtenues pour chacun de ces deux niveaux, une transformation a été nécessaire.

La biomasse du phytoplancton est mesurée par la quantité de chlorophylle présente à différentes immersions (JACQUES, 1970). Ces valeurs sont intégrées pour l'ensemble de la colonne d'eau et rapportées au m<sup>2</sup> de surface. La quantité de carbone en mg par m<sup>2</sup> est obtenue en utilisant le coefficient 60 (STRICKLAND, 1960) qui est le plus approprié pour la Méditerranée.

$$Q. C \text{ mg} = 60 \times Q. \text{ chl. } a.$$

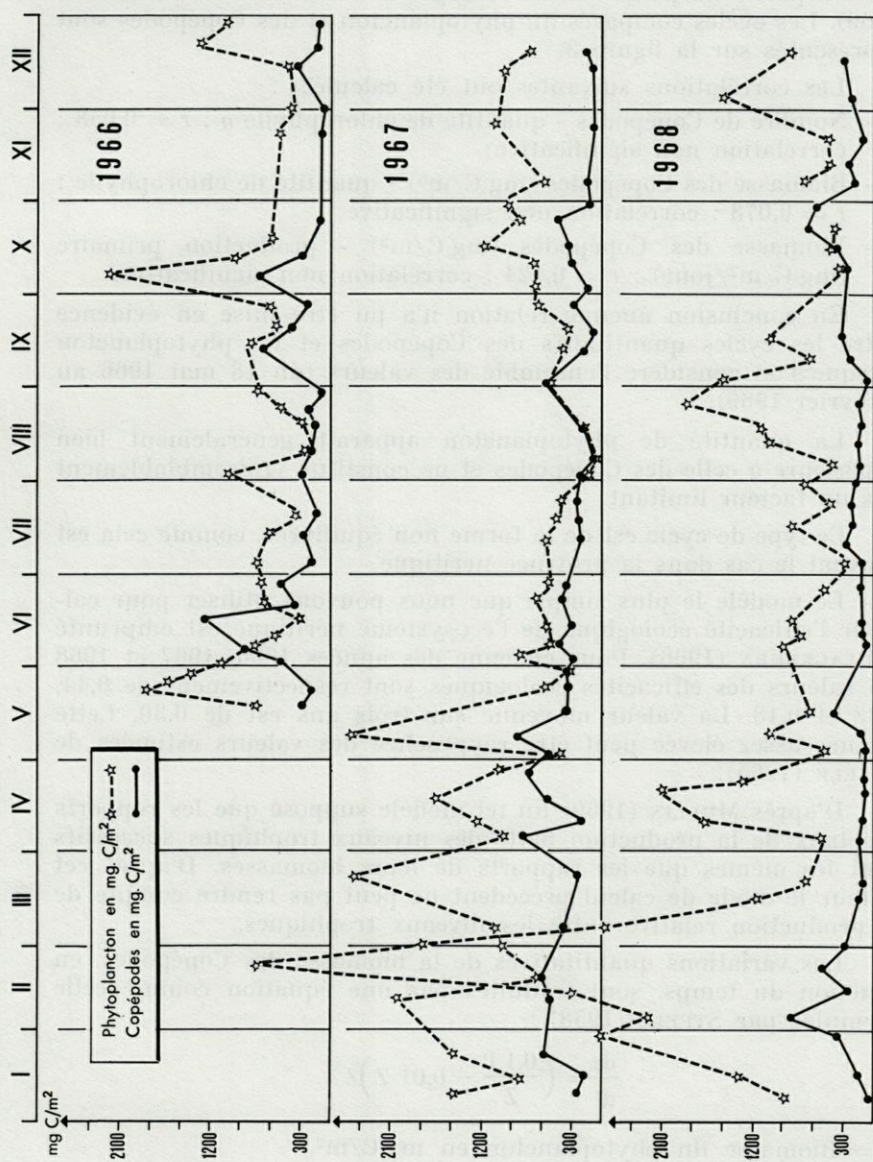


Fig. 3. — Cycle comparé du phytoplancton et des Copépodes.

Dans le cas du zooplancton nous obtenons la quantité de carbone à partir du poids sec en utilisant le coefficient 0,40 (MULLIN, 1969). Les cycles comparés du phytoplancton et des Copépodes sont représentés sur la figure 3.

Les corrélations suivantes ont été calculées :

- a - Nombre de Copépodes - quantité de chlorophylle *a* :  $r = 0,058$  : corrélation non significative;
- b - Biomasse des Copépodes (mg C/m<sup>3</sup>) - quantité de chlorophylle :  $r = 0,073$  : corrélation non significative;
- c - Biomasse des Copépodes (mg C/m<sup>2</sup>) - production primaire (mg C/m<sup>2</sup>/jour) :  $r = 0,024$  : corrélation non significative.

En conclusion aucune relation n'a pu être mise en évidence entre les cycles quantitatifs des Copépodes et du phytoplancton lorsque l'on considère l'ensemble des valeurs (du 18 mai 1966 au 3 février 1969).

La quantité de phytoplancton apparaît généralement bien supérieure à celle des Copépodes et ne constitue vraisemblablement pas un facteur limitant.

Ce type de cycle est de la forme non équilibrée, comme cela est souvent le cas dans la province néritique.

Le modèle le plus simple que nous pouvons utiliser pour calculer l'efficacité écologique de l'écosystème néritique est emprunté à BLACKBURN (1966). Pour chacune des années 1966, 1967 et 1968 les valeurs des efficacités écologiques sont respectivement de 0,44, 0,38 et 0,18. La valeur moyenne sur trois ans est de 0,30. Cette donnée assez élevée peut être rapprochée des valeurs estimées de STEELE (1965).

D'après MULLIN (1969) un tel modèle suppose que les rapports des taux de la production nette des niveaux trophiques successifs sont les mêmes que les rapports de leurs biomasses. D'après cet auteur le mode de calcul précédent ne peut pas rendre compte de la production relative entre les niveaux trophiques.

Les variations quantitatives de la biomasse des Copépodes, en fonction du temps, sont traduites par une équation comme celle formulée par STEELE (1958) :

$$\frac{dz}{dt} = \left( \frac{0,1 P}{Z} - 0,01 Z \right) Z$$

P = Biomasse du phytoplancton en mg C/m<sup>2</sup>,

Z = Biomasse du zooplancton en mg C/m<sup>2</sup>,

0,1 P est le taux de croissance théorique ou production de la biomasse du zooplancton et 0,01 Z le taux de mortalité.

Le taux de mortalité par unité de biomasse est proportionnel à celle-ci. La production des Copépodes pour les années 1966, 1967 et 1968 est respectivement :

— Année 1966 (du 18 mai au 27 décembre) :

P mg C/m<sup>2</sup>/jour : 727.

Z mg C/m<sup>2</sup>/jour : 326.

La production du zooplancton est de 72,7 mg C/m<sup>2</sup>/jour, la productivité journalière, soit le rapport production/biomasse : 0,22.

La production primaire nette est de 334,51 mg C/m<sup>2</sup>/jour.

Le rapport des productions, considéré comme mesure de l'efficacité écologique, est de 0,21.

— Année 1967 (du 10 janvier au 19 décembre) :

P mg C/m<sup>2</sup>/jour : 862.

Z mg C/m<sup>2</sup>/jour : 326,4.

La production du zooplancton est de 86,2 mg C/m<sup>2</sup>/jour, la productivité journalière de 0,26 et le rapport des productions de 0,25.

— Année 1968 (du 9 janvier au 17 décembre) :

P mg C/m<sup>2</sup>/jour : 1 211.

Z mg C/m<sup>2</sup>/jour : 220.

La production du zooplancton est estimée à : 121 mg C/m<sup>2</sup>/jour, la productivité journalière est de 0,55 et le rapport des productions de 0,36.

La moyenne établie sur ces trois ans donne une efficacité écologique de l'écosystème néritique voisin de 27 %. Ce résultat n'est pas très différent de la valeur obtenue en utilisant le modèle de BLACKBURN.

Nous ne connaissons pas l'action des prédateurs sur le cycle global des Copépodes. Le Golfe du Lion constitue une aire de ponte et de production importante de poissons planctonophages comme la Sardine et l'Anchois. L'effet des organismes planctoniques strictement carnivores sur la masse globale des Copépodes paraît limitée dans le temps et dans l'espace.

La prédation des Copépodes entre eux est plus difficile à déceler et nécessite des études expérimentales qui n'en sont qu'à leur début. GAUDY (1970) donne des exemples de cannibalisme chez *Temora stylifera*.

Connaissant la productivité à l'échelle spécifique (RAZOULS, 1973) soit 6 % obtenus chez *Centropages typicus* et *Temora stylifera* on peut être tenté de la transposer à l'ensemble des populations selon le calcul de HARVEY.

La moyenne annuelle de la biomasse des Copépodes est de

282,55 mg C/m<sup>2</sup>/jour, la production moyenne journalière est de 16,95 mg C/m<sup>2</sup> et l'efficacité écologique n'est plus alors que de 5,1 %.

La valeur de la production est assez éloignée des 70 mg calculés d'après l'équation de STEELE et elle est trop faible pour rendre compte des accroissements de la biomasse.

En utilisant cette valeur, ce n'est plus 1/10<sup>e</sup> du stock de phytoplancton qui est utilisé, mais seulement 1/100<sup>e</sup>, ce qui paraît également trop faible. La valeur réelle de la production moyenne, les valeurs absolues étant variables en fonction du temps, est sans doute comprise entre 20 et 70 mg C/m<sup>2</sup>/jour. En effet, si l'on envisage les périodes d'accroissement de la biomasse pendant lesquelles la production est supérieure à la « mortalité », la valeur moyenne de la production constatée est de 20,5 mg C/m<sup>2</sup>/jour si l'on tient compte de toutes les périodes d'augmentation ou de 25,55 pour les périodes où l'accroissement est supérieur à 6 mg C/m<sup>2</sup>/jour.

Connaissant le taux de mortalité moyen journalier (RAZOULS, 1974) soit 3 458 individus par pêche et le poids sec moyen de 1 000 individus : 4,773 mg, on obtient une disparition journalière de 16,12 mg C/m<sup>2</sup>. La production nette journalière peut donc être estimée entre 36,6 et 41,65 mg C/m<sup>2</sup>.

La productivité est de 13 à 15 % et le rendement écologique compris entre 10,9 et 12,5 %.

Les valeurs ainsi calculées doivent être les plus proches de la réalité.

## CONCLUSION

Des pesées fréquentes de lots de 1 000 Copépodes tout au long de l'année, exprimées en poids sec, permettent de suivre les variations de la biomasse.

Un équilibre de la population globale s'établit autour de la valeur moyenne de 285,34 mg par pêche obtenue au moyen d'un filet du type Hensen egg de 0,160 mm de vide de maille.

En raison du filet utilisé, les valeurs de la biomasse sont sous-estimées du fait de la perte des très jeunes stades, mais la fraction ainsi perdue est faible.

Les relations entre les variations annuelles de la biomasse globale des Copépodes et les facteurs du milieu envisagés (température, phytoplancton) ne permettent pas d'obtenir un modèle annuel simple reliant les divers paramètres de l'écosystème envisagé.

L'estimation de la production nette est fondée, d'une part sur

les périodes d'accroissement de la biomasse, et sur le calcul du taux journalier de « mortalité ».

La production journalière nette est estimée à 39,12 mg C/m<sup>2</sup> et la productivité à 14 p. cent.

Le rendement écologique est compris entre 11 et 13 p. cent.

### RÉSUMÉ

Les variations annuelles de la biomasse globale des Copépodes dans la province néritique du Golfe du Lion sont obtenues à partir de pêches verticales au moyen d'un filet type Hensen de 0,160 mm de vide de maille. Le poids sec moyen pour 1 000 Copépodes est de 4,773 mg (Cv = 39 %). Le poids sec moyen par pêche établi sur trois années est de 285,34 mg (soit pour 20 m<sup>3</sup> ou pour 0,41 m<sup>2</sup> de surface) avec des valeurs extrêmes de 46 et 1 249 mg.

Aucune relation n'a pu être observée entre les variations quantitatives des Copépodes et du phytoplancton.

Les variations de la biomasse à l'intérieur d'un mois sont généralement très supérieures aux différences entre mois.

La production nette journalière est estimée à 39,12 mg C/m<sup>2</sup>, la productivité à 14 % et le rendement écologique compris entre 11 et 13 %.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die jährlichen Schwankungen der globalen Biomasse der Copepoden im neritischen Bereich des Golfe du Lion wurden durch Vertikalzüge mit einem Hensen-Netz (0,160 mm Maschenweite) ermittelt. Für 1 000 Copepoden beträgt das mittlere Trockengewicht 4,773 mg (Cv = 39 %). Das mittlere Trockengewicht pro Fang, über drei Jahre, beträgt 285,34 mg (d.h. für 20 m<sup>3</sup> oder für 0,41 m<sup>2</sup> Oberfläche), mit Extremwerten von 46 und 1 249 mg.

Es konnte keine Beziehung zwischen den quantitativen Schwankungen bei Copepoden und beim Phytoplankton festgestellt werden.

Die Schwankungen der Biomasse innerhalb eines Monats sind im allgemeinen weit grösser als die Unterschiede zwischen verschiedenen Monaten.

Die Netto-Tagesproduktion wird auf 39,12 mg C/m<sup>2</sup> geschätzt, die Produktivität auf 14 % und der oekologische Ertrag auf 11 bis 13 %.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANRAKU, M., 1964. Some technical problems encountered in quantitative studies of grazing and predation by marine planktonic copepods. *J. oceanogr. Soc. Japan*, **20** (5) : 19-29.
- BARY, B. M., 1963. Temperature, salinity and plankton in the Eastern-North Atlantic and coastal waters of Britain, 1957. III. — The distribution of zooplankton in relation to water bodies. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **20** (6) : 1519-1532.
- BARY, B. M., 1964. Temperature, salinity and plankton in the Eastern-North Atlantic and coastal waters of Britain, 1957. IV. — The species relationship to water body; its role in distribution and in selecting and using indicator species. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **21** (1) : 183-202.
- BERNARD, M., 1955. Etude préliminaire quantitative de la répartition saisonnière du zooplancton de la baie d'Alger. I. — Année 1950-1951 (C.L.O.E.C. n° 25). *Bull. Inst. océanogr., Alger*, **1965** : 1-28.
- BERNARD, M., 1970. Quelques aspects de la biologie du Copépode pélagique *Temora stylifera* en Méditerranée. Essai d'écologie expérimentale. *Pelagos*, **11** : 1-196.
- BHAUD, M., G. JACQUES & C. RAZOULS, 1967. Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer. Année 1965-1966 (Point côtier). *Vie Milieu*, **18** (1B) : 137-151.
- BLACKBURN, M., 1966. Relationships between standing crops at three successive trophic levels in the Eastern tropical Pacific. *Pacif. Sci.*, **20** (1) : 36-59.
- BOGOROV, B. G., 1934. Seasonal changes in biomass of *Calanus finmarchicus* in the Plymouth area. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **19** : 585-612.
- CLARKE, G. L., 1946. Dynamics of production in marine area. *Ecol. Monogr.*, **16** : 323-335.
- CONOVER, R. J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **11** (3) : 338-345.
- CORNER, E. D.S., 1961. On the nutrition and metabolism of zooplankton. I. — Preliminary observations on the feeding of the marine Copepod, *Calanus helgolandicus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **41** : 5-16.
- CUSHING, D. H. & coll., 1957. Report of the committee on terms and equivalents. *Rapp. P.v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **144** : 15-16.
- DEEVEY, G. B., 1960 a. The zooplankton of the surface waters of the Delaware bay region. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, **17** (2) : 5-53.
- DEEVEY, G. B., 1960 b. Relative effects of temperature and food on seasonal variations in length of marine Copepods in some Eastern American and Western European waters. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, **2** : 54-86.
- DIGBY, P. S. B., 1950. The biology of the small planktonic Copepods of Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **29** : 393-438.

- DOWIDAR, N. M. & A. M. E. MAGHRABY, 1970. The neritic zooplankton of the South Eastern Mediterranean at Alexandria. I. — Distribution and ecology of the zooplankton organisms with special reference to Copepoda. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish., Cairo*, 1 : 226-273.
- FINENKO, Z. Z. & V. E. ZAIKA, 1970. Particulate organic matter and its role in the productivity of the sea. In *Marine Food Chains*, H. H. Steele, Edit., Edinburg.
- GAUDY, R., 1962. Biologie des Copépodes pélagiques du golfe de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 27 (42) : 93-182.
- GAUDY, R., 1970. Contribution à la connaissance du cycle biologique et à la physiologie des Copépodes du golfe de Marseille. *Thèse Doc. Etat, Univ. Marseille Luminy*, 270 p.
- GILAT, E., J. E. KANE & J. C. MARTIN, 1965. Study of an ecosystem in the coastal waters of the Ligurian Sea. II. — Surface zooplankton. *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, 65 (1353) : 1-56.
- HARVEY, H. W., 1950. On the production of living matter in the sea. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 29 : 97-136.
- HARVEY, H. W., L. H. N. COOPER, M. V. LEBOUR & F. S. RUSSEL, 1935. Plankton production and its control. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 20 : 407-442.
- HEINRICH, A. K., 1963. Les cycles des animaux planctoniques et les variations saisonnières des communautés planctoniques dans les océans. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 27 : 15-23.
- HURE, J. & B. SCOTTO DI CARLO, 1968. Comparazione tra lo zooplancton del Golfo di Napoli e del Adriatico meridionale presso Dubrovnik. I. — Copepoda. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 36 : 21-102.
- JACQUES, G., 1970. Aspects quantitatifs du phytoplancton de la région de Banyuls-sur-Mer (golfe du Lion) 1965-1969. *Thèse Doc. Etat Université Paris*, 200 p.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1968. Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer. Années 1966-1967. *Vie Milieu*, 19 (1 B) : 185-195.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1969 a. Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer. Années 1967-1968. *Vie Milieu*, 20 (1 B) : 63-73.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1969 b. Climat et hydrologie à Banyuls-sur-Mer (golfe du Lion) 1965-1968. *Vie Milieu*, 20 (2B) : 279-316.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1971. Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer (Point côtier). Années 1968-1969. *Vie Milieu*, 22 (1B) : 61-74.
- KHAILOV, K. M. & Z. Z. FINENKO, 1970. Organic macromolecular compounds dissolved in sea water and their inclusion into food chains. In *Marine Food Chains*; J. H. Steele Edit., Edinburg.
- LACROIX, G. & G. FILTEAU, 1969. Les fluctuations quantitatives du zooplancton de la Baie-des-Chaleurs (golfe Saint-Laurent) I. — Conditions hydroclimatiques et analyse volumétrique. *Naturaliste can.*, 96 : 359-397.

- LANCE, J., 1964. The salinity tolerances of some estuarine planktonic Crustaceans. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **127** (1) : 108-118.
- LOVEGROVE, T., 1961. The effect of various factors on dry weight values. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **153** : 86-91.
- MARSHALL, S. M., 1949. On the biology of the small Copepods in Loch Striven. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **28** : 45-122.
- MULLIN, M. M., 1963. Some factors affecting the feeding of marine Copepods of the genus *Calanus*. *Limnol. Oceanogr.*, **8** (2) : 239-250.
- MULLIN, M. M., 1966. Selective feeding by Calanoid Copepods from the Indian Ocean. In *Some Contemporary Studies in Marine Science*, H. Barnes, Edit., 545-554.
- MULLIN, M. M., 1969. Production of zooplankton in the Ocean : the present status and problems. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **7** : 293-314.
- NETO, T. S. & I. DE PAIVA, 1966. Ciclo anual do zooplankton colhido na Baía Farta em 1960. *Notas mimeogr. Cent. Biol. aquat. trop.*, **6** : 61 p.
- OMORI, M. 1968. Variations of length, weight, respiratory rate, and chemical composition of *Calanus cristatus* in relation to its food and feeding. Symposium on marine food chains, Contribution n° 10 : 1-26.
- PETIPA, T. S., 1959. Alimentation d'*Acartia clausi* et *A. latisetosa* dans la mer Noire. *Trudy Sevastopol. biol. Sta.*, **12** : 130-152.
- PETIPA, T. S., E. V. PAVLOVA & G. N. MIRONOV, 1970. The food web structure, utilisation and transport of matter and energy by trophic levels in the plankton communities of the Black Sea. In : *Marine Food Chains*, J. H. Steele Edit., 142-167.
- PUTTER, A., 1909. Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. J. Fisher Edit., Jena, 168 p.
- RAZOULS, C., 1965. Les Copépodes. In : *Etude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff*. *Cah. Biol. mar.*, **6** : 219-254.
- RAZOULS, C., 1969. Données sur la biomasse du zooplankton de Méditerranée occidentale. *Vie Milieu*, **20** (1B) : 76-90.
- RAZOULS, C., 1973. Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimations de la production. *Cah. Biol. mar.*, **14** : 361-390.
- RAZOULS, C., 1974. Estimation de la production globale des Copépodes planctoniques dans la province néritique du golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer). I. — Variations annuelles quantitatives. *Vie Milieu*, **24** (2 B) : 257-280.
- REEVE, M. R., 1970. Seasonal changes in the zooplankton of the South Biscayne Bay and some problems of assessing the effects on zooplankton of natural and artificial thermal and other fluctuations. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.*, **20** (4) : 894-921.
- RILEY, G. A., R. J. CONOVER, G. B. DEEVEY & S. B. WEATLAND, 1956. Oceanography of Long Island Sound 1952-1954. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, **15** : 414 p.

- STEELE, J. H., 1958. Plant production in the northern North Sea. *Mar. Res.*, 7 : 1-36.
- STEELE, J. H., 1965. Some problems in the study of marine resources. *Spec. Pubs int. Comm. NW. Atlant. Fish.*, 6 : 463-476.
- STEELE, J. H., 1970. Marine Food Chains, J. H. Steele, Edit., Edinburgh.
- STRICKLAND, J. D. H., 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 122 : 172 p.
- VIVES, F., 1966. Zooplancton neritico de las aguas de Castellon (Mediterraneo occidental). *Investigación pesq.*, 30 : 49-166.
- VUCETIC, T., 1966 a. Quantitative ecology investigations of the zooplankton during the fertilisation experiments in the bay Veliko Jezero (I. Mljet). *Acta Adriat.*, 6 (10) : 1-29.
- VUCETIC, T., 1966 b. On the biology of *Calanus helgolandicus* from the Veliko Jezero I. Mljet. *Acta Adriat.*, 6 (11) : 1-91 (en yougoslave).
- WHEELER, E. H., 1967. Copepod detritus in the Deep Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (4) : 697-702.
- WOODMANSEE, R. A., 1958. The seasonal distribution of the zooplankton off Chicken Key in Biscayne Bay, Florida. *Ecology*, 39 : 247-262.

Reçu le 7 septembre 1973.

## ANNEXE I

Mesures comparées de la biomasse des Copépodes et du phytoplancton au point « B » pour l'ensemble de la colonne d'eau de 50 mètres à la surface. La biomasse du phytoplancton est calculée à partir des mesures de chlorophylle a réalisées par G. JACQUES (comm. pers.). La production primaire est mesurée par la méthode du  $^{14}\text{C}$ .

1966

Date	Nombre de Copépodes/m <sup>2</sup>	Poids sec/m <sup>2</sup>	mg C/m <sup>2</sup>	Q. chl a/m <sup>2</sup>	mg C/m <sup>2</sup>	Production primaire en mg C/m <sup>2</sup> /jour
18- 5	215.000	665	266	12,94	776	—
23- 5	98.000	477	191	30,12	1.807	—
1- 6	245.000	1.200	480	17,80	1.068	—
6- 6	435.000	2.132	853	12,18	731	—
15- 6	575.000	3.122	1.249	4,96	297	—
20- 6	178.000	870	348	10,95	657	—
27- 6	250.000	1.225	490	11,01	661	—
4- 7	243.000	405	162	11,98	719	—
13- 7	133.000	650	260	10,08	605	—
20- 7	70.000	342	137	5,11	307	—
2- 8	50.000	770	308	8,85	531	—
9- 8	98.000	477	191	4,19	251	—
18- 8	73.000	355	142	4,00	240	—
23- 8	120.000	587	235	8,16	490	—
29- 8	33.000	160	64	9,95	597	—
13- 9	420.000	1.765	706	14,00	840	—
19- 9	205.000	1.005	402	8,62	517	—
26- 9	123.000	600	240	9,72	583	—
6-10	233.000	1.847	739	23,35	1.341	—
13-10	138.000	675	270	26,11	1.567	—
17-10	60.000	295	118	15,33	920	—
24-10	65.000	317	127	9,91	595	—
22-11	63.000	307	123	6,97	418	—
30-11	48.000	232	93	6,05	363	—
13-12	40.000	887	355	7,13	428	—
19-12	58.000	282	113	21,81	1.309	—
27-12	65.000	317	127	16,82	1.009	—

1 9 6 7

Date	Nombre de Copépodes/m <sup>2</sup>	Poids sec/m <sup>2</sup>	mg C/m <sup>2</sup>	Q.Chl a/m <sup>2</sup>	mg C/m <sup>2</sup>	Production primaire en mgC/m <sup>2</sup> /jour
10- 1	133.000	615	246	23.89	1.433	—
16- 1	88.000	430	172	13.77	826	—
23- 1	333.000	1.420	568	26.44	1.586	100
10- 2	265.000	1.297	519	33.89	2.033	—
17- 2	208.000	1.017	407	9.10	546	—
27- 2	73.000	940	376	17.83	1.070	493
6- 3	228.000	1.115	446	17.23	1.034	—
23- 3	215.000	902	361	40.61	2.437	—
5- 4	330.000	1.617	647	16.12	967	—
10- 4	130.000	400	160	19.39	1.163	265
17- 4	283.000	1.385	554	27.42	1.645	—
26- 4	345.000	1.897	759	18.12	1.087	—
2- 5	270.000	1.322	529	6.27	376	—
8- 5	260.000	1.242	497	40.27	2.416	—
16- 5	175.000	857	343	25.62	1.537	—
24- 5	175.000	857	343	9.22	553	—
29- 5	185.000	907	363	6.01	361	—
2- 6	153.000	747	299	13.49	809	170
7- 6	218.000	1.125	450	8.61	517	—
13- 6	148.000	722	289	8.63	518	—
22- 6	208.000	1.017	407	11.15	669	—
26- 6	185.000	907	363	8.71	523	93
12- 7	110.000	540	216	9.51	571	—
18- 7	123.000	600	240	7.02	421	—
24- 7	135.000	660	264	6.70	402	380
2- 8	118.000	575	230	2.11	127	—
7- 8	80.000	255	102	3.02	181	—
17- 8	113.000	552	221	6.01	361	—
1- 9	293.000	1.432	573	9.12	547	262
12- 9	90.000	440	176	6.50	390	—
18- 9	45.000	247	99	5.56	334	—
27- 9	128.000	625	250	11.13	668	216
2-10	225.000	375	150	10.86	652	—
11-10	160.000	785	314	11.22	673	—
16-10	170.000	832	333	16.85	1.011	—
25-10	235.000	1.152	461	13.59	815	364
30-10	68.000	330	132	16.14	968	—
6-11	78.000	380	152	6.24	374	—
24-11	63.000	225	90	17.63	1.058	38
14-12	58.000	282	113	16.03	962	—
19-12	45.000	417	167	21.00	720	169

1 9 6 8

Date	Nombre de Copépodes/m <sup>2</sup>	Poids sec/m <sup>2</sup>	mg C/m <sup>2</sup>	Q. chl a/m <sup>2</sup>	mg C/m <sup>2</sup>	Production primaire en mg C/m <sup>2</sup> /jour
9- 1	83.000	160	64	15,76	946	—
16- 1	78.000	390	156	20,15	1.210	252
29- 1	218.000	877	351	44,66	2.680	427
5- 2	105.000	210	84	38,31	2.299	—
13- 2	203.000	652	261	51,51	3.091	827
20- 2	230.000	1.277	511	102,72	6.163	743
29- 2	135.000	662	265	76,65	4.600	1.134
15- 3	48.000	572	229	19,54	1.172	162
20- 3	53.000	257	103	13,71	823	475
4- 4	78.000	362	149	8,56	513	—
10- 4	63.000	307	129	28,50	1.710	389
19- 4	53.000	257	103	34,85	2.091	—
23- 4	35.000	272	109	21,29	1.277	386
3- 5	40.000	195	78	7,51	451	—
9- 5	60.000	312	125	18,01	1.081	—
15- 5	128.000	997	399	11,60	696	547
7- 6	63.000	182	73	14,63	878	713
10- 6	88.000	430	172	12,50	750	—
14- 6	90.000	440	176	13,22	793	416
25- 6	68.000	330	132	8,02	481	546
4- 7	215.000	285	114	4,10	246	—
10- 7	153.000	747	299	4,16	250	246
16- 7	265.000	500	200	12,70	762	—
23- 7	248.000	520	208	7,92	475	344
30- 7	95.000	465	186	13,70	822	—
6- 8	113.000	372	149	6,46	388	159
13- 8	88.000	430	172	17,25	1.035	—
19- 8	88.000	302	121	18,00	1.080	442
26- 8	78.000	380	152	31,25	1.875	—
2- 9	60.000	115	46	25,65	1.539	385
9- 9	133.000	650	260	10,65	639	—
16- 9	205.000	1.005	402	17,88	1.073	202
9-10	140.000	685	274	5,35	321	299
15-10	558.000	947	379	6,50	390	98
22-10	328.000	1.605	642	6,73	404	236
29-10	280.000	1.502	601	9,01	541	—
6-11	158.000	517	207	11,56	694	205
12-11	138.000	675	270	7,20	432	—
20-11	128.000	265	106	7,80	468	166
4-12	205.000	597	239	26,82	1.609	122
17-12	45.000	812	325	15,07	904	196

1 9 6 9

13- 1	40.000	195	78	7,50	450	185
3- 2	112.500	235	94	22,50	1.350	194