

SUR LA PRODUCTIVITÉ DES PEUPLEMENTS MARINS BENTHIQUES.

par

Henri Massé

Station marine d'Endoume, Faculté des Sciences de Marseille.

Résumé

- 1° L'auteur essaie de justifier le sens qu'il donne au terme « production » de matière organique, dans le cas particulier des peuplements marins benthiques.
- 2° Différentes méthodes de calcul de la production, utilisées en écologie benthique quantitative sont présentées et discutées.
- 3° Un nouveau mode de calcul de la production est proposé.
- 4° Un exemple numérique très simple est donné à l'appui de la méthode proposée.

Terminologie.

Il est actuellement impossible de donner une définition générale de la production qui soit acceptée par tous les biologistes. MacFadyen (1948) a passé en revue les différents sens dans lesquels ont été employés les termes « production » et « productivité ». Devant la complexité du problème, il a proposé d'abandonner le terme de production, trop mal défini à son avis ; cependant il n'a pas été suivi dans cette voie.

Depuis, les termes « production » et « productivité » ont été utilisés indistinctement. Pour ne donner qu'un exemple, il suffit de se référer aux comptes-rendus du « Colloque sur les problèmes de la productivité biologique » (Lamotte et Bourlière, 1967). Ces deux auteurs appellent « production nette, la quantité de matière vivante produite à l'échelle de l'individu, c'est-à-dire, la quantité de tissus (ou son équivalent calorifique) effectivement “fabriqué” par celui-ci en un temps donné » alors que Duvigneaud (p. 47) désigne cette notion par l'expression « productivité nette ». En ce qui concerne plus particulièrement la biologie marine, pour le pelagos et, en particulier, pour ce qui touche à la production primaire, un effort de normalisation a été tenté (Cushing et al., 1958). La production est considérée, par ces auteurs, comme la quantité de matière produite, le taux de production étant la production par unité de temps, la

productivité correspondant à la quantité de matière formée dans l'unité de temps et dans l'unité de surface ou de volume.

Depuis, Davis (1963), essayant de faire le point sur la question, a voulu définir des termes applicables à toutes les disciplines de l'écologie. Sans entrer dans le détail de la terminologie de cet auteur, on peut noter qu'il distingue, au départ, deux concepts : celui de *Productivité* correspond à un taux de formation *potentiel* sous des conditions idéales ; celui de *Production* au taux de formation *réel actuel*, compte tenu des *conditions existantes*. De son côté, Steemann-Nielsen (1965), tout en admettant la terminologie de Cushing, préconise l'abandon du mot de « productivité » pour éviter toute confusion et préfère voir utilisés ceux de « production » et de « taux de production ». Le terme de production est alors pris dans un sens large et vague qui doit être toujours précisé dans la publication où il est employé. Pour le benthos, Brotskaja et Zenkevitch (1939), Thorson (1957), Pérès (1961) ont donné une définition claire et précise des termes. Pour ces auteurs, la productivité est définie comme « le pouvoir, pour les êtres vivants, de produire de la matière organique » ; il s'agit d'une notion abstraite et qualitative. La production, au contraire, est « la somme de matière organique produite dans un volume d'eau ou sur une surface donnés, pendant un temps donné ». Malgré l'existence de ces définitions claires et largement admises, certains (Sanders, 1956 ; Birkett, 1959 a) appellent productivité la quantité de matériel produite par unité de temps et par unité de surface.

Birkett (1959 a) reconnaît la nécessité de normaliser les termes et les méthodes en écologie benthique quantitative. Aussi, pour définir la productivité, se réfère-t-il aux définitions admises pour le plancton par Cushing et al. (1958). Il reste à savoir si ces définitions générales sont suivies puisque, depuis, Davis a proposé une terminologie différente bien précise et que Steemann-Nielsen (cf. ci-dessus) a demandé l'abandon du terme de productivité.

Compte tenu du fait que la définition de la production donnée par Thorson est précise, qu'elle n'est qu'un élargissement de l'idée d' « annual production » de Jensen (1919) et a donc un droit d'antériorité certain pour les travaux benthiques, je prendrai, pour ma part, le terme « production » dans le sens de quantité de matière organique produite par un stock donné, vivant sur une unité de surface pendant un temps donné. Cette définition qui se réfère à un intervalle de temps et à une unité de surface, se rapproche de celle de Steemann-Nielsen concernant le taux de production.

Les auteurs ayant abordé le problème de la production secondaire et, d'une façon plus générale, ceux de la production dans les niveaux trophiques élevés, sont d'accord sur les difficultés d'une telle « approche ». Le fait d'aborder cette question dans le milieu marin benthique ne fait qu'ajouter à la complexité, par la difficulté de l'échantillonnage acceptable et le manque de données concernant la biologie de nombreuses espèces marines benthiques. De plus, le fait que les bio-cénoses marines benthiques soient à considérer comme des écosystèmes ouverts dépendant largement des masses d'eau qui transitent au-dessus de leur biotope, en particulier pour l'alimentation et la reproduction, oblige à restreindre les considérations sur la production à un aspect précis du problème.

Ainsi, il me paraît indispensable :

a) de considérer le problème de la production, espèce par espèce, sans chercher à donner des valeurs globales pour tout un peuplement ;

b) de se limiter à l'évaluation de la matière organique (organoproduction de Davis), en faisant abstraction des élaborations inorganiques (exo- et endosquelette). Il est certain, toutefois, que ces élaborations représentent une part importante de l'énergie dépensée par l'animal : toutes les évaluations des transferts d'énergie (énergo-production de Davis) doivent en tenir compte.

Même restreinte à l'étude de l'accroissement pondéral en matière organique d'une espèce ou d'un stock d'espèces, la production est une notion intéressante à connaître car, conçue comme la production nette de matière organique d'une espèce ou d'un ensemble d'espèces, elle rend compte, dans une certaine mesure, du jeu des deux groupes de facteurs antagonistes : la croissance et la reproduction, d'une part, la mortalité et la prédation, d'autre part. Il ne faut pas confondre ces préoccupations avec celles des techniciens des sciences appliquées (zootechniciens par exemple) qui cherchent, pour leur part, à mesurer l'importance d'une récolte, c'est-à-dire l'état et l'évolution d'un stock dans un temps donné.

LES MÉTHODES DE CALCUL DE LA PRODUCTION.

Pour faciliter l'exposé, on considérera que le premier échantillonnage est fait à l'instant t_1 , qu'il fournit N_1 individus en moyenne au m^2 pesant en tout W_1 g (stock initial) ; le poids individuel moyen sera : $W_1/N_1 = V_1$. Le second échantillonnage est fait à l'instant t_2 , il fournit N_2 individus en moyenne au m^2 pesant en tout W_2 g (stock résiduel) ; le poids moyen individuel sera de $W_2/N_2 = V_2$.

C'est Jensen (1919) qui a proposé, le premier, une méthode simple de calcul de la production, basée sur l'examen de deux prélèvements faits à une année d'écart. Le principe de calcul donné par Jensen s'applique à une classe d'âge des individus d'une espèce, chaque classe d'âge étant traitée séparément. Jensen considère, d'une part l'accroissement en poids du stock, d'autre part le recrutement R de jeunes individus dont l'installation est survenue entre les temps t_1 et t_2 . Pour calculer l'accroissement A en poids du stock, il considère d'abord ce qu'il appelle la consommation C (il serait plus exact de dire la mortalité). Jensen admet que les individus qui ont disparu ($N_1 - N_2$), ont été mangés alors qu'ils pesaient en moyenne $(V_1 + V_2)/2$ d'où il déduit :

$$C = (N_1 - N_2) \cdot (V_1 + V_2)/2$$

Il calcule ensuite l'accroissement en poids qui tient compte de la mortalité et de l'accroissement du stock résiduel $A = (C + W_2) - W_1$. Enfin, si R est représenté par la biomasse des jeunes recrutés pour un m^2 de surface, la production P de l'espèce considérée, pour l'année des observations, est : $P = A + R$, en g/ m^2 .

Ce mode de calcul de la production annuelle a fait l'objet de critiques de la part de Sanders (1956) et de Birkett (1959 a). Ces deux

auteurs préconisent, en particulier, des prélèvements beaucoup plus nombreux et surtout plus rapprochés dans le temps. Sanders estime que l'approximation faite sur la consommation n'est pas acceptable, si l'on considère un intervalle de temps d'un an. Selon que le taux de mortalité est plus élevé dans la période qui suit le premier prélèvement ou, au contraire, dans la période qui précède le second, il est certain que la quantité de matière organique détruite variera dans des proportions considérables. Birkett, pour sa part, pense que les taux de croissance et les taux de mortalité des individus sont très variables d'une saison à l'autre et que l'appréciation globale de la production n'a pas de sens. Il propose de ne considérer que des intervalles de temps correspondant aux différentes saisons.

En résumé, il faut reconnaître que, le plus souvent, si l'on excepte le cas des peuplements arctiques et celui des peuplements profonds du système aphyal, l'examen de deux prélèvements pratiqués à un an d'écart ne suffit pas pour donner une idée acceptable de la production. Il faut d'ailleurs noter que Jensen lui-même (p. 12) était conscient de cet inconvénient et qu'il ajoutait parfois un troisième prélèvement pour donner plus de précision à ces estimations ; Thorson (1957) a aussi souligné ce point et rien n'empêche d'adapter la méthode de Jensen à des intervalles de temps plus courts.

Sanders (1956), après avoir émis les critiques ci-dessus évoquées, semble s'être mépris dans l'interprétation qu'il donne (p. 391) du « growth increment » de Jensen. En réalité, la méthode qu'il développe (p. 391 et 392) pour l'appréciation de la mortalité (consommation de Jensen) est la même que celle de ce dernier et aboutit à la formule : $(N_1 - N_2) (V_1 + V_2)/2$, à cela près que la formule de Sanders s'applique à un intervalle de 3 mois. Pour Sanders, la production correspond à la somme des mortalités des différents intervalles de temps considérés et des différentes classes d'âge, à laquelle il ajoute la biomasse du stock résiduel au moment du dernier prélèvement. S'il est exact qu'au moment de la disparition des animaux le poids du stock s'est trouvé amputé de la valeur $(N_1 - N_2) (V_1 + V_2)/2$ de matière organique, il est aussi évident qu'elle n'a pas été entièrement produite entre les instants t_1 et t_2 . A l'instant t_1 , les individus avaient déjà atteint un poids V_1 , correspondant au « capital », d'où découlera, entre t_1 et t_2 , ce que, d'après la définition adoptée plus haut, on désigne sous le nom de production.

Si, à l'instant t_1 , la population étudiée est composée exclusivement de très jeunes individus, l'erreur faite sur le terme $(V_1 + V_2)/2$ est peu importante car V_1 a une valeur faible. Au contraire, si la population est composée de plusieurs classes d'âge, l'erreur faite sur les individus les plus âgés est beaucoup plus importante. De même, le stock résiduel fourni par le dernier prélèvement de l'année peut très bien renfermer de vieux individus qui, à l'instant t_1 du premier prélèvement, avaient déjà atteint un poids correspondant à une production antérieure. Jensen, dans sa méthode, prenait soin de retrancher le poids du stock initial W_1 de la mortalité et du poids du stock résiduel.

En résumé, je pense que la méthode de Sanders n'est acceptable que dans la mesure où, lors du premier prélèvement, l'espèce qu'il étudie vient juste d'effectuer son installation sur le substrat et commence juste à appartenir à la macrofaune benthique, ce qui est, hélas,

rarement réalisé ; dans un tel cas, son calcul de la production sera limité à une seule espèce, les autres n'ayant pas les mêmes dates d'installation sur le biotope étudié.

Birkett (1959 a) a présenté un mode de calcul de la production beaucoup plus complexe et à première vue très intéressant. Poussé par le souci de la normalisation des résultats et de leur éventuelle comparaison avec ceux obtenus pour la production primaire, il a calculé des taux de production journaliers correspondant aux différentes saisons. Sans entrer dans les détails de la démonstration mathématique de Birkett, on peut dire, en utilisant les symboles employés plus haut, qu'il part de l'équation $V_2 = V_1 e^{g_1 t}$, V_2/V_1 étant l'exponentielle d'une fonction linéaire du temps et g_1 le coefficient de croissance de l'espèce dans l'intervalle considéré. Pour un intervalle de temps t_1 à t_2 , on tire de l'équation précédente :

$$g_1 = (\text{Log. } V_2 - \text{Log. } V_1) / (t_2 - t_1)$$

$$(\text{Log. } V_1 = \text{log. } e V_1).$$

Le coefficient de croissance g_1 est supposé constant pendant cet intervalle de temps. Pour obtenir l'accroissement en poids journalier P_1 représentant la production « brute » journalière entre t_1 et t_2 , Birkett pose : $P_1 = g_1 W_1$ où W_1 représente le poids du stock initial.

Birkett opère de la même façon pour obtenir la mortalité journalière ; le coefficient de mortalité est calculé à l'aide des nombres d'individus N_1 et N_2 présents respectivement en t_1 et en t_2 ; la mortalité journalière correspond au poids de matière organique détruite par jour. Enfin, en retranchant la mortalité de la production journalière, Birkett calcule l'accroissement ou la régression journalière du stock.

Seule, la première partie de la méthode de Birkett, qui concerne le calcul de la production, est dans le cadre de mes préoccupations. Une fois connue la valeur de la production journalière dans un intervalle de temps et, compte tenu du fait que le taux de croissance est supposé constant dans cet intervalle, il suffit de multiplier cette production journalière par le nombre de jours, pour obtenir sa valeur pour la période étudiée. En se référant aux exemples numériques donnés par Birkett (p. 5 et 6) et en écartant les deux premiers intervalles de temps où une erreur dans le calcul numérique des coefficients de croissance g_0 et g_1 fausse les données de la production journalière correspondante dans l'intervalle suivant (t_2 à t_3) de 173 jours, cette production est estimée à 32,43 mg, soit une production totale pour 173 jours de 5,607 g/m². Je pense que cette valeur correspond à une sous-estimation de la production réelle.

En effet, on peut essayer, grâce aux données numériques, de comprendre ce qui s'est passé dans cet intervalle de temps. En t_2 , il y avait 378 individus au m², pesant chacun 9,910 mg ; en t_3 , il en reste 289, pesant chacun 44,286 mg. On doit admettre que chacun des 289 individus restants s'est accru de $(44,286 - 9,910) = 34,376$ mg, soit un accroissement total en poids de 9,934 g/m² pour l'ensemble. Nous voyons déjà, en tenant compte seulement de l'accroissement du stock résiduel et en négligeant le poids de matière synthétisée avant leur mort par les individus disparus, que la production est supérieure à celle que donnent les formules de Birkett. L'explication semble tenir au fait que le premier prélèvement de Birkett (en t_2) est effectué en avril à un moment où le poids du stock W_2 est faible ; l'effet de la

croissance estivale ne s'est pas encore fait sentir. Or, c'est à l'aide de ce facteur W_2 ($P_2 = g_2 W_2$) que la production journalière P_2 sera calculée, pour une période s'étendant jusqu'au mois d'octobre et pendant laquelle l'accroissement sera très important. Il aurait fallu un prélèvement supplémentaire entre avril et octobre pour rendre compte plus exactement de cette production. En résumé, mis à part le fait que la méthode de calcul logarithmique de Birkett est longue et délicate, on peut aussi relever à son encontre deux inconvénients : elle exige des intervalles de temps très courts entre les prélèvements et un choix primordial des dates de prélèvement ; si ces intervalles sont trop longs et si le choix des dates de prélèvement est mauvais, le calcul de la production totale pour un intervalle est impossible.

Comparativement, la méthode de Jensen appliquée à l'exemple numérique de Birkett (entre t_2 et t_3) donne une valeur numérique de la production de 11,5 g/m², qui semble beaucoup plus acceptable si on compare à 9,934 g/m², accroissement pondéral des individus du stock résiduel entre t_2 et t_3 . D'autre part, on a vu que Birkett donne des valeurs de la variation journalière de poids du stock et qu'il considère que les variations sont constantes dans un intervalle de temps considéré ; si l'on essaie de calculer la variation totale de poids du stock pour l'intervalle de temps, les valeurs que l'on obtient ne concordent pas avec les variations de la biomasse entre le début et la fin de l'intervalle.

Le but de la présente note est de proposer une méthode de calcul de la production, voisine de celle de Jensen, mais ayant un caractère plus général. Le principe de calcul s'applique à une classe d'âge ou à une classe de taille, s'il est difficile de définir l'âge des individus. Les symboles utilisés sont ceux qui ont été donnés plus haut.

Premier cas : N_1 est supposé supérieur à N_2 .

C'est le cas normal où la prédation et la mortalité entraînent une chute du nombre moyen d'individus au m². L'accroissement en poids du stock résiduel à l'instant t_2 est $(V_2 - V_1) N_2$. Les individus ayant grandi entre t_1 et t_2 , V_2 est supérieur à V_1 .

Le stock $(N_1 - N_2)$ qui a disparu, soit par mortalité dans une population sénescence, soit par prédation dans une population jeune, avait, à l'instant de sa mort, effectué une certaine croissance. On estimera que l'accroissement total correspondant sera $(V_2 - V_1) / 2 \times (N_1 - N_2)$.

L'accroissement total correspondant à la somme des deux accroissements ci-dessus sera :

$$A = (V_2 - V_1) N_2 + (V_2 - V_1) / 2 \times (N_1 - N_2)$$

soit :

$$A = (V_2 - V_1) (N_1 + N_2) / 2.$$

Second cas : N_1 est supposé inférieur à N_2 .

Ce cas, qui peut paraître anormal, se rencontre souvent, particulièrement dans les fonds de l'étage infralittoral. Il est dû à l'action

des courants ou des fortes houles qui entraînent des transferts d'individus aboutissant à un enrichissement des fonds à partir de peuplements de jeunes, éclos plus profondément ou dans une aire contiguë. Il peut être également en rapport avec des migrations d'individus. Du fait que l'on s'adresse à une classe de taille ou d'âge, il est exclu de considérer ces nouveaux venus comme une nouvelle classe d'âge, un nouveau recrutement. Dans ce cas, la mortalité, masquée par les immigrants, ne peut être évaluée. On considérera, d'une part, que la croissance du stock initial est : $(V_2 - V_1) N_1$, d'autre part que la croissance du stock nouvellement implanté $(N_2 - N_1)$ s'est effectuée pour moitié seulement sur le lieu de la récolte. Ici encore, cette estimation semble acceptable si l'intervalle de temps considéré est assez court. L'accroissement total A , correspondant à la somme de ces deux accroissements, sera :

$$(V_2 - V_1) N_1 + (V_2 - V_1) / 2 \times (N_2 - N_1)$$

soit :

$$A = (V_2 - V_1) (N_1 + N_2 / 2).$$

Cette formule est exactement la même que celle écrite plus haut.

Cette formule a donc un caractère général puisque le résultat donné reste exact, qu'il y ait ou non transfert et migration en même temps que mortalité et prédatation. Une fois connue cette fraction de la production qui correspond à l'accroissement d'une classe d'âge ou de taille, il suffit, pour connaître la production d'une espèce, de considérer la somme des accroissements des différentes classes d'âge ou de taille :

$$\Sigma [(V_2 - V_1) (N_1 + N_2) / 2]$$

et d'y ajouter, s'il y a lieu, le poids W des jeunes individus nouvellement établis sur le fond dans l'intervalle des observations. Il est entendu que ce poids W représente le poids moyen des individus présents par unité de surface. Ces jeunes individus sont considérés comme dérivant de larves tombées sur le fond ou d'œufs incubés sur place ; ils ont donc accompli leur croissance benthique sur le lieu de la récolte et leur poids larvaire est considéré comme négligeable par rapport à leur poids de jeunes individus de la macrofaune benthique (taille minimum de 2 mm). La production de l'espèce entre les temps t_1 et t_2 sera :

$$P = \Sigma [(V_2 - V_1) (N_1 + N_2) / 2] + W \text{ g/m}^2.$$

Si l'on veut obtenir une valeur de la production annuelle, il faudra faire la somme des productions partielles dans les différents intervalles de temps considérés. Enfin, si l'on veut connaître la production d'un groupe d'espèces, par exemple l'ensemble des Mollusques filtreurs de matière en suspension, il faudra faire la somme des productions de chaque espèce.

Cette méthode donnera des valeurs numériques identiques à celle de Jensen, dans la mesure où l'on applique la formule de ce dernier à des intervalles de temps courts. Mais son avantage réside dans le fait que s'il y a migration ou transfert d'individus, elle reste applicable, alors que celle de Jensen ne l'est plus ; en effet, $(N_1 - N_2)$ devenant alors négatif ou nul, le terme C de la formule de Jensen n'a plus de sens et l'on ne peut pas calculer le « growth increment ».

APPLICATION NUMÉRIQUE SUR UN EXEMPLE SIMPLE.

Evaluation de la production d'une population de *Spisula subtruncata* (Da Costa) du 6 juin 1966 au 22 juin 1967. Les prélevements ont été réalisés à l'aide d'une suceuse hydraulique (Massé, 1967) et les résultats obtenus sont regroupés dans le tableau ci-dessous.

t	N	V	W
0	992	65	64.480
85	386	74,1	28.602
239	144	74,8	10.771
379	30	113	3.390

t : temps en jours ; N : nombre d'individus au m^2 ; V : poids moyen d'un individu en mg ; W : biomasse en mg des différents stocks.

(Les poids indiqués sont des poids secs de matière organique.)

1. Application de la formule de Jensen.

On considérera un intervalle de temps de un an, uniquement pour montrer qu'un tel intervalle donne des valeurs erronées de la production. Donc, l'intervalle de temps est ici de 379 jours ; le stock initial est de 64.480 mg ; il comprend 992 individus pesant chacun en moyenne 65 mg. Le stock résiduel est de 3.390 mg ; il comprend 30 individus pesant chacun 113 mg. On a donc :

$$C = (992 - 30) (65 + 113) / 2 = 85.618 \text{ mg}$$

$$P = (85.618 + 3.390) - 64.480 = 24.528 \text{ mg}$$

soit :

$$P = 24.528 \text{ g/m}^2.$$

Si l'on applique la formule de Jensen, non plus sur un intervalle de un an mais sur les différents intervalles qui sont donnés ci-dessus, la valeur de la production obtenue est d'environ 9 g/m². On voit ainsi l'importance de l'erreur faite sur le calcul de la production, à l'aide de deux prélevements pratiqués à un an d'écart.

2. Application de la méthode de Sanders.

On se souvient que cette méthode s'applique à chaque intervalle.

— Valeur de la mortalité de 0 au 85^e jour :

$$(992 - 386) (65 + 74,1) / 2 = 42.147 \text{ mg.}$$

— Valeur de la mortalité du 85^e au 239^e jour :

$$(386 - 144) (74,1 + 74,8) / 2 = 18.016 \text{ mg.}$$

— Valeur de la mortalité du 239^e jour au 379^e jour :

$$(144 - 30) (74,8 + 113) / 2 = 10.704 \text{ mg,}$$

soit une mortalité totale de 70.867 mg, en ajoutant le poids du stock résiduel :

$$P = 70.867 + 3.390 = 74.257 \text{ mg}$$

soit :

$$P = 74.257 \text{ g/m}^2.$$

On se rend compte qu'il suffit de retrancher la valeur du stock initial (64.480 mg) pour trouver la valeur de la vraie production.

3. Application de la méthode de l'auteur.

Cette méthode s'applique également sur chaque intervalle.

- Accroissement de 0 au 85^e jour :
 $(74,1 - 65) (992 + 386) / 2 = 6.269 \text{ mg.}$
- Accroissement du 85^e au 239^e jour :
 $(74,8 - 74,1) (386 + 144) / 2 = 185 \text{ mg.}$
- Accroissement du 239^e au 379^e jour :
 $(113 - 74,8) (144 + 30) / 2 = 3.323 \text{ mg,}$

soit une production totale de : 9.777 g/m².

Cette valeur de la production semble tout à fait acceptable.

CONCLUSION.

En ce qui concerne la terminologie employée en écologie benthique quantitative, si les termes de stock et de biomasse sont maintenant admis et compris de tout le monde (encore faut-il prendre soin de préciser s'il s'agit de poids sec de matière organique, de poids humide avec ou sans les élaborations inorganiques...), il n'en est pas de même pour ce qui est des termes « production » et « productivité ». La situation n'est pas trop embarrassante dans la mesure où l'auteur précise clairement dans quel sens il emploie les termes qu'il utilise et il faut reconnaître que l'on a dépassé le stade où l'on confondait biomasse et productivité.

Pour ce qui est du mode de calcul de la production telle qu'elle a été définie plus haut, je pense que la méthode simple proposée ici peut donner de bons résultats et permettre des comparaisons utiles entre différents types de fond et entre différentes aires biogéographiques. Il faut prendre soin de limiter les intervalles entre les prélèvements à trois mois et même à des intervalles plus courts dans les zones où les animaux ont une croissance très rapide. Les intervalles peuvent aussi être réduits pendant la période de l'année où la croissance est le plus rapide. Il est bien évident que des prélèvements uniques ne donneront pas de renseignements sur la production d'un fond. Dans tous les cas, une connaissance générale de la biologie des espèces étudiées est indispensable. Je crois que l'intérêt majeur de cette méthode réside dans le fait que l'on peut tenir compte des migrations ou des transferts d'animaux fréquents dans les biotopes peu profonds, ainsi que d'une certaine hétérogénéité dans la densité du peuplement. Toutefois, il ne faut pas trop limiter le nombre des échantillonnages faits à chaque prélèvement, pour avoir la possibilité de considérer la moyenne des résultats.

Summary

On the productivity of marine benthic populations.

The terms "production" and "productivity" are often mixed up by the ecologists interested in quantitative problems. The author tries to make us his mind on the most acceptable terminology for benthic works. After a critical study of the different methods used for the calculation of the net production of benthic species, an easy process which has a general application is proposed. A simple numerical example is given by the study of a set of samples made off-shore the Camargue coast (north-west mediterranean sea). The production of a population of *Spisula subtruncata* (Da Costa) is evaluated. The different methods of computing the production are applied and the results commented.

Zusammenfassung

Zur Produktivität mariner Benthos populationen.

Die Ausdrücke Produktion und Produktivität werden oft verwechselt von Ökologen, die sich für quantitative Probleme interessieren. Der Autor versucht, eine annehmbare Terminologie für Arbeiten über den Benthos zu finden. Nach einem kritischen Studium der verschiedenen Methoden, die für die Berechnung der Netto-Produktion benthischer Arten verwendet werden, wird ein einfaches Verfahren vorgeschlagen, das generell angewendet werden kann. Es wird ein einfaches, numerisches Beispiel gegeben für eine Serie von Proben, die im offenen Meer vor der Küste der Camargue im nordwestlichen Mittelmeer entnommen wurden. Es wird die Produktion einer Population von *Spisula subtruncata* (Da Costa) geschätzt. Es werden die verschiedenen Berechnungsmethoden für die Produktion angewendet und die Resultate werden kommentiert.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BIRKETT, L., 1959 a. — Production in benthic population. *Int. Counc. Explor. Sea, C.M. 1959 near northern Seas Committee*, 42, pp. 1-12.
- BIRKETT, L., 1959 b. — Integration in quantitative benthic ecology. *Internat. Counc. Explor. Sea, C.M. 1959 near northern Sea Committee*, 44, p. 1.
- BROTSKAYA, O. et ZENKEVITCH, L.A., 1939. — Quantitative evaluation of the bottom fauna of the Barents Sea. *Trans. Inst. Mar. Fisheries and Oceanography USSR*, pp. 99-126. (Trud. Vs. Nau. Inst. Morsk. Ryb. Kb. ok. [VNIRO] 4.)
- CUSHING, D.H. et al., 1958. — Report of the committee on terms and equivalents. In : Contributions to Plankton Symposium 1957. Rapp. et Proc. Verb. Cons. Perm. Internat. Explor. Mer., 144, pp. 15-16.
- DAVIS, C.C., 1963. — On the question of production and productivity in ecology. *Arch. Hydrobiol.*, 59, pp. 145-161.
- JENSEN, P.B., 1919. — Valuation of the Limfjord : 1, Studies on the fish food in the Limfjord, 1909-1917, its quantity, variation and annual production. *Rep. Dan. Biol. Stat.*, 26, pp. 5-44.
- LAMOTTE, M. et BOURRIÈRE, F., 1967. — Problèmes de productivité biologique, 243 pp. Paris, Masson & C° éd.
- MAC FADYEN, A., 1957. — Animal Ecology, aims and methods, 264 pp. London, Pitman & sons ed.
- MASSÉ, H., 1967. — Emploi d'une suceuse hydraulique transformée pour les prélèvements quantitatifs dans les substrats meubles infralittoraux. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 15, pp. 500-505.
- MASSÉ, H., 1968. — Evaluation de la production d'un peuplement benthique. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 266-7, pp. 713-715.
- PÉRÈS, J.M., 1961. — Océanographie biologique et biologie marine, 1, 541 pp. Paris, Presses Universitaires de France éd.
- SANDERS, H.L., 1956. — The biology of marine bottom communities. In : Oceanography of Long Island Sound (1952-1954). *Bull. of Bingham Ocean. Col.*, XV, pp. 344-414.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1965. — On the terminology concerning production in aquatic ecology with a note about excess production. *Arch. Hydrobiol.*, 61 (2), pp. 184-189.
- THORSON, G., 1957. — Bottom Communities (Sublittoral of Shallow shelf). In : Hedgpeth Treatise on marine Ecology and Paleoecology. *Geol. Soc. Am. Mem.*, 67 (1), pp. 461-534.