

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

III. — DYNAMIQUE DES POPULATIONS
ET CALCUL DE LEUR PRODUCTION

par

Claude Razouls
Laboratoire **Arago**, Banyuls-sur-Mer

Résumé

La dynamique des populations de *Centropages typicus* et *Temora stylifera* montre une succession naturelle des générations et non des fluctuations aléatoires.

Le nombre de générations annuelles est de sept chez *Centropages typicus* et, selon les années, de cinq ou six chez *Temora stylifera* dans l'écosystème néritique du golfe du Lion. Seule la première espèce est pérenne alors que la seconde ne joue un rôle dans la production secondaire qu'en période estivale et automnale.

La production moyenne journalière de *Centropages typicus*, établie sur une année, est de 56,78 mg (ou 7,95 mg de poids sec) pour 20 m³ d'eau filtrée (ou 0,41 m² de surface) et la productivité (P/B) de 0,061 avec un coefficient de variation de 52,8 p. cent.

La production moyenne journalière de *Temora stylifera* établie de juin à novembre est de 11,10 mg (ou 2,11 mg poids sec) et la productivité de 0,053 (Cv=32 p. 100).

Introduction

La production de l'écosystème néritique envisagé est fonction de la durée du développement de chaque génération des espèces dominantes.

Les cycles biologiques annuels chez les Copépodes marins sont généralement mal connus, à l'exception des travaux anciens réalisés dans le Loch Striven par Marshall et Orr (1971, 2^e édit.). Dans la Manche, Digby (1950), Razouls (1963) mettent en évidence cinq générations annuelles chez les principaux Calanoïdes : *Centropages hamatus*, *Temora longicornis* et quatre générations chez *Acartia clausi*.

Dans les régions situées à des latitudes plus basses, le nombre de générations annuelles augmente. Gaudy dans le golfe de Marseille, note six générations chez *A. clausi* et seulement cinq chez *C. typicus* et *T. stylifera*. En Floride, Woodmansee (1958) estime à onze le nombre des générations pour une espèce côtière : *A. tonsa* ; chez cette forme, l'intervalle de temps entre deux générations successives varie de quatre à sept semaines tout

au long de l'année. Les températures superficielles sont aussi très élevées (comprises entre 22 et 30°).

En résumé, la plupart des auteurs s'accordent sur le fait qu'il existe, au cours de l'année, une succession de générations bien individualisées, dont le nombre croît en fonction de l'augmentation des températures de l'eau.

Un tel schéma suppose implicitement une période de ponte unique et peu étendue dans le temps pour une population déterminée. L'apparition périodique d'un fort pourcentage de l'un des stades de développement (généralement les adultes) suggère bien un tel mécanisme. Cependant, quelques auteurs indiquent l'existence de deux (ou plus) périodes de ponte successives pour le même individu. Gaudy (1970) démontre expérimentalement ce fait chez *Temora stylifera*.

I. CRITÈRES DE MISE EN ÉVIDENCE DES GÉNÉRATIONS

Les critères utilisés sont suffisamment connus pour qu'il ne soit pas nécessaire d'envisager longuement le bien-fondé de leur choix. Le problème se situe, soit au niveau du schéma qui a réellement cours dans la réalité, soit au niveau de la précision des critères utilisés que nous rappelons brièvement ici :

a) Variations quantitatives

Le cycle annuel quantitatif des adultes d'une espèce est généralement utilisé, plus rarement celui des formes juvéniles. Les pics d'abondance sont interprétés comme représentatifs de l'apparition d'une génération. Il arrive malheureusement que le taux d'une espèce devienne trop faible pendant une période plus ou moins longue de l'année pour que les fluctuations numériques puissent être prises en considération.

Selon le degré d'homogénéité ou d'hétérogénéité de la région étudiée et la méthodologie utilisée, le cycle biologique de l'espèce sera plus ou moins facile à suivre.

b) Évolution du pourcentage des divers stades de développement

Les divers stades du développement sont exprimés en pourcentage par rapport au nombre total d'individus. Théoriquement, ce procédé apparaît comme le plus correct pour suivre les diverses étapes de la dynamique de la population. Normalement, les pourcentages des premiers stades décroissent tandis que la génération évolue vers l'état adulte. La réalité est cependant plus complexe : les premiers stades du développement, souvent très sous-estimés en raison du maillage des filets utilisés, les stades intermédiaires, surestimés par rapport aux derniers stades selon l'importance du taux de mortalité, l'étalement initial de la ponte, la survie des adultes d'une génération antérieure, enfin la possibilité de deux pontes successives, peuvent rendre très discutable l'interprétation des diagrammes de pourcentage.

L'inconvénient le plus sérieux réside dans un changement de population du milieu dû à l'arrivée de formes exogènes dans un autre

état de développement. Nous avons vu au cours de l'étude méthodologique que l'hypothèse de Harvey pouvait s'appliquer pour l'écosystème de cette partie du golfe du Lion (Razouls, 1973).

c) Variations dimensionnelles

La taille des adultes dépendant de la période thermique au cours de laquelle se situe le développement, un examen des histogrammes de taille (Razouls et Guinness, 1973) peut permettre de déceler le passage d'une génération à une autre.

Ce critère est particulièrement utile dans le cas où les variations numériques des adultes ne sont pas significatives ou dans le cas où les taux sont trop faibles.

Malheureusement, l'étalement des tailles et la présence de trois (parfois de quatre) classes rendent l'interprétation difficile. Inversement, la connaissance de la dynamique de la population est intéressante car elle montre qu'une même génération ne peut être caractérisée par une seule classe de taille et que celle-ci varie selon l'étalement de l'arrivée des individus au stade adulte (période estimée à trois semaines, comme nous le verrons ultérieurement).

d) Autres critères

A ces trois principaux critères, les auteurs ajoutent les données suivantes : rapport des sexes et présence de spermatophores sur les segments génitaux des femelles ou, pour certaines espèces, présence de sacs ovigères.

Les pourcentages de mâles et de femelles dans les pêches sont souvent variables. L'étude de *C. typicus* réalisée en deux localités aussi éloignées que Marseille (Gaudy, 1962) et Roscoff (Razouls, 1963) montre qu'il existe un fort pourcentage de mâles au début de l'apparition des générations post-hivernale pour la Méditerranée et printanière pour la Manche. Cependant, à Roscoff, nous enregistrons une seconde poussée de mâles coïncidant avec le maximum de femelles de cette génération. Si le premier fait, par lui-même, n'est guère discutable en raison de la coïncidence dans ces deux localités (ce qui exclut le hasard), l'explication en est délicate. Pour Gaudy, le phénomène serait systématique, ce qui laisserait supposer une vitesse de croissance différente entre les deux sexes.

Contrairement au cas de Roscoff, Gaudy ne constate pas de deuxième maximum de mâles, notre interprétation est plutôt en faveur d'une double ponte, la première ayant réussi préférentiellement chez les mâles, non pour des raisons d'ordre génétique mais plutôt trophique (balance C/N, par exemple). Dans la suite du cycle biologique, nous ne retrouvons plus un phénomène aussi marqué, ni sur les figures de Gaudy. Marshall suggère que c'est en début de cycle annuel, c'est-à-dire au moment d'une importante poussée phytoplantonique, que l'on peut constater ces doubles pontes. A Roscoff, ce phénomène est bien marqué de la mi-février au début de mars (Grall et Jacques, 1964).

Pour la seconde espèce importante : *T. stylifera*, Gaudy estime que le phénomène est le même, mais le taux de cette espèce apparaît comme faible dans le golfe de Marseille et les conclusions de l'auteur à ce sujet nous paraissent discutables. Chez *T. longicornis*, espèce équivalente sur le plan écologique dans la province néritique de la Manche, nous n'avions pas constaté cette différence entre mâles et femelles.

L'ensemble de cette question importante à divers titres sera envisagé après l'étude détaillée des fluctuations numériques des deux espèces *C. typicus* et *T. stylifera* dans les eaux de Banyuls.

Deux autres critères, qui ne sont pas encore utilisés, pourraient être utilement pris en considération : le pourcentage de maturité des ovocytes chez la femelle et le pourcentage, pour un stade copépodite déterminé, des formes proches de la mue, d'après les critères décrits par Drach (1939).

En conclusion, nous pensons avoir montré, après une courte étude critique des divers critères généralement utilisés pour la mise en évidence de la succession des générations, qu'il était nécessaire d'interpréter avec précaution l'ensemble de l'information fournie par ces différents éléments. La précision de ceux-ci limite, une fois encore, la coïncidence du modèle auquel nous aboutissons (Fig. 7), avec la réalité des phénomènes qui se déroulent au sein de l'écosystème.

e) Modalités des comptages et présentation des résultats

Le cycle des variations annuelles des Copépodes étant établi, on peut estimer en première approximation qu'il reflète dans une large mesure le cycle des principales espèces dominantes. Pour des raisons matérielles du fait du très grand nombre de prélèvements réalisés, un choix s'imposait pour l'analyse de cette série. Nous avons choisi de réaliser les comptages sur les points caractéristiques de la courbe générale avec parfois un point de contrôle pris au hasard. Cette méthode a été pratiquée pour les pêches réalisées au moyen du filet Hensen-egg qui, en raison de la grosseur du vide de maille (0,330 mm), reflète bien la coïncidence des variations globales et spécifiques au moins au niveau des adultes.

Nous avons mis en évidence au cours de l'étude méthodologique qu'en période printanière et estivale, en liaison avec les variations dimensionnelles, l'ensemble des adultes était sous-estimé de 50 p. 100 lorsque l'on utilisait le filet Hensen-egg. Afin de comparer les quatre années entre elles nous avons utilisé un facteur de correction (démontré égal à 2).

Nous n'avons pas, pour la raison énoncée ci-dessus, apporté une très grande attention au nombre total des formes juvéniles et nous avons jugé inutile de les faire figurer sur les graphiques d'abondance. La fréquence des analyses a été augmentée pour les pêches effectuées à l'aide du filet Hensen modifié (0,160 mm) car le cycle global n'est pas aussi caricatural que celui fourni par le filet classique.

Par ailleurs, les calculs portant sur la production sont effectués sur les prélèvements de l'année 1968 et nécessitent une plus grande précision.

L'ensemble des données numériques ne sera pas fourni en annexe, les graphiques et les indications dans le texte nous paraissant suffisants ; seules les données utilisées pour les calculs de production sont résumées dans les annexes I et II (pp. 85-86).

2. VARIATIONS QUANTITATIVES ANNUELLES CHEZ *CENTROPAGES TYPICUS*.

Première année: 1965-1966 (Fig. 1)

1^{re} génération.

Au cours du premier mois d'étude (mai) un maximum de formes adultes est noté le 17 avec 6.600 individus (soit après intervention du facteur de « correction filet » : 13.200, ou 660 par m³). Le nombre élevé des adultes se maintient une quinzaine de jours, puis un minimum est constaté le 12 juin avec un taux de 300 individus (soit : 30 par m³).

Les histogrammes de taille envisagés dans un travail antérieur (Razouls, 1973 b) montrent trois classes de taille le 7 mai, correspondant à une génération ancienne et une nouvelle, qui est mieux individualisée le 17 mai (Fig. 1). L'évolution du rapport des sexes est le suivant : $\frac{m}{f} = 2,09 ; 0,75 ; 1,19$. Nous constatons en début de génération une dominance des mâles (1/4 en plus).

2^e génération.

Un second maximum a lieu vers la fin juin (le 24) où l'on dénombre 5.700 adultes (11.400 pour 20 m³ après correction, soit 570 m³).

Comme nous l'avons vu, la taille des animaux présente une valeur minimale annuelle et est bien individualisée.

L'intervalle de temps entre ce maximum et le précédent est de 38 jours. Nous pouvons estimer la durée du développement à 40 ± 5 jours en moyenne.

Dans le cas de cette génération, nous observons une égalité des sexes. Les adultes disparaissent rapidement pour atteindre un minimum dans la dernière semaine de juillet avec un taux, après correction, de 120 adultes pour 20 m³ (soit 6 par m³). Les formes juvéniles sont également peu abondantes.

3^e génération.

Dès juillet, les histogrammes de taille montrent un léger accroissement de celle-ci. Un nouveau maximum d'adultes est constaté à la mi-août (520 le 10, soit 26 par m³). Le temps écoulé depuis le maximum précédent est de 47 jours.

La durée du développement est estimée à 45 jours. Nous notons, au cours du mois de juillet, un léger refroidissement des eaux par rapport à la fin juin et aux premiers jours de juillet, qui peut être cause de cet allongement de la vitesse de développement. Le rapport des sexes est sensiblement égal à 1.

Un nombre minimal d'adultes est pêché le 16 septembre, soit 20 individus pour 20 m³ (ou encore 1 par m³). Cette valeur correspond à l'un des taux les plus faibles rencontrés en cours de cycle annuel.

4^e génération.

Un nouvel accroissement du nombre des adultes intervient vers la fin septembre avec un maximum noté le 27 (4.000 individus par pêche soit 200 par m³). Au cours de cette période, nous enregistrons une forte poussée de stades juvéniles âgés. Le rapport des sexes est déplacé le 27 en faveur des mâles (0,67) comme nous l'avions constaté dans le cas de la première génération annuelle.

De la fin septembre à la mi-octobre nous observons des tailles qui nous permettent de caractériser cette génération.

Le temps écoulé depuis le maximum précédent est de 48 jours. Au cours de cette période, la température moyenne de la couche d'eau est restée constante et relativement élevée (oscillant autour de $18^{\circ},3 \pm 0,4$).

L'étude hydrologique (Bhaud et coll., 1967), montre que les variations thermiques post-estivales sont de faibles amplitudes et que les valeurs élevées se prolongent assez tardivement jusqu'aux premiers jours de novembre.

La durée du développement peut être estimée à 45 ± 5 jours. Cette valeur est comparable à l'intervalle de temps trouvé entre les générations 2 et 3. Les

températures moyennes sont aussi du même ordre (environ 1° d'écart en faveur de la période estivale).

Dès la fin septembre, la concentration des adultes (comme des formes juvéniles) diminue rapidement pour atteindre un taux de l'ordre de 1 individu par m³. A cette époque, le milieu est perturbé par un important dessalement qui joue essentiellement sur la couche superficielle (0-5 m).

5^e génération.

Nous avons indiqué préalablement que le seul critère quantitatif devient inopérant lorsque la concentration des animaux est trop faible. Il est alors possible que le nombre des adultes survivants de la génération précédente soit peu différent du recrutement de la génération nouvelle.

L'examen des histogrammes de taille montre, le 3 novembre, une grande dispersion des classes de taille (Razouls et Guinness, 1973, Fig. 1).

Le rapport des sexes est très favorable aux mâles le 30 octobre, puis les femelles dominent par la suite.

Les indices dont nous disposons et auxquels il convient d'ajouter notre connaissance de l'évolution thermique des eaux depuis la génération précédente ($18,3^{\circ} \pm 0,3$ pour la couche d'eau 0-30 m du 27-9 au 9-11), suggèrent l'apparition d'une nouvelle génération début novembre au taux de 2 individus par m³. D'après les graphiques de Gaudy (1970), la présence d'une génération en novembre nous paraît indiscutable avec, cependant, la moins bonne réussite quantitative de l'année.

Le temps écoulé entre les deux « maximums » est de 43 jours. La durée de développement, dans le cas de cette génération, est de 45 jours.

6^e génération.

Au cours des mois de décembre et janvier nous pouvons suivre la présence de formes juvéniles. Le taux des adultes augmente fin janvier-début février. L'achèvement du développement s'étale du 25 février au 15 mars avec, en moyenne, 350 à 150 adultes par pêche (soit de 20 à 10 par m³).

Les histogrammes de taille mettent bien en évidence cette génération dont les individus femelles et mâles sont de grandes dimensions. Le rapport des sexes n'apporte pas ici d'éléments intéressants.

Le temps écoulé depuis la génération précédente est de 100 jours. La température moyenne de la couche d'eau 0-30 m est de $13,1^{\circ}$ ($16,9^{\circ}$ le 22/11 à $10,8^{\circ}$ le 7/2).

Une diminution notable du nombre d'individus est visible à la fin mars-début avril (1 à 0,5 par m³).

7^e génération.

Au cours du mois d'avril, nous constatons une augmentation du nombre des stades copépodites âgés et, à la fin du mois, une importante arrivée d'adultes. Le maximum est noté le 26 avril avec 900 individus pour 20 m³ (après correction de filet) soit 45 m par m³.

Les histogrammes de taille confirment l'individualité de cette génération (Razouls et Guinness, 1973, Fig. 2).

Le temps écoulé depuis le précédent maximum est de 60 jours. La température moyenne pour la période est de $11,8^{\circ}$, avec des écarts extrêmes de $11,1$ et $13,3$.

Le temps de développement de cette génération est difficile à établir (60 à 80 jours), en raison de l'étalement de la ponte de la génération précédente. Durant cette période, la température correspond au minimum annuel, ce qui devrait avoir pour corollaire un temps de développement supérieur à 100 jours. L'examen de la structure hydrologique à la fin d'avril ne permet pas d'envisager une solution de continuité du cycle biologique.

Deuxième année: 1966-1967 (Fig. 1)

Après la poussée d'adultes observée précédemment, nous constatons un minimum en mai, avec un taux de 200 individus pour 20 m³ (soit 10 par m³). Nous enregistrons ainsi un déphasage par rapport à l'année précédente, où le mois de mai montrait la présence d'une génération dont le taux d'individus était le plus élevé de l'année.

1^{re} génération.

Un nombre maximal d'adultes apparaît le 15 juin avec une concentration de 5.800 individus pour 20 m³ (soit 290 par m³). Le rapport des sexes n'apporte pas d'éléments intéressants sauf les 15/6 et 23/6 où les mâles prédominent ($\varphi / \delta = 0,25$ et $0,65$).

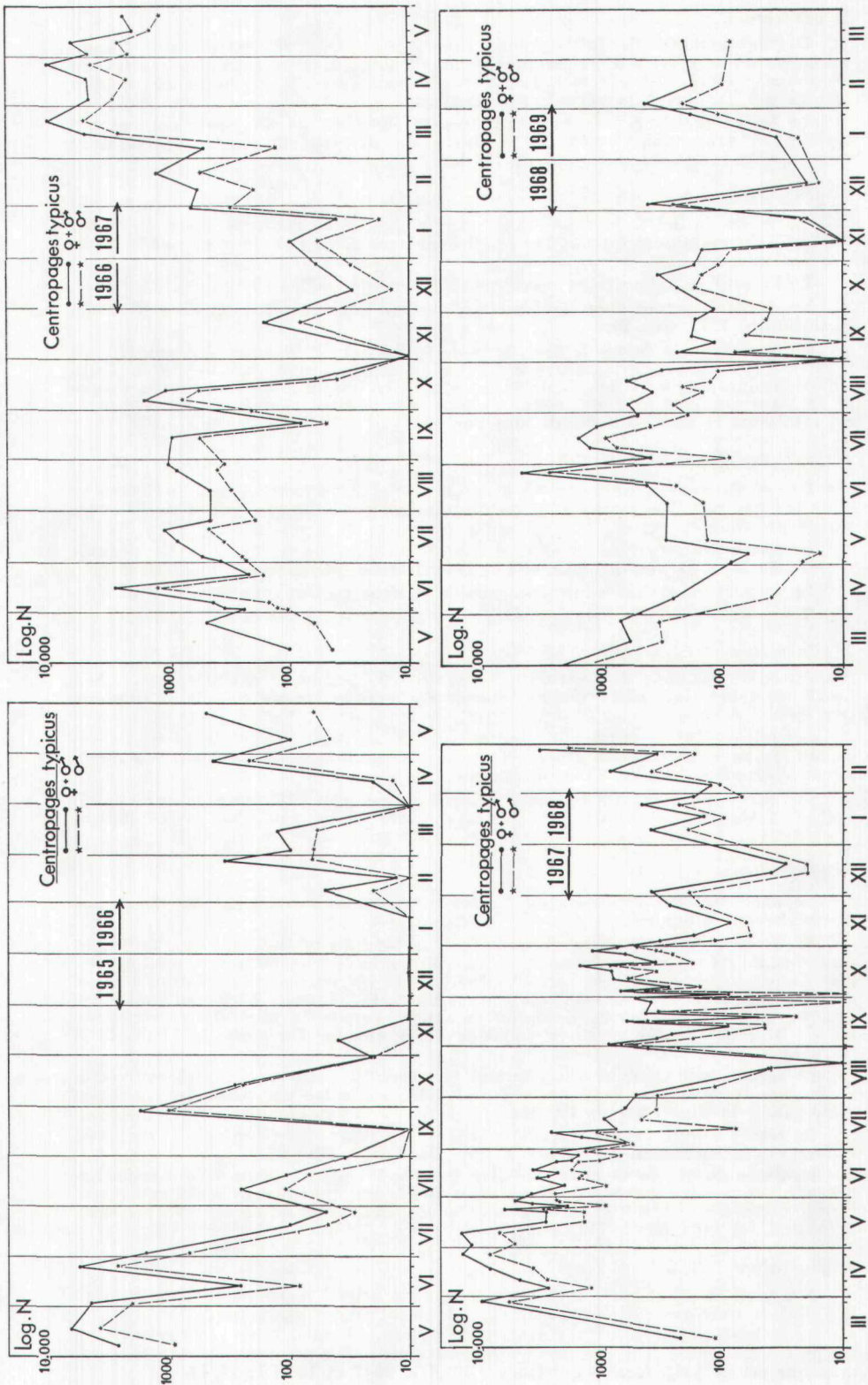


Fig. 1
Centropages typicus
Variations quantitatives des adultes obtenues à l'aide du filet Hensen-egg (0,330 mm de vide de maille).

2^e génération.

Depuis le début de juillet, nous constatons une augmentation des formes juvéniles puis, le 20, une baisse importante. A cette date, le taux des adultes est de nouveau élevé (120 par m³). Les histogrammes de taille montrent des modifications par rapport à la période précédente.

Le temps écoulé depuis le maximum antérieur est de 35 jours, nombre qui correspond vraisemblablement à la durée du développement. La température moyenne de la couche d'eau est de 10°,3.

3^e génération.

De la fin juillet à la mi-août, le taux des adultes demeure assez élevé (46 par m³). Un maximum est observé le 29 août avec 2.080 individus par pêche (soit 100 par m³).

Le 12 août, le rapport des sexes est en faveur des mâles ($\varphi/\delta = 0,53$).

Les tailles, surtout chez les femelles, sont en augmentation sensible (Razouls et Guinness, 1973, Fig. 2).

Le temps écoulé depuis le maximum de juillet est de 40 jours. La température moyenne, au cours du développement de cette génération, est de 18°,4. Cette légère diminution de la température explique à la fois le nombre de jours estimé et le léger accroissement de taille. Le taux des adultes décroît en septembre et est minimum le 22/9 (soit 8 individus par m³).

4^e génération.

Un maximum est apparent le 6 octobre avec 3.280 adultes par prélèvement (soit 164 par m³). Les tailles sont en diminution par rapport à celles de la génération précédente.

Le temps écoulé est de 39 jours. La durée du développement peut être estimée voisine de 35 à 40 jours, tandis que la température moyenne est de 19°,1.

La disparition de ces adultes est rapide et nous ne trouvons plus le 2 novembre que 1 individu par m³.

5^e génération.

Au cours du mois de novembre, le nombre de jeunes et d'adultes est faible. Le 22 novembre, nous observons un taux de 320 adultes par pêche (soit 16 animaux par m³).

Les tailles sont en augmentation. Le temps écoulé depuis le précédent maximum est de 47 jours. La température est de 17°,7 (diminution de 5° environ). La durée du développement est de 45 à 50 jours.

Comme l'année précédente, cette génération est quantitativement sous-représentée et son existence peut être mise en doute ; cependant, les divers indices dont nous disposons nous paraissent suffisants pour affirmer sa réalité.

6^e génération.

La concentration hivernale du 22 novembre au 23 janvier est de 78 adultes par pêche soit 4 par m³.

Le nombre de copépodites s'accroît tout au long du mois de janvier, au fur et à mesure de leur développement et de leur plus grande retenue par le maillage du filet. Leur nombre est maximal du 30 janvier au 10 février. Les adultes apparaissent en grande quantité à la mi-février (maximum le 20 avec 1.290 individus par prélèvement, soit 64 par m³). Le temps écoulé depuis la génération précédente est de 90 jours, la température moyenne de la couche d'eau est de 11°,9 (14°,4 le 22/11 à 10° le 17).

Le recrutement d'adultes se poursuit en mars. Le nombre maximal pour cette génération se situe vers le 25 mars avec 108.000 individus par pêche (soit 540 par m³), valeur la plus forte de l'année.

Le temps écoulé depuis novembre est de 125 jours. La température moyenne est de 11°,8, légèrement inférieure à celle de l'hiver 1966 (13°,1).

La durée du développement peut être estimée à 110 ± 15 jours. Une diminution de la concentration notée fin mars-début avril, indique que le recrutement est terminé, mais, en raison du très grand nombre d'adultes et de leur survie dans le milieu, les taux élevés (192 par m³).

7^e génération.

Fin avril et début mai, nous enregistrons un nouvel accroissement du nombre des adultes, quel que soit le type du filet utilisé.

Le maximum, situé le 26 avril, est de 15.000 individus (soit 750 par m³). Le temps écoulé depuis la génération précédente est de 65 à 50 jours. La température moyenne est de 11°,9 (écarts extrêmes : 10°,6 le 20/2 et 12°,6 le 17/4).

Résumé et discussion du cycle biologique établi à partir du filet Hensen-egg.

25 mois de prélèvements verticaux réalisés à l'aide du filet Hensen-egg ont permis de mettre en évidence 14 générations.

La réussite numérique au niveau des adultes est très variable d'une génération à l'autre, mais aussi d'une année à la suivante, pour le même numéro d'ordre d'une génération. Un déphasage de temps apparaît en avril-mai, au moment du réchauffement des eaux, phénomène déjà amorcé pour la génération hivernale et qui se répercute ensuite sur le reste de l'année.

Le temps de développement est en première approximation en forte corrélation avec la température moyenne de la couche d'eau pour chacune des périodes considérées. Cependant, la génération printanière s'écarte de la loi normale, ce qui suggérerait, soit un effet de la poussée phytoplanctonique (bien que l'effet sur la taille n'ait pas été démontré), soit un effet du gradient thermique croissant. Mis à part le fait qu'il est nécessaire d'introduire un terme correctif de mai à octobre, en liaison avec la diminution de taille des organismes, le filet Hensen utilisé et la technique de pêche pratiquée semblent pouvoir rendre compte avec vraisemblance du cycle biologique. La régularité du cycle observé et les amplitudes des variations numériques paraissent confirmer, d'une part, une certaine individualité de l'écosystème et, d'autre part, une valeur de l'hétérogénéité spatiale inférieure à celle de l'évolution quantitative de la population.

A partir de mars 1967 et jusqu'au mois de mars 1969, seul le filet Hensen modifié est utilisé dans la poursuite de l'étude du cycle biologique.

Troisième année: 1967-1968 (Fig. 1)

Pour l'interprétation du cycle biologique nous ne disposons que des seuls critères quantitatifs et du rapport des sexes. Nous pouvons résumer brièvement le cycle de la manière suivante :

1^{er} génération.

Elle est bien individualisée fin avril-début mai avec le taux le plus élevé de l'année (750 individus par m³). A la fin du mois de mai, la concentration n'est plus que de 95 adultes par m³.

2^e génération.

Dès la fin mai, un nouveau recrutement d'adultes et un rapport des sexes en faveur des mâles ($\frac{Q}{\delta}$: 0,74 le 27/5 et 0,57 le 26/6) laissent présager l'apparition d'une nouvelle génération avec un taux moyen de 190 individus par m³. Au cours de la période considérée, il n'est pas possible d'affirmer la validité des variations quantitatives observées. Deux interprétations peuvent être également envisagées : une hétérogénéité spatiale de la population ou l'arrivée à l'état adulte de plusieurs pontes (2 ?) de la génération précédente.

Cette nouvelle génération paraît couvrir une période allant du 27 mai au 22 juin. Le temps écoulé depuis la génération précédente semble de 50 jours pour l'arrivée de la première ponte à l'état de maturité et de 45 jours pour la seconde. La température moyenne, dans le premier cas, est de 13°,7 (du 10 avril au 25 mai) et de 14°,8 (du 2 mai au 10 juin).

La durée du développement est estimée à 50 jours pour une température moyenne de 14°,2 (accroissement thermique au cours de la période 10 avril-13 juin : 3°). Un minimum du taux des adultes a lieu le 3 juillet (33 animaux par m³).

3^e génération.

Cette génération, moins bien représentée que la précédente, s'étend sur le mois de juillet avec un taux maximal le 10 (138 individus par m³). Ces adultes dispa-

raissent rapidement du milieu pour atteindre à la mi-août une concentration de 2 par m^3 . La durée du développement est de 35 à 40 jours. La température moyenne est de $17^{\circ},1$.

4^e génération.

A la fin du mois d'août et au début de septembre, nous constatons un nouveau recrutement d'adultes dont le taux maximal est de 900 individus par pêche (soit 45 par m^3).

La durée du développement semble être de 45 à 50 jours, tandis que la température moyenne est de $19^{\circ},7$. Cette anomalie apparente entre la lenteur de la croissance et la température ne peut être totalement expliquée. Seule, la connaissance de la position préférentielle des stades par rapport à la thermocline permettrait de résoudre cette question. De la mi-septembre au début d'octobre, les variations quantitatives sont de peu d'importance et non significatives.

5^e génération.

Du 11 au 19 octobre, le taux des adultes est de nouveau important et assez constant. Le maximum est constaté le 19 avec 1.620 organismes par pêche (soit 81 par m^3). La durée du développement est de 35 à 40 jours, la température moyenne de $18^{\circ},5$.

La concentration des organismes diminue à la fin d'octobre pour atteindre une valeur basse le 14 novembre (4,5 animaux par m^3).

6^e génération.

A la fin de novembre et au début de décembre, nous observons une augmentation du taux des adultes avec un maximum le 2 décembre (20 individus par m^3). Le temps écoulé depuis la génération précédente est de $16^{\circ},6$ (écart thermique de $-2^{\circ},5$).

7^e génération.

Dans le courant du mois de janvier, les formes juvéniles sont abondantes et laissent prévoir un nouveau recrutement d'adultes. Le maximum est apparent le 26 février avec 3.330 individus par pêche (soit 166 par m^3).

L'examen de l'évolution du pourcentage des divers stades copépodites, établi depuis le début décembre (Fig. 2), confirme l'apparition de cette génération.

Le temps écoulé depuis la génération précédente est de 80 à 95 jours. La température moyenne pour cette période est de $12^{\circ},3$ (soit une diminution de 3°).

Quatrième année: 1968-1969 (Fig. 1)

A partir du mois de décembre 1967, nous avons utilisé l'un des critères les plus intéressants pour la détermination du cycle biologique, à savoir l'évolution du pourcentage des formes juvéniles. De plus, cette donnée est indispensable pour la mesure de la production de l'espèce.

2^e génération (Fig. 2).

Les adultes de la première génération de l'année 1968, abondants à la fin de février, ont presque totalement disparu à la fin d'avril. Les stades copépodites 1 et 2 sont observés en février-mars et indiquent que la génération suivante est en cours de développement. Au cours du mois de mai, les stades 4 et 5 prédominent. Un recrutement d'adultes est visible dès la mi-mai, le maximum est atteint vers la mi-juin. A cette date, l'augmentation du nombre des stades copépodites 1 et 2 montre que les adultes se sont déjà reproduits.

L'intervalle de temps entre les deux générations est de 95 jours. La température moyenne du 5 février au 15 mai est de 12° .

Le taux des adultes est de 15 par m^3 en début de génération et de 236 par m^3 le 26 juin où nous cumulon les individus de la génération 2 et des premiers arrivants de la génération 3.

3^e génération (Fig. 3).

Vers la mi-juillet, un nouveau recrutement des adultes apparaît avec un taux de 92 individus par m^3 . Ils correspondent à l'évolution des copépodites 1 et 2 de la fin mai. Cette génération serait à son maximum le 16 juillet.

La durée du développement est de 35 à 45 jours, la température moyenne est de 17° .

4^e génération (Fig. 3).

Fin juillet et début août, le nombre des adultes diminue jusqu'à une concentration de 19 par m^3 . Un nouveau recrutement est noté le 19 août. Le taux de cette nouvelle génération est assez faible (33 individus par m^3).

La durée du développement peut être estimée à 35 jours. La température moyenne est de 19°.

Le 2 septembre, le taux des adultes devient très faible (0,5 par m³).

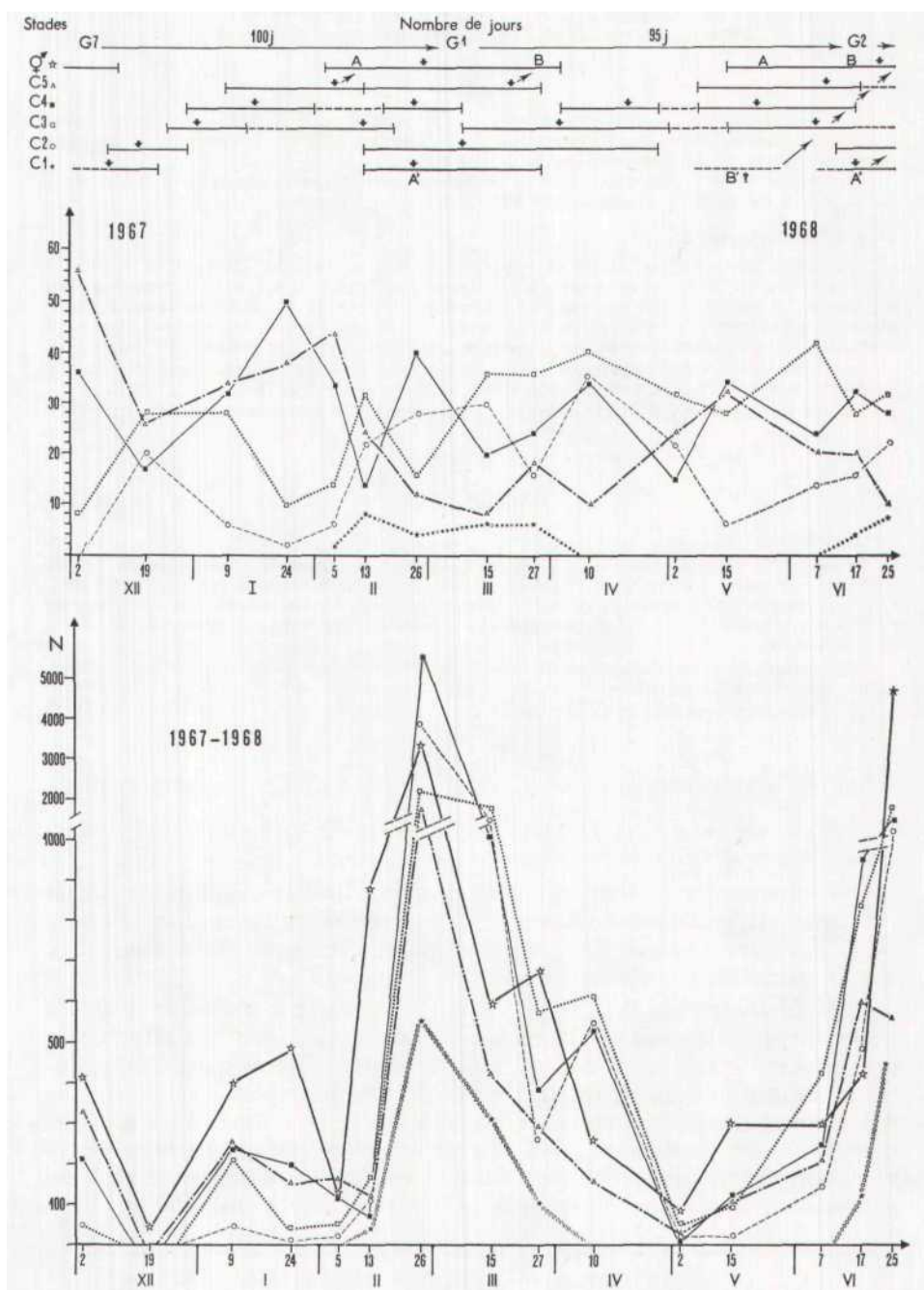


FIG. 2 *Centropages typicus*

Variations quantitatives des différents stades (C₁ à C₆) et pourcentage des différentes formes juvéniles (C₁ à C₅). Interprétation de la dynamique de la population.

5^e génération (Fig. 3).

Dès le début de septembre, nous pouvons observer une assez grande abondance de stades 4 et 5. Le taux des adultes s'élève à 10 individus par m³ vers la mi-septembre.

La durée du développement serait comprise entre 30 et 35 jours. La température moyenne de la couche d'eau est de 19°,1, la température des vingt premiers mètres est de 20°.

6^e génération.

Si l'existence de la génération précédente peut être discutable, le recrutement des adultes en octobre suit l'apparition de nombreux stades copépodites 5. Le taux des adultes est de 18 par m³ vers la mi-octobre.

La durée du développement est de 30 jours, la température moyenne est, comme dans le cas de la 5^e génération, de 19°,1.

7^e génération (Fig. 3).

Le taux des adultes diminue rapidement fin octobre et devient si faible le 12 novembre qu'il ne peut plus être calculé (inférieur à 0,5/m³). Cependant, de nombreux stades 2 et 3 s'observent en octobre et novembre. Le 25 novembre, nous observons un fort pourcentage de copépodites du stade 5 et, le 4 décembre, un taux d'adultes de 20 individus par m³ avec une prédominance des mâles ($\frac{\text{♀}}{\text{♂}} = 0,58$).

La durée du développement peut être estimée à 50 jours. La température moyenne est de 17° (écarts extrêmes : 18° le 15-10 à 15°,3 le 3-12).

De la mi-décembre à la mi-janvier, la concentration des adultes est de 1 par m³.

Année 1969

1^{re} génération (Fig. 3).

Dès la fin du mois de janvier, nous observons une grande abondance de stades juvéniles et un recrutement de formes adultes qui s'accroît en février (23 par m³). Cette première génération hivernale s'étend jusqu'à la fin mars. La présence de nombreux stades 1 et 2 indique que la reproduction est amorcée dès le mois de février.

La durée du développement est de 65 jours pour les premiers adultes formés, à 100 jours pour les derniers.

La température moyenne du 25-11 au 14-2 est de 13°,1 et du 4-12 au 18-3 de 12,3°.

Remarques sur la dynamique de la population de Centropages typicus.

Au terme de quatre années d'étude du cycle biologique de l'espèce, nous pouvons faire les remarques suivantes :

— aucun des critères utilisés pour discriminer chacune des générations n'est totalement satisfaisant, même lorsqu'ils sont conjugués, et il demeure parfois une certaine part d'interprétation subjective des informations écologiques ;

— le temps de développement est en forte corrélation avec la température moyenne de la couche d'eau dans laquelle s'effectue la croissance. Ce fait nous a incités à utiliser ce critère dans l'interprétation de graphiques. Il existe cependant des anomalies systématiques qui laissent supposer que la valeur absolue de la température ne peut pas expliquer totalement la durée du développement. Le sens de la variation thermique (croissant dans le cas des générations 2 et 3 ou décroissant de la génération 6 à 7) pourrait jouer un rôle.

FIG. 3 *Centropages typicus*

Variations quantitatives des différents stades (C₁ à C₆) et pourcentage des différentes formes juvéniles (C₁ à C₅) (suite). Interprétation de la dynamique de la population.

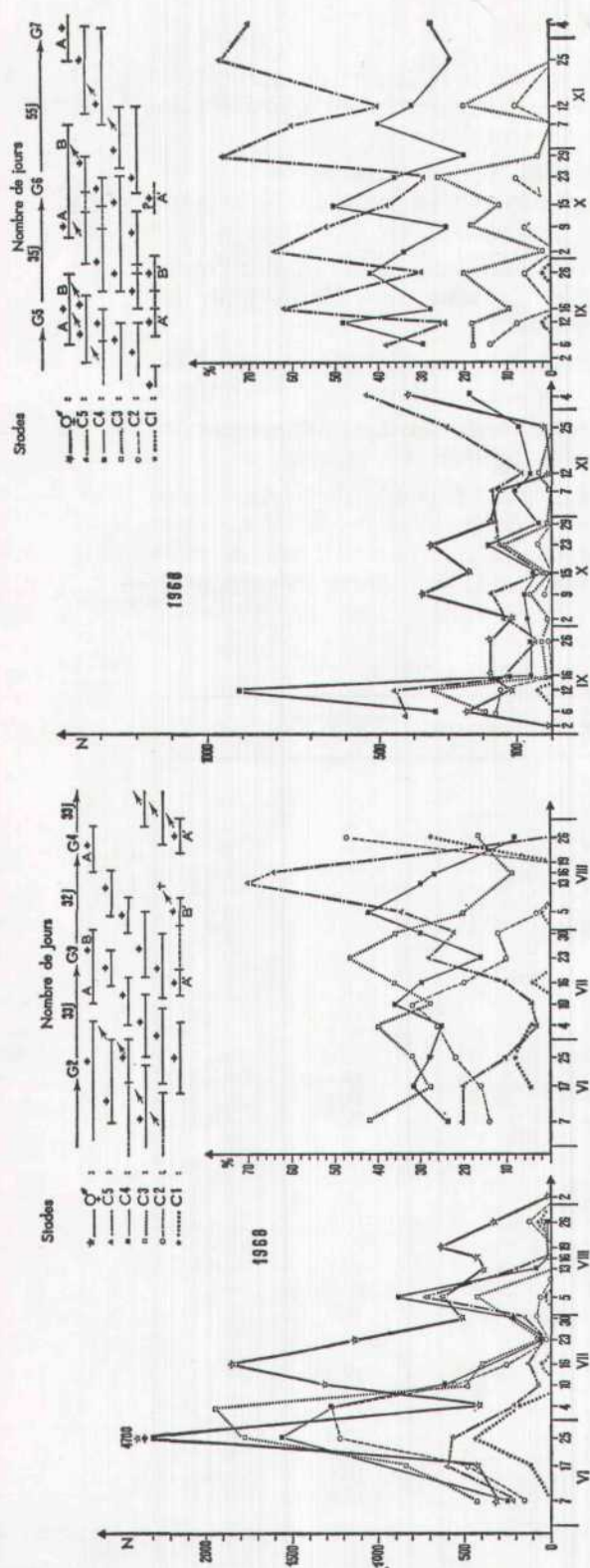
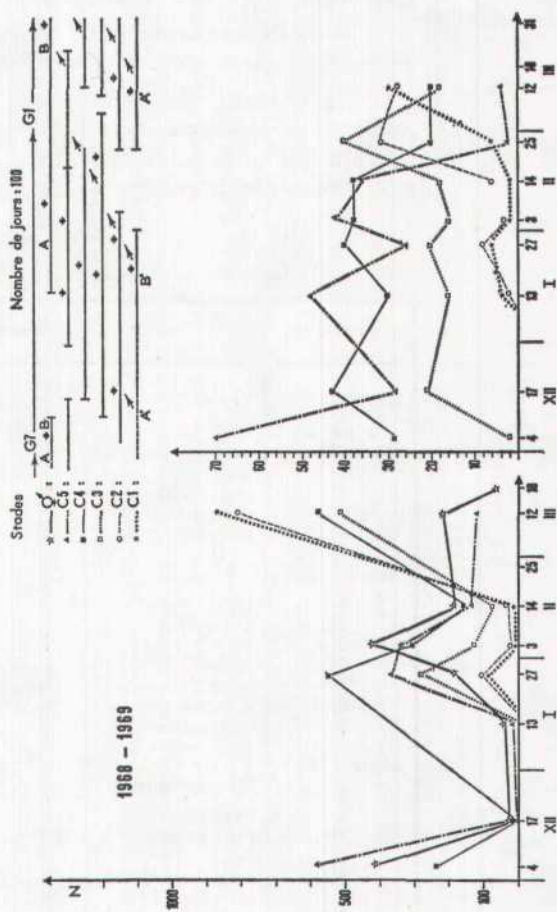


FIG. 3



Nous n'avons pas pris en considération le temps de maturation des ovocytes, dont les données dans la littérature sont quasi inexistantes. Celle-ci doit cependant être très rapide.

Les nauplius se développent de 48 à 72 heures après la ponte en hiver, les premiers C₁ apparaissent environ 18 jours après la ponte (S. Razouls, comm. pers.).

Les taux des adultes sont très variables d'une génération à l'autre et pour chaque année. Il apparaît qu'ils sont plus élevés pour les quatre premières générations annuelles.

La comparaison des quatre années révèle un déphasage d'une quinzaine de jours dans les périodes d'apparition des générations.

Nous dénombrons sept générations annuelles dont les principales caractéristiques sont exposées dans le tableau 1.

Le nombre de générations annuelles dépend, dans une large mesure, de la durée du développement. Cette dernière paraît en forte corrélation avec la température moyenne de la masse d'eau. Si nous exprimons les nombres de jours (tableau 1) par leurs valeurs loga-

TABLEAU 1 Données synthétiques sur le cycle biologique de *C. typicus*

n° génération	mois	nombre/m ³	Durée de développement (jours)	température moyenne	dt°
Année 1965					
1 ou 2	—	—	—		—
2 (3)	mai (15)	660	—		—
3 (4)	juin (24)	570	40	15,3	+3,0
4 (5)	août (15)	26	45	19,3	+1,3
5 (6)	septembre (27)	200	45	18,3	-1,5
6 (7)	novembre (9)	2	45	18,3	-0,1
Année 1966					
1	février-mars	15	100	13,1	-6,0
2	avril-mai	45	70	11,8	+1,7
3	juin	290	45	15,2	+6,0
4	juillet (20)	120	35	19,3	+0,7
5	août (29)	100	40	18,4	-1,5
6	octobre (6)	164	35	19,1	+1,9
7	novembre (22)	16	50	17,7	-3,9
Année 1967					
1	février-mars	64-540	90-120	11,8	-2,3
2	avril-mai	750	50-65	11,9	+3,7
3	mai-juin	190	45-50	14,2	+1,9
4	juillet (10)	138	35-40	17,1	+4,8
5	août-septembre	45	45-50	19,7	-0,5
6	octobre (19)	81	35-40	18,5	-1,0
7	novembre-déc.	20	45-50	16,6	-2,5
Année 1968					
1	février (26)	166	80-95	12,3	-1,4
2	mai-juin	15-236	95	12,0	+4,5
3	juillet (16)	92	35-45	17,0	+4,3
4	août	33	35	19,0	+0,1
5	septembre	10	33	19,1	+0,5
6	octobre	18	30	19,1	-0,5
7	décembre (4)	20	50	17,0	-2,7
Année 1969					
1	février-mars	23	65-100	13,1-12,3	- 4, 6

rithmiques, la valeur de la corrélation qui lie la durée du développement est de $-0,85$ pour $n = 26$ paires de mesures, l'équation de la droite de régression (Fig. 4, 1) est :

$$\log y \text{ (jours)} = -0,049 t^{\circ} + 2,501.$$

Le tableau montre certaines « anomalies » comme, par exemple, les générations 3 (4) de 1965 ; 1, 3 et 7 de 1966 ; 2 de 1967, etc. Ces résultats suggèrent que d'autres facteurs agissent secondairement sur le temps de croissance.

La quantité de phytoplancton dans le milieu ne paraît pas jouer de rôle, ne constituant pas par elle-même un facteur limitant comme nous l'avons vu (Razouls et Guinness, 1973). Gaudy (1970) aboutit également à la même conclusion.

Nous constatons que les principales anomalies entre la droite théorique et les générations correspondent aux numéros d'ordre 2 et 7

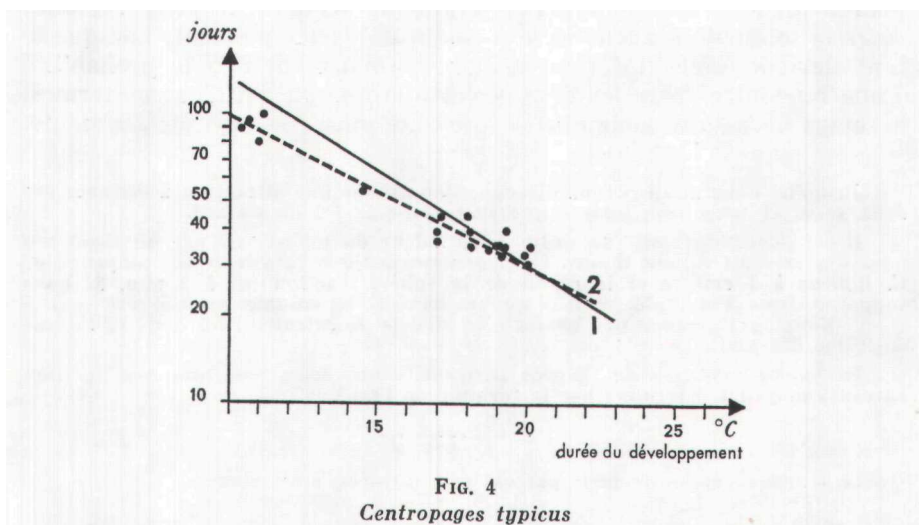


FIG. 4
Centropages typicus
Corrélation entre la durée du développement et la température.

(c'est-à-dire les générations printanière et automnale). L'amplitude et le sens du gradient thermique pourraient intervenir comme facteur correctif de la température moyenne.

Nous avons indiqué dans le tableau 1 l'écart extrême de température (dt°) entre le début et la fin de la période de développement. A toutes les températures moyennes sont ajoutées ou retranchées les valeurs $dt/2$. Nous obtenons alors un coefficient de corrélation de $-0,95$ pour $n = 24$ paires, et une droite de régression d'équation :

$$\log y \text{ (jours)} = -0,051 t^{\circ} + 2,5166 \text{ (Fig. 4, 2).}$$

Si nous supprimons deux mesures, nous obtenons une corrélation de $-0,96$ et une nouvelle équation :

$$\log y \text{ (jours)} = 0,052 t^{\circ} + 2,5312.$$

L'introduction, dans les calculs, du gradient thermique améliore le coefficient de corrélation mais joue faiblement sur le coefficient de pente et le point à l'origine.

Le nombre des générations (7) trouvées pour la région de Banyuls, est supérieur à l'estimation faite par Gaudy dans le golfe de Marseille où les conditions thermiques des eaux ne sont pas très différentes (1). Ce fait nous incite à penser, en admettant la validité des nombres retenus, qu'il convient de faire une distinction entre le nombre théorique de générations résultant du cycle biologique de l'espèce dans un écosystème défini et le nombre constaté en fonction de caractéristiques méthodologiques ou locales.

La situation particulière du golfe de Marseille, soumis par les coups de vents du secteur Nord à des perturbations hydrologiques plus importantes que la région de Banyuls (notamment des remontées d'eau profonde), peut expliquer dans une large mesure les différences dans les nombres de générations.

Si la concentration des adultes n'intervient pas sur la durée du développement de la génération à qui elle a donné naissance, elle peut avoir une action sur l'intervalle de temps qui peut s'écouler entre la maturité sexuelle et le moment de l'accouplement. Lorsque le taux devient faible (inférieur à deux animaux par m³) la probabilité d'une rencontre entre les deux sexes diminue ou, en d'autres termes, le temps nécessaire pour que la fécondité puisse se réaliser augmente.

Jusqu'ici nous ne disposons d'aucune donnée sur une attraction à distance des deux sexes et nous supposons que seule joue la loi du hasard.

Il est possible d'avoir un ordre de grandeur du temps mis par un Copépode pour explorer un volume donné. Nous pouvons estimer la vitesse (v) moyenne de *C. typicus* à 1 cm/sec et le rayon de la sphère d'action (s) à 2 mm. Si nous supposons que l'individu se déplace au hasard, le volume exploré est égal à $\pi s^2 v$. Nous appliquerons par analogie le modèle de calcul utilisé dans la théorie cinétique des gaz.

La valeur moyenne de l'espace parcouru entre deux rencontres est le libre parcours moyen l déterminé par la formule de Clausius :

$$l = \frac{3}{4} \frac{1}{n \pi s^2}$$

Le temps t nécessaire pour parcourir la distance l est alors :

$$t = \frac{l}{v}$$

Pour une concentration de un adulte par m³, la valeur de t est de 69 jours.

Pour une concentration de deux adultes par m³ (le rapport des sexes étant égal à 1), nous trouvons une valeur de t proche de 1 mois.

Pour une concentration de 20 par m³, t est voisin de 3 jours. Nous pouvons constater que le taux des adultes peut être à prendre en considération notamment dans le cas de la dernière génération annuelle numériquement assez faiblement représentée.

A partir et au-dessous du seuil de 4 individus par m³, les possibilités de reproduction deviennent très faibles. La première génération annuelle de février-mars pourrait, dans ce cas, avoir une origine différente et ne pas être issue de la précédente.

Seule l'expérimentation et une meilleure connaissance des valeurs des concentrations en fonction des facteurs chorologiques pourront préciser l'importance de cette hypothèse sur la dynamique de la population. L'ensemble des résultats concernant la dynamique de cette espèce nous conduit à envisager un modèle proche de celui de Gaudy, 1970 (Fig. 7).

(1) La valeur de la pente fournie par Gaudy, 1970 (égale à - 1,73 pour *C. typicus*) est calculée en partant de l'équation de Belehraděk (1930) : $y = a/x^b$ soit, après transformation : $\log y = \log a - b \log x$ où y représente le temps et x la température. La pente (b) est déterminée par :

$$b = \frac{\log y^2 - \log y^1}{\log x^2 - \log x^1}$$

Rapport des sexes.

Les variations du rapport des sexes dans le temps sont généralement constatées chez les principaux Copépodes qui font l'objet de cycles annuels. Les causes possibles de ces fluctuations ont été résumées brièvement par Gaudy (1970) et Moraitou-Apostolopoulou (1972). Si le fait est admis, il convient de noter que la plupart des prélèvements réalisés par les auteurs proviennent de pêches horizontales.

Chez *C. typicus*, il a été constaté, pour certaines générations et plus particulièrement les premières, une prédominance des mâles sur les femelles (Gaudy, 1962 ; Razouls, 1963).

A Banyuls, nous obtenons par pêche verticale avec le filet Hensen-egg un rapport ♀/♂ égal à 1,09 pour la période allant du 7-5-1965 au 26-6-1967 (soit 55 mesures), les écarts extrêmes étant de 0,25 et 2,85. Il n'y a que 15 cas sur 55 où le pourcentage des mâles dépasse celui des femelles.

Avec le filet Hensen modifié, le rapport ♀/♂ n'est pas très différent : 1,25 pour la période du 6-3-1967 au 12-3-1969 (soit 66 mesures) avec des écarts extrêmes de 0,44 à 4,00.

Nous n'avons pas tenu compte des pêches dans lesquelles le taux des adultes était trop faible pour être valablement pris en considération.

Les résultats sont assez comparables à ceux obtenus par Gaudy dans le golfe de Marseille.

3. VARIATIONS QUANTITATIVES ANNUELLES CHEZ *TEMORA STYLIFERA*

Première année: 1965-1966 (Fig. 5)

1^{re} génération.

Au cours du premier mois d'étude (mai), l'espèce est représentée dans le milieu par un taux très faible de formes juvéniles et d'adultes (2 pour 20 m³ soit 0,1 par m³).

La taille des adultes est élevée, en moyenne 1,797 mm pour les femelles et 1,790 mm pour les mâles. Dans le courant du mois de juin, le taux est encore très faible (maximum de 24 avec 100 individus par pêche soit 5 par m³). Les tailles sont en nette diminution et atteignent le minimum annuel début juillet (Razouls, 1973 b, Fig. 3).

Au cours de ce mois, le taux varie peu (6 adultes par m³ le 19-7).

2^e génération.

En août, le recrutement des adultes devient important, un maximum est noté le 19 avec 392 individus par pêche (soit 20 par m³).

Les histogrammes de taille montrent une légère augmentation des dimensions. La température moyenne de la couche 0-30 mm du 24-6, date d'apparition de la première génération, au 10 août, est de 19°,3. Le temps écoulé entre les deux pics d'adultes, qui pourrait correspondre à la durée de développement de la deuxième génération, serait de 45 à 30 jours.

3^e génération.

Nous constatons de la fin septembre à la mi-octobre un nouveau recrutement d'adultes. Le 27-9 le rapport des sexes montre une forte dominance de mâles

(♀/♂ = 0,30). Le nombre d'individus pêchés est de 2.500 (soit 125 par m³). Ces valeurs correspondent au maximum annuel. Les classes de taille se déplacent vers des valeurs plus fortes. La température moyenne est de 19°,1, avec un gradient thermique de — 2°.

La durée du développement est voisine de 40 jours.

4^e génération.

Dans le courant du mois de novembre, nous observons un taux élevé d'adultes qui se maintient en décembre. Le maximum de cette génération paraît se situer vers la mi-novembre (taux de 100 individus par m³).

La durée du développement est de 45 jours. La température moyenne est de 18°,3 avec des écarts de $\pm 0°,3$.

5^e génération.

En janvier, le taux des adultes et des formes juvéniles est très faible. Le minimum a lieu le 4-1, avec 4 individus pour l'ensemble de la colonne d'eau (soit 0,2 par m³). En février et début mars nous observons un nouveau recrutement d'adultes avec le 3-3, une concentration de sept individus par m³.

Les histogrammes de taille permettent d'individualiser cette génération. Les longueurs totales moyennes sont de 1,765 mm chez les femelles et 1,762 chez les mâles, le 4 février ; 1,807 chez les femelles et 1,799 chez les mâles le 15 mars (Razouls et Guinness, 1973, Fig. 3 et 4).

Le temps écoulé depuis la génération précédente est de 75 à 80 jours. La température moyenne est de 13°,4 (écarts extrêmes de 16°,8 à 10°,8). A partir de la mi-mars et durant les mois d'avril et de mai, le taux des adultes devient très faible (0,1 par m³). Les stades juvéniles sont mieux représentés. L'apparition d'une nouvelle génération, à cette période de l'année, est problématique.

Deuxième année: 1966-1967 (Fig. 5)

1^{re} génération.

Dans le courant du mois de juin, nous observons l'arrivée de formes adultes et de nombreuses formes juvéniles, âgées. La concentration des adultes est à la mi-juin de 560 animaux pour 20 m³ après correction de maillage (soit 28 par m³). Les histogrammes de taille (Fig. 5) permettent de caractériser une population de petite taille (longueur totale : femelle, 1,405 mm ; mâle, 1,531 mm).

2^e génération.

Les adultes de cette génération viennent s'ajouter dans le courant de juillet aux précédents. De ce fait, la variation numérique des adultes ne permet pas de discriminer nettement les deux générations.

Les histogrammes de taille semblent bien indiquer, tout au moins pour les femelles, un certain recouvrement des deux générations au début de juillet. L'abondance des stades copépodites âgés vers la mi-juillet et un rapport des sexes en faveur des mâles le 13-7 (♀/♂ = 0,12), constituent les indices qui laissent supposer la présence d'une génération en juillet. Le taux pour ce mois qui est aussi le plus élevé de l'année, est de 4.200 adultes par pêche (soit 210 par m³).

3^e génération.

A la fin du mois d'août, nous constatons un nouveau recrutement d'adultes quantitativement moins abondant. Le taux maximal est de 40 individus par m³.

Les histogrammes de taille montrent une légère augmentation des dimensions. A la mi-août le rapport des sexes est en faveur des mâles (♀/♂ = 0,25 le 12). Le temps écoulé depuis la génération précédente, qui doit correspondre à la durée de développement, est de 35 jours. La température moyenne de la couche d'eau 0-30 m pour cette période est de 19° ; jusqu'à la mi-septembre, le nombre des adultes est en diminution, un minimum est observé le 13 (12 individus par m³).

4^e génération.

Dès la fin septembre et le début d'octobre, il apparaît un nouveau pic d'adultes et un grand nombre de formes juvéniles âgées. Le maximum a lieu le 6-10 avec 5.000 adultes par pêche (soit 250 par m³).

Les histogrammes de taille montrent plusieurs classes dont l'interprétation n'est pas claire. Le rapport des sexes n'apporte pas d'éléments intéressants.

Le temps écoulé depuis le maximum précédent correspond à 35-40 jours. La durée du développement est estimée à 30-35 jours. La température moyenne est de 19°,2.

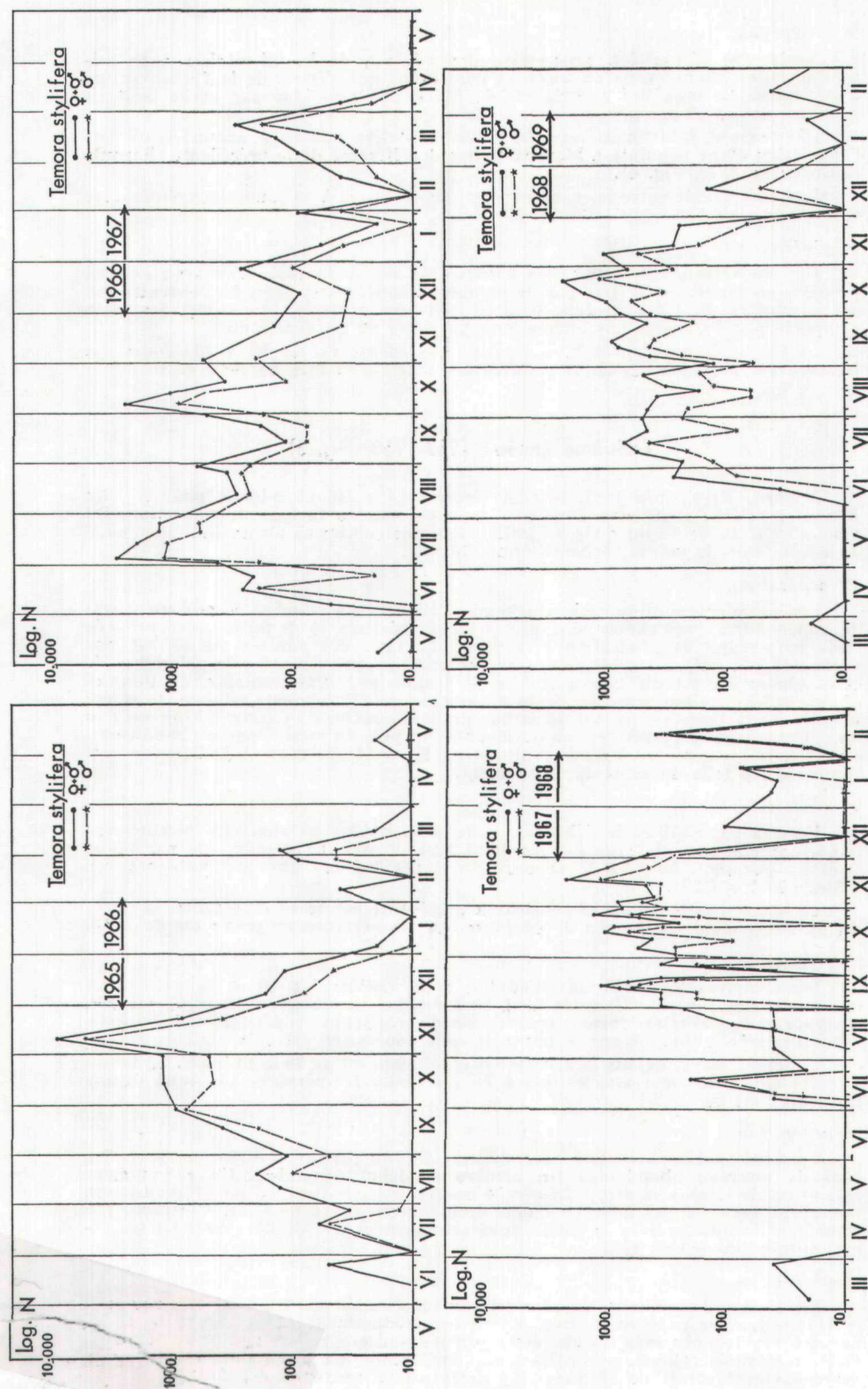


Fig. 5

Temora stylifera

Variations quantitatives des adultes obtenues à l'aide du filet Hensen-egg (0,330 mm de vide de maille).

5^e génération.

Après une disparition progressive des adultes, de la mi-octobre à la mi-novembre, nous observons un nouveau contingent qui s'étend de la fin novembre à décembre. Le taux des adultes est de 100 à 200 individus par pêche (soit en moyenne de 5 à 10 par m³).

L'examen des histogrammes de taille ne laisse subsister aucun doute sur l'apparition d'une population biométriquement différente de la précédente (Razouls et Guinness, 1973, Fig. 4).

Le temps écoulé entre les deux générations est de 50 à 60 jours. La température moyenne est de 17°,2 (du 12-10 au 30-11).

6^e génération.

Une nouvelle poussée d'adultes apparaît au début du mois de mars ; elle est précédée en janvier et février par de nombreux copépodites âgés. La concentration des adultes est de 200 par pêche (soit 10 individus par m³). Le rapport des sexes n'apporte pas d'information intéressante au cours de cette période.

Le temps écoulé depuis la génération précédente est de 90 à 100 jours. La température moyenne est de 11°,7 (avec des écarts extrêmes de 14°,3 et 10°).

Troisième année: 1967-1968 (Fig. 5)

A partir de l'année 1967, le filet Hensen-egg a été abandonné pour le filet Hensen modifié ; il ne sera donc plus tenu compte du facteur de correction. Du mois d'avril au début du mois de juillet, nous ne capturons aucun individu jeune ou adulte dans le volume échantillonné (20 m³).

1^{re} génération.

Les premiers adultes pêchés, comme d'ailleurs un nombre à peu près égal de copépodites, proviennent des prélèvements réalisés le 7 juillet soit près de trois mois après la génération précédente. Le taux des adultes est de 200 par pêche (10 par m³). Cette situation se prolonge jusqu'à la mi-août. L'origine de cette génération est difficile à établir. Il semble peu vraisemblable, au premier abord, qu'elle puisse provenir de la génération de février-mars, si l'on se réfère au rôle de la température sur le temps de développement. Gaudy (1970) suggère un enfoncement de l'espèce et son développement près du fond. Dans ces conditions, en effet, la température à 50 m évoluant de 11° à 14° de mars à juillet, rendrait compte d'une telle durée de développement.

2^e génération.

Vers la fin août et le début de septembre, nous constatons un recrutement important d'adultes, le taux est maximal le 13-9 avec 1.170 individus par pêche (soit 58 par m³). Le 13-9 le rapport des sexes indique une prédominance des mâles ($\varphi/\delta = 0,29$).

Le temps écoulé depuis la génération précédente est de 40 à 55 jours, la durée du développement est proche de 40 jours. La température moyenne est de 19°,8.

3^e génération.

Deux nouveaux maximums d'adultes sont visibles les 16 et 26 octobre et présentent des concentrations de 50 à 70 individus par m³. Les 19 et 21 octobre, nous observons une très forte concentration de très jeunes copépodites (1.200 individus par m³) indiquant que la ponte de cette génération est déjà réalisée.

Le temps écoulé depuis la génération précédente est de 30 à 40 jours. Le temps de développement peut être estimé à 35 jours. La température moyenne depuis septembre est de 18°,2.

4^e génération.

Un minimum apparaît le 6 novembre (21 adultes par m³). Les formes juvéniles sont de nouveau abondantes fin octobre et début novembre. Un recrutement important de formes adultes a lieu le 24 novembre où le taux est de 1.050 animaux par pêche (soit 52 par m³). Le temps écoulé depuis la génération d'octobre, qui semble se confondre avec la durée de développement, est de 35 jours. La température moyenne est de 17°,2.

5^e génération.

En décembre et janvier, l'espèce est peu représentée (de 1 à 5 adultes par m³). A la fin janvier puis en février, les mâles prédominent ($\varphi/\delta = 0,11$ le 13-2). Les copepodites observés durant cette période suggèrent l'arrivée d'une nouvelle génération mais celle-ci, numériquement très faible, est discutable. La durée du développement serait de 80 jours. La température moyenne est de 13°.

Quatrième année: 1968-1969 (Fig. 5)

De la fin de février à la mi-juin, l'espèce paraît avoir complètement disparu du milieu, ou tout au moins son taux doit être extrêmement faible. Fin mars, nous observons exceptionnellement, pour une sortie, une concentration de 1 adulte par m³.

1^{re} génération.

A partir de la mi-juin nous voyons apparaître de nouveau quelques adultes et de nombreux stades copépodites 1 et 2 notamment, qui indiquent la présence d'une génération à cette époque. Du 10 au 16 juillet, le taux des adultes est de 32 par m³.

Les variations quantitatives absolues et les pourcentages des divers stades copépodites indiqués sur la figure 6 sont synthétisés sur le modèle représenté sur la même figure. Ce dernier permet de comprendre les difficultés d'interprétation des graphiques en raison de l'étalement de la ponte (A à B) de la génération. Les flèches verticales indiquent les maximums observés pour un stade donné. La longueur des droites montre le temps de présence d'un stade.

2^e génération (Fig. 6).

Dans le courant du mois d'août, une nouvelle génération d'adultes apparaît. Nous observons deux pics d'adultes correspondant à l'arrivée à l'état adulte des copépodites (A' et B'), issus du début et de la fin de la génération antérieure. Les taux sont du même ordre les 5 et 26 août (soit 24 par m³). La durée du développement est de 35 jours. La température moyenne de la couche d'eau 0-30 m est de 18°,8.

Au début de septembre la concentration des adultes tombe à 6 par m³.

3^e génération.

A la fin du mois d'août, les stades copépodites 1 et 2 sont abondants puis, dans les premiers jours de septembre, ce sont les stades 3, 4 et 5. Le taux des adultes est maximal le 16 avec 45 individus par m³. La durée du développement est de 35 jours. La température moyenne est de 19°,1.

4^e génération (Fig. 6).

Au début du mois d'octobre nous observons un recrutement important d'adultes. Le 23 cette génération est achevée, le taux des adultes est le plus important de l'année avec 2.279 individus par pêche (soit 114 par m³). La durée de développement est proche de 30 à 35 jours. La température moyenne est de 19°.

5^e génération (Fig. 6).

Au cours du mois d'octobre et de novembre nous constatons une évolution des stades copépodites qui paraît aboutir courant novembre à une nouvelle génération d'adultes numériquement peu représentés. Le recrutement des adultes apparaît dès le début novembre, ceux-ci provenant de la ponte du début octobre, la température moyenne est encore assez élevée : 18°,1.

Sur le graphique de la figure 6 nous constatons une diminution de la vitesse de croissance du début à la fin octobre et les intervalles de temps entre les différents stades ne sont plus égaux. Dans ce cas, les intervalles séparant les divers stades ont des accroissements de mode logarithmique.

Les taux d'adultes pour cette génération sont de 53 par m³ le 7 et de 12 par m³ à la fin du mois. La durée du développement est de 35 à 45 jours. La température moyenne est de 17° du 15-10 au 25-11.

En décembre l'espèce se raréfie.

6^e génération.

A la fin janvier et en février nous constatons la présence d'adultes et de copépodites. Le taux des adultes est de 1 à 2 par m³, les formes juvéniles de 12 par m³.

L'existence de cette génération est discutable. Le temps écoulé depuis la génération de novembre est de 100 jours. La température moyenne est de 13°,7 (du 12-11 au 3-2).

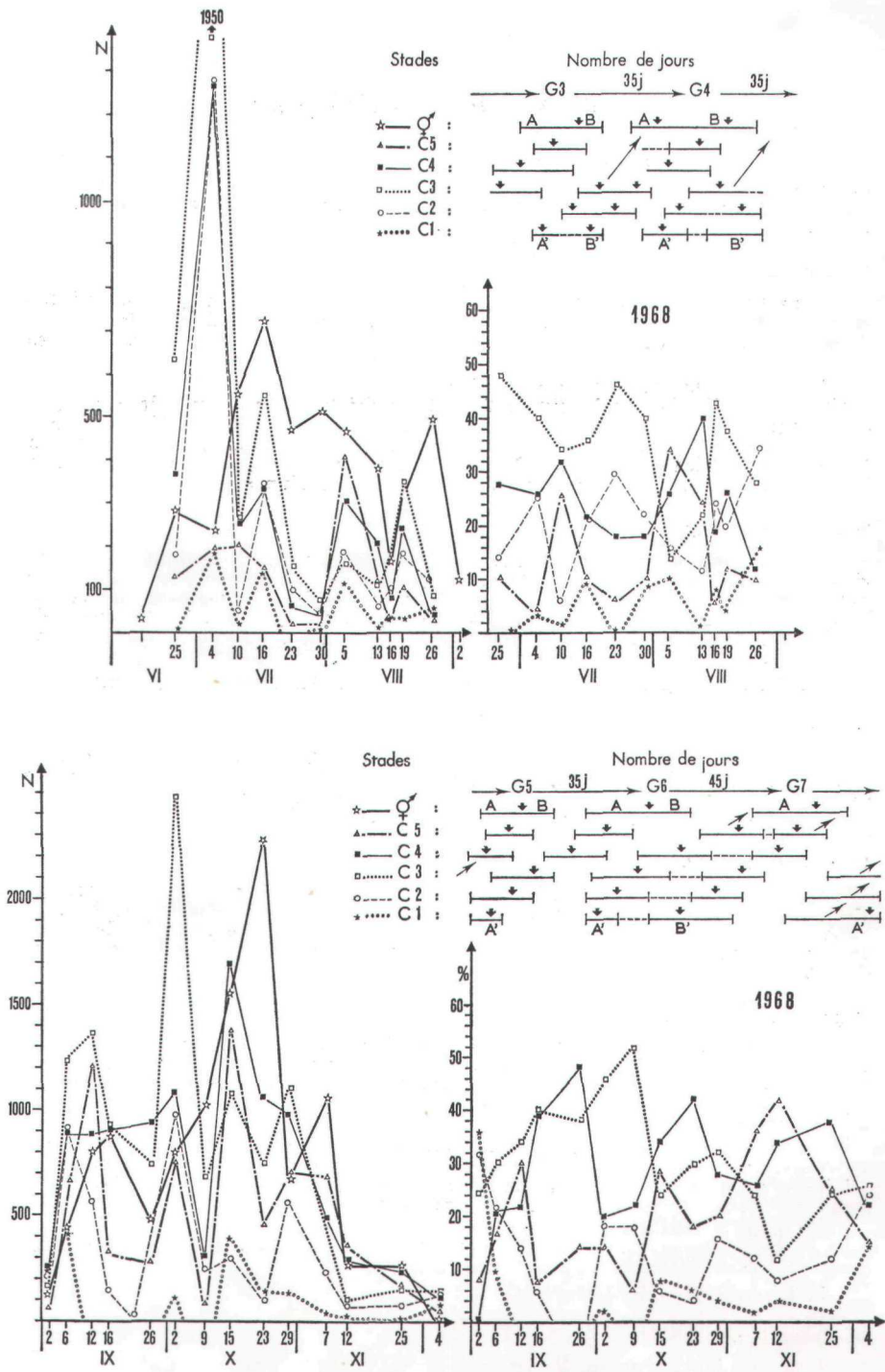


FIG. 6

Temora stylifera

Variations quantitatives des différents stades (C_1 à C_6) et pourcentages des différentes formes juvéniles (C_1 à C_5). Interprétation de la dynamique de la population.

Remarques sur la dynamique de la population de *Temora stylifera*.

Le tableau 2 synthétise les principales données recueillies pendant quatre années sur cette espèce et amène à envisager le modèle de dynamique représenté sur la figure 7.

Les remarques que nous avons développées lors de l'étude du cycle biologique de *C. typicus* sont également valables pour *T. stylifera*.

TABLEAU 2
Données synthétiques sur le cycle biologique de *T. stylifera*

n° génération	Mois	Nombre/m ³	développement	température moyenne	dt°
Année 1965					
1 ?	février-mars ?	—	—	—	—
2 ?	mai ?	—	—	—	—
3	juin-juillet	6	?	14	+ 4,1
4	août (10)	20	35	15,9	+ 1,6
5	septembre (27)	125	40	19,1	— 2,0
6	novembre (15)	100	45	18,3	± 0,5
Année 1966					
1	février-mars	7	80-100	13,4	— 6,0
2 ?	mai (5) ?	0,1	—	12,1	+ 2,5
3	juin (15)	28	—	15,6	+ 6,0
4	juillet	210	30-35	19,2	± 1,0
5	août (20)	40	35	19,0	± 0,5
6	septembre-octobre	250	30-35	19,2	+ 1,4
7	novembre-déc.	5-10	10-60	17,2	— 5,4
Année 1967					
1	février-mars	10	90-100	11,7	— 2,2
2 ?	mai-juin	—	—	13,1	+ 3,7
3	juillet	10	—	16,7	+ 3,4
4	août-septembre	58	40	19,8	— 0,5
5	octobre (15)	50-70	35-40	18,2	— 2,5
6	novembre	52	35-40	17,2	— 2,6
Année 1968					
1 ?	février	0,5-1	80	13,0	— 4,0
2 ?	mai ?	—	—	12,4	— 4,2
3	juin-juillet	32	—	16,2	+ 3,8
4	août	24	35	18,8	± 1,0
5	septembre	45	35	19,1	± 0,5
6	octobre	114	35	19,0	± 0,5
7	novembre	53-12	35-45	18,1-17,0	— 3,5
Année 1969					
1 ?	février	1-2	100	13,7	— 5,0

Le cycle biologique de cette espèce est difficile à mettre en évidence, du fait de la rareté des individus pendant une longue période en début d'année.

La première génération annuelle apparaît en février-mars, mais son taux est extrêmement faible. Elle est vraisemblablement issue de la dernière génération annuelle de novembre qui présente un taux assez élevé (sauf en 1966). Les premiers stades de la génération de novembre se développent à des températures de 18° à 15°,3 du commencement à la fin du mois.

La deuxième génération annuelle, qu'il serait logique de trouver en avril-mai, n'est jamais décelée dans le plancton de Banyuls. La température moyenne pour la période considérée est toujours inférieure à 16°.

Il en est de même à Marseille où Gaudy (1970), sur six années d'observations, ne la décelé jamais.

Par contre, Vives (1966) note sa présence en mai dans les eaux néritiques de Castellon, où la température moyenne de la couche d'eau de 0 à 30 m est supérieure à 15°.

A Naples et Dubrovnik, une poussée de *T. stylifera* est observée en avril par Hure et Scotto di Carlo (1968). Bernard (1970), dans sa monographie sur *T. stylifera*

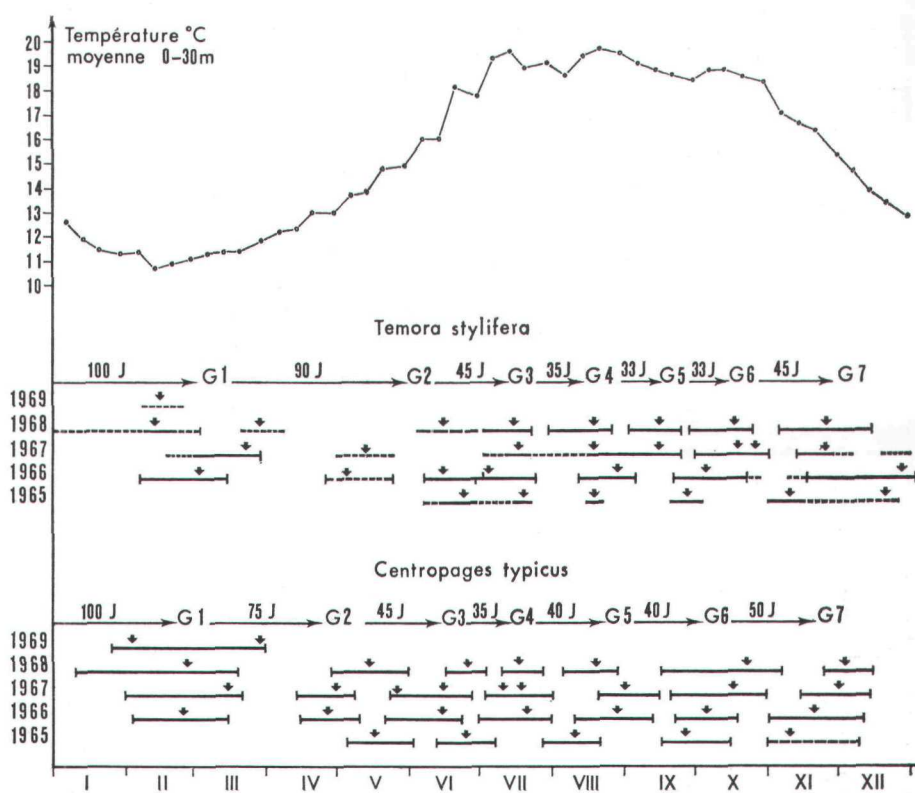


FIG. 7

Modèle de la dynamique des populations de *Centropages typicus* et *Temora stylifera* en relation avec la température moyenne de la couche d'eau surface — 30 cm.

en Méditerranée occidentale, conclut que l'espèce ne peut s'épanouir au-dessous d'un seuil situé vers 14°,5 - 15° (les résultats obtenus à Banyuls corroborent ce fait) mais, pour cet auteur, la température n'est pas le seul facteur en cause. La richesse en phytoplancton et une éventuelle compétition interspécifique pourraient également intervenir sur le taux de cette espèce.

Les relations entre les cycles quantitatifs du phytoplancton et de la masse globale des Copépodes n'ont pu être mises en évidence à Banyuls. Le facteur nutritif, en première approximation, ne paraît pas jouer un rôle limitant.

L'apparition de la génération en juin-juillet pose le problème de son origine du fait de l'apparente solution de continuité du cycle

biologique dans les diverses localités. Les concentrations de cette espèce dans l'écosystème nous paraissent trop faibles durant toute la période hivernale et printanière pour être à l'origine de la génération de juillet (d'après le type de calcul effectué précédemment sur *C. typicus*). Nous ne pensons pas toutefois que l'on puisse faire appel à la notion d'œuf de repos comme c'est le cas pour *Acartia tonsa* (Zillioux et Gonzales, 1970) dans les régions côtières et les baies Nord-américaines.

Dans ces conditions, et contrairement au cas de *C. typicus*, nous sommes conduit à faire une distinction entre cycle biologique naturel et nombre observé de générations en un lieu géographique déterminé.

Dans le premier cas, le cycle biologique naturel comporte un nombre de générations issues les unes des autres, rigoureusement déterminé en fonction de paramètres simples (température, quantité de nourriture, concentration des adultes).

Dans le second cas, nous observons une succession de générations qui peuvent ne pas être reliées entre elles, mais provenir soit de l'immixion au point de référence de populations allochtones, due aux courants ou à l'extension de leur aire de concentration maximale, située dans les autres provinces (côtières ou océaniques), soit d'espèces présentant une dynamique très rapide liée à une très forte hétérogénéité spatiale.

Pour nos localités, *T. stylifera* est dans une situation intermédiaire.

Nous avons représenté sur la figure 7 le modèle de la dynamique des populations des deux espèces, en soulignant les principales périodes d'apparition des adultes (leur maximum est traduit par les flèches verticales).

La température moyenne de la couche d'eau de — 30 m à la surface est indiquée sur le graphique en raison de l'importance de ce facteur sur la durée du développement et, par conséquent, sur l'intervalle de temps qui sépare les diverses générations.

Ce modèle se fonde sur une double hypothèse : une période limitée de ponte chez les femelles et le maintien de l'individualité de l'écosystème contenant la population étudiée.

Pour Bernard (1970), les modèles auxquels nous aboutissons ne traduiraient pas une véritable succession de générations mais simplement une succession d'abondances relatives de divers stades en fonction des conditions externes (notamment la prédation). A l'appui de cette thèse, Bernard, ainsi que d'autres auteurs, démontrent que la femelle peut pondre plusieurs fois pendant toute la durée de sa vie.

Cependant, la périodicité des variations quantitatives observées dans le milieu demeure suffisamment suggestive pour ne pas remettre en cause un modèle à partir de données expérimentales au laboratoire qui n'en sont qu'à leur début. La principale critique ne porte pas sur la stratégie, mais plutôt sur la méthodologie et l'échelle de temps envisagé. Ceci permet d'expliquer, d'une part, les divergences entre divers secteurs géographiques et, d'autre part, les différences entre les années. Ainsi, selon le type de cycle qui se présente, nous pourrions mesurer soit la production à l'échelle d'une génération, soit l'accroissement de biomasse pour une période donnée d'une population dont la structure est définie. Les modes de calcul ne seront pas exactement les mêmes dans les deux cas.

A partir de la génération du mois de juillet, il est plus aisé de suivre l'évolution de la population et de discriminer les générations suivantes. Cependant, en raison de la température élevée et de son effet sur la durée du développement, il est difficile d'observer les coupures entre les générations, surtout au niveau des stades juvéniles.

Nous avons dénombré à Banyuls 5 ou 6 générations selon les années (5 en 1965, 6 en 1966, 5 en 1967 et 6 en 1968). Nous sommes, dans le cas de cette espèce, en présence d'un « cycle géographique annuel », tandis que le « cycle biologique naturel » en Méditerranée est très vraisemblablement de 7 générations.

La durée du développement, estimée à partir de l'interprétation de l'analyse des prélèvements échelonnés sur quatre années, est en forte corrélation avec la température.

Si nous exprimons le nombre de jours (tableau 2) par sa valeur logarithmique, la valeur de la corrélation est de $-0,95$ pour $n = 19$ paires de mesures. L'équation de la droite de régression (Fig. 8, 1) est :

$$\log y \text{ (jours)} = -0,064 \text{ } t^{\circ} + 2,770.$$

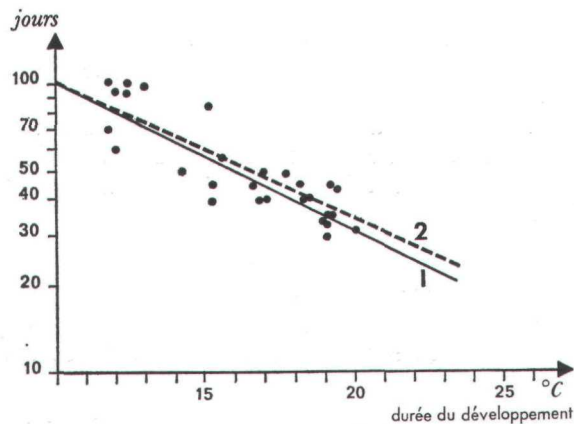


FIG. 8
Temora styliifera

Corrélation entre la durée du développement et la température.

Si nous calculons la corrélation en utilisant non plus la température moyenne, mais une valeur de la température corrigée de $\pm dt/2$ nous obtenons $r = -0,97$ et une droite de régression d'équation :

$$\log y \text{ (jours)} = -0,048 \text{ } t^{\circ} + 2,466 \text{ (Fig. 8,2).}$$

Rapport des sexes.

Le rapport $\frac{\text{mâles}}{\text{femelles}}$, obtenu à partir de pêches verticales au filet Hensen-egg, est de 1,48 pour la période allant du 7-5-1965 au 26-6-1967 (soit 36 mesures). Les écarts extrêmes sont de 0,25 et 8,80. Avec le filet Hensen modifié, le rapport $\frac{\text{mâles}}{\text{femelles}}$ est de 1,42 pour la période du 6-3-1967 au 12-3-1969 (soit 38 mesures). Les écarts extrêmes sont de 0,11 et 3,50. Ces résultats sont très comparables à ceux de Gaudy pour le golfe de Marseille.

4. VARIATIONS QUANTITATIVES COMPARÉES CHEZ CENTROPAGES TYPICUS ET TEMORA STYLIFERA

La plupart des auteurs méditerranéens ont constaté des fluctuations opposées dans les variations quantitatives annuelles de ces deux espèces. Ce fait était généralement interprété en fonction des préférences thermiques de *C. typicus* considéré comme espèce tempérée-froide alors que *T. stylifera* est une forme tempérée-chaude (Duran, 1955 ; Gaudy, 1962).

Dans la Manche le cycle de *C. typicus* peut être suivi de mars à la fin novembre pour des températures comprises entre 5° et 16° (Razouls, 1965) ; pour cette latitude, elle paraît être à sa limite Nord. *T. stylifera* n'est jamais observé dans la Manche où il semble remplacé par *T. longicornis*.

Généralement, *C. typicus* est plus abondant en hiver et au printemps qu'en été et en automne. Ce fait est constant mais les concentrations estivales ou automnales sont parfois encore importantes (comme en septembre 1965, octobre 1966 et juillet 1967). Il en est de même à Naples (Hure et Scotto di Carlo, 1968).

A Roscoff, les deux espèces *Centropages hamatus* et *Temora longicornis* paraissent occuper la même niche écologique que *C. typicus* et *T. stylifera* en Méditerranée. Si l'on exprime le nombre de chacune des deux espèces par rapport à l'autre, les points s'alignent sur une hyperbole équilatère (Razouls, 1963). Il semble bien qu'il existe une relation de compétition entre ces deux formes, comme le suggère le graphique représenté par Razouls (1965).

On peut se demander si la nature de cette compétition n'est qu'apparente ou si elle résulte d'une concurrence directe du type prédateur-proie ou vis-à-vis du même stock alimentaire. Nous n'avions pu établir le mécanisme de cette compétition, ne disposant pas de données sur la répartition spatiale de ces deux espèces. La succession des générations pour chacune d'elles concordait et il semblait que la réussite numérique de chaque génération d'une espèce résultait du taux de l'autre. L'intérêt de l'étude sur ces deux formes résidait dans le fait que le facteur thermique intervenait également sur leur biologie ; ce qui ne semble pas être le cas pour les deux espèces méditerranéennes.

En 1970, Gaudy, pour 36 paires de mesures, conclut à l'existence d'une compétition directe entre les deux espèces. L'ensemble des valeurs après transformation logarithmique s'aligne sur une droite de pente négative, avec un coefficient de corrélation de $-0,72$. Bernard (1970), après un examen attentif des cycles plus ou moins complets de différents auteurs, estime aussi que *C. typicus* est l'un des plus importants compétiteurs vis-à-vis de *T. stylifera*. Un rapport C/T égal à 20 constituerait le seuil d'action.

Nous ne considérerons, dans les calculs, que les moyennes mensuelles du nombre des adultes des deux espèces (1). Après transformation logarithmique, nous avons recherché les corrélations qui pourraient lier chacune des espèces au cycle thermique et leur rapport éventuel. Pour 48 mois nous obtenons :

Temora stylifera - température : $r = + 0,49$

Centropages typicus - température : $r = + 0,03$

Temora stylifera-*Centropages typicus* : $r = - 0,26$.

(1). Contrairement aux résultats obtenus par Gaudy, nos points provenant de 108 paires de mesures ne s'alignent pas sur une hyperbole équilatère.

Nous constatons l'existence d'une corrélation nette entre *T. stylifera* et la température, une indépendance de *C. typicus* vis-à-vis de ce dernier facteur, enfin une corrélation négative entre les deux espèces

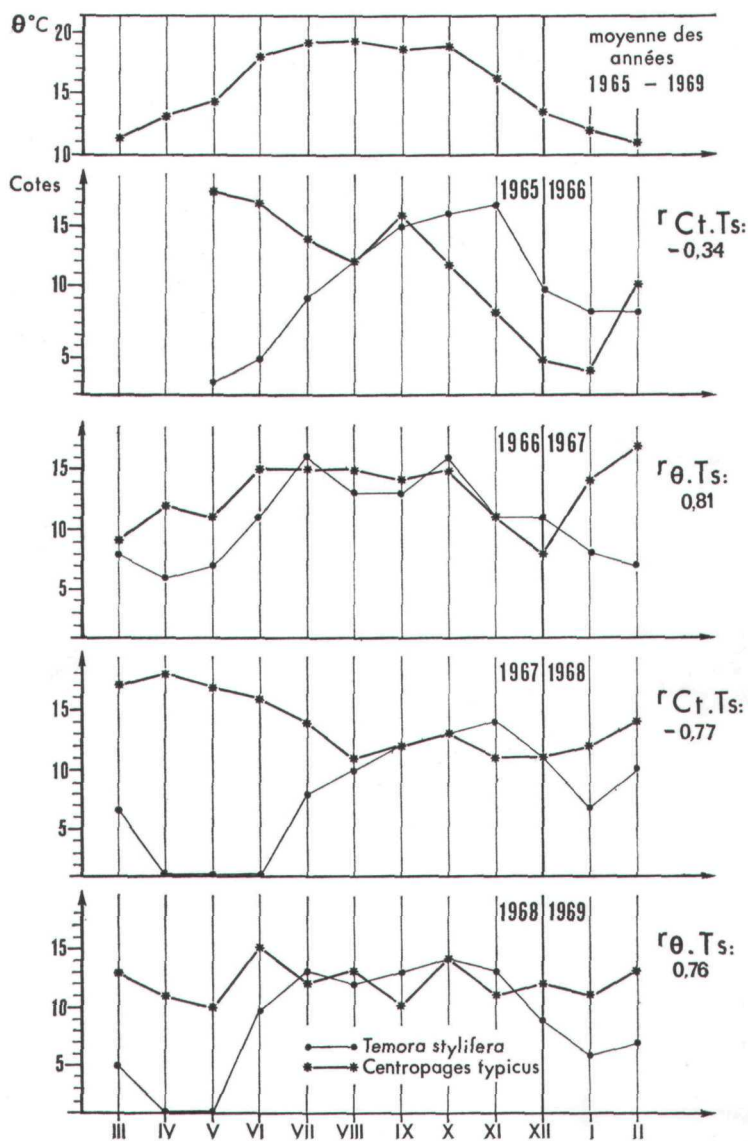


FIG. 9

Variations quantitatives (moyennes mensuelles) comparées des adultes de *Centropages typicus* et *Temora stylifera*. Principaux coefficients de corrélation.

significative au seuil de 90-95 p. 100. Si nous ne considérons que la période de l'année où les deux espèces sont correctement représentées, nous obtenons une corrélation $r = 0,13$ pour $n = 21$ mois, résultat qui n'est plus significatif.

La figure 9 synthétise les cycles annuels comparés des deux formes. L'échelle en ordonnée est exprimée en cotes, chaque valeur représentant une classe de nombres. Chaque nombre obtenu par comptage a été affecté d'une variation de plus ou moins 25 p. 100, afin de se placer dans la situation moyenne la plus défavorable (erreur de sous-échantillonnage, hétérogénéité spatiale). La raison de la progression géométrique pour les deux espèces est de 1,70.

Cette méthode de représentation, exposée par Frontier (1969), présente l'avantage d'exprimer des fluctuations significatives. Les effectifs de 1 à 16.000 se répartissent en 19 classes.

Pour chacune des quatre années, nous avons porté sur le graphique la principale valeur de corrélation. Dans trois cas, la liaison la plus forte est entre *T. stylifera* et la température, dans un cas (l'année 1967-1968), il semble qu'une relation existe entre les deux espèces.

Le problème de la compétition entre *C. typicus* et *T. stylifera* ne nous paraît pas encore démontré à partir des informations écologiques recueillies par les divers auteurs.

Il nous semble que la question devrait être envisagée différemment. Contrairement à l'hypothèse initiale d'une action de *C. typicus* sur *T. stylifera*, c'est cette dernière espèce qui, du fait de sa grande abondance en été et en automne, limiterait les concentrations de la première. Les études expérimentales portant sur le métabolisme respiratoire et les mesures de la consommation des algues indiquent une activité bien supérieure chez *T. stylifera* (S. Razouls et Le Ruyet, comm. pers.) par rapport à *C. typicus*. Seule la voie expérimentale est susceptible d'apporter des éclaircissements sur l'hypothèse d'une compétition qui demeure encore problématique.

5. ESTIMATION DE LA PRODUCTION POUR CENTROPAGES TYPICUS ET TEMORA STYLIFERA

Le mode de mesure de la biomasse, de la production et des différentes expressions du rendement sont très variables selon les auteurs.

La détermination de la production des Copépodes pélagiques à partir des prélèvements réalisés dans le milieu est assez rare. La méthode d'estimation a été développée principalement par l'école de Sébastopol (Greze, 1963 ; Greze et Baldina, 1964, etc.) à partir de la connaissance de la dynamique de la population et de la courbe de croissance des individus dans les différentes conditions thermiques annuelles.

Gaudy (1970) utilise cette méthode de calcul pour déterminer la production chez *Centropages typicus* et *Acartia clausi*. Il tente de préciser la production pour chacune des générations. Connaissant les effectifs de chaque stade pour les divers prélèvements effectués du commencement à la fin de la génération, il est possible de déduire la biomasse (en poids sec) pour chacun des stades. L'accroissement journalier est défini comme étant le quotient de la différence pondérale entre deux stades par la durée d'intermue. La production journalière pour un stade donné est alors le produit de la somme des effectifs de chaque sortie par l'accroissement journalier calculé précédemment.

La principale difficulté réside dans l'appréciation des effectifs, leur représentativité par sortie et celle de leur variation pour l'intervalle de temps entre sorties.

La mesure de la production peut être effectuée aux trois niveaux : d'un prélèvement, d'une période ou d'une génération. Dans le premier cas, la connaissance de la structure de la population est suffisante, dans le deuxième cas les déterminations de la structure et de la dynamique sont nécessaires, enfin le troisième cas implique la connaissance de la valeur numérique exacte pour chacun des

stades. Cette dernière mesure est la plus intéressante au point de vue de l'écophysiologie de l'espèce, mais c'est malheureusement aussi la plus difficile à obtenir. La mesure par période traduit la production au sein de la masse d'eau et peut suffire dans le cadre d'une donnée sur la chaîne alimentaire. Nous avons opté pour ce dernier mode de calcul qui nous paraissait plus sûr, compte tenu de la fréquence de nos prélèvements et de leur analyse.

En raison du maillage du filet utilisé (0,160 mm) seuls les stades 4, 5 et 6 sont correctement représentés chez *Centropages typicus* et les stades 3, 4, 5 et 6 chez *Temora stylifera* (cette légère différence entre les deux espèces provenant de la forme plus globuleuse de *T. stylifera*). Les nauplius sont presque totalement absents des prélèvements et les stades copépodites 1 et 2 sous-estimés. Nous n'avons pas tenu compte des formes naupliennes qui ne jouent pas de rôle important dans la biomasse et qui présentent une croissance journalière très faible. Il n'en est pas de même pour les stades copépodites 1 et 2 pour lesquels une correction s'avère nécessaire. Deux procédés peuvent être utilisés pour déterminer le coefficient de correction, soit la comparaison des pouvoirs de pêche de deux filets de maillage différent, soit le calcul du nombre théorique d'un stade à partir du coefficient de mortalité de la population.

Connaissant le nombre d'individus des stades 3, 4 et 5 ou seulement 4 et 5 avec une approximation suffisante, nous pouvons déduire la courbe de décroissance des effectifs en fonction du temps. Cela suppose que le coefficient instantané de mortalité reste du même ordre de grandeur d'un stade à l'autre. Cette hypothèse ne peut s'appliquer que pour les stades d'une même phase, c'est la raison pour laquelle nous ne calculons pas la valeur théorique des nauplius.

Le stade adulte, certainement bien représenté dans le filet, présente l'inconvénient d'avoir une durée de survie très supérieure à celle des autres stades et la somme comprend donc des individus comptés plusieurs fois. La méthode de calcul permet de déterminer le nombre réel des adultes.

La variation des effectifs dans le temps serait une fonction exponentielle de la forme

$$N = N_{0e} - at$$

où a est le coefficient instantané de mortalité et t le temps d'intermue. Cette expression est linéaire sous la forme :

$$\text{Log}_e N = - at + \text{Log}_e N_0$$

Les calculs sont réalisés à partir des effectifs totaux annuels des divers stades déterminés, en mesurant la surface délimitée par la courbe joignant les valeurs numériques d'un stade donné et l'abscisse qui représente le temps.

Les durées moyennes d'intermue sont les suivantes : $C_1 - C_2$: 4 jours ; $C_2 - C_3$: 5 ; $C_3 - C_4$: 7 jours ; $C_4 - C_5$: 8 jours ; $C_5 - C_6$: 10 jours.

Les tableaux 3 et 4 résument le résultat des calculs pour les deux espèces.

Les coefficients instantanés de mortalité sont de 0,16 dans le cas de *C. typicus* et 0,05 pour *T. stylifera*. Il est à noter que ces coefficients sont calculés à partir des totaux annuels des copépodites 4 et 5 et n'ont, de ce fait, qu'une valeur indicative moyenne.

TABLEAU 3
Nombre réel et théorique, efficacité de la filtration pour *C. typicus*

	Nombre réel $\times 10^6$	Nombre théorique $\times 10^6$	Efficacité
C ₁	39	22.500	580
C ₂	1.416	11.900	8
C ₃	1.169	5.400	5
C ₄	1.793	1.793	1
C ₅	501	501	1

TABLEAU 4
Nombre réel et théorique, efficacité de la filtration pour *T. stylifera*

	Nombre, réel $\times 10^6$	Nombre théorique $\times 10^6$	Efficacité
	12	189	16
C ₁	41	154	4
C ₂	102	119	1
C ₃	87	87	1
C ₄	55	55	1

Les coefficients d'efficacité obtenus par cette méthode sont comparables à ceux qui sont donnés par Gaudy (1970). Pour *C. typicus*, cet auteur trouve des facteurs de correction de 7 pour les O₈, 30 pour les C₂ et 200 pour les C₁. Dans le cas des C₂ et C₃, les pouvoirs de pêche sont supérieurs à Banyuls du fait d'un vide de maille plus fin (0,160 mm au lieu de 0,250) ; par contre, l'écart apparaît important pour les C₁ (580 contre 200). Dans le cas de *T. stylifera*, les individus du stade C₃ sont presque totalement retenus par le filet, le pourcentage des individus des stades C₁ et C₂ perdus lors de la filtration est cependant moins élevé que pour *C. typicus*.

L'ensemble des données numériques corrigées, des différents stades pour chacune des périodes comprises entre deux pêches, est fourni dans les annexes I et II (pp. 85-86). Ces données servent d'élément pour le calcul de la biomasse et de la production journalière de chaque période ainsi que pour l'établissement du rapport production sur biomasse P/B, qui est la mesure de la productivité. Cette dernière donnée, qui exprime le rendement, caractérise mieux la capacité de production de l'espèce et permet de comparer les valeurs obtenues par les différents auteurs. Les résultats sont exprimés en mg de poids frais, rapportés à une colonne d'eau de 50 m à la surface (soit 20 m³ filtrés).

Une transformation en poids sec pour les deux espèces est possible si on se base sur la teneur en eau déterminée par Mazza (1964). Les valeurs établies par cet auteur sont de 81 p. 100 chez *T. stylifera* et de 86 p. 100 chez *C. typicus*.

Résultats des calculs de la production et de la productivité chez *T. stylifera*

Période	Biomasse totale mg	Production totale mg	Productivité P/B	Production mg par jour
25. 6 - 4. 7	1.821	152,0	0,082	15,2
4. 7 - 10. 7	1.295	92,85	0,072	13,4
10. 7 - 16. 7	1.114	44,60	0,040	6,4
16. 7 - 23. 7	1.161	38,2	0,033	4,8
30. 7 - 5. 8	851,5	30,3	0,036	4,3
5. 8 - 13. 8	1.129,6	55,46	0,049	6,2
13. 8 - 19. 8	582,9	33,50	0,057	4,79
19. 8 - 26. 8	809,2	29,66	0,037	3,71
6. 9 - 12. 9	1.969,8	123,79	0,063	17,68
12. 9 - 26. 9	4.237,7	169,88	0,040	11,33
26. 9 - 2.10	1.582,2	104,4	0,066	14,91
2.10 - 9.10	1.832,1	114,31	0,062	14,29
9.10 - 15.10	1.284,1	108,17	0,084	15,45
15.10 - 23.10	4.533,4	194,64	0,023	21,63
23.10 - 29.10	2.260,7	98,63	0,044	14,09
20.10 - 7.11	2.960,6	181,46	0,061	18,15
7.11 - 12.11	1.242,3	58,93	0,047	9,82
12.11 - 25.11	1.331,5	77,53	0,058	5,54

A partir des résultats exposés ci-dessus, nous pouvons synthétiser l'ensemble de ces calculs pour l'année étudiée :

Production annuelle (25-6-1968 au 25-11-1968).

Biomasse totale : 32.000 mg (ou 6.080 mg de poids sec) pour 20 m³ (ou 0,41 m² de surface).

Production totale : 1.710 mg (ou 324,9 mg P. sec) pour 20 m³ (ou 0,41 m²).

Production moyenne par jour : 11,10 mg (ou 2,11 mg P. sec) pour 20 m³ (ou 0,41 m²).

Productivité : 0,053 (Cv = 32 p. 100).

Résultats des calculs de la production et de la productivité chez *C. typicus*

Période	Biomasse totale mg	Production totale mg	Productivité P/B	Production mg par jour
2.12 - 10.12	572,7	21,06	0,037	1,17
19.12 - 9. 1	670,1	32,46	0,048	1,48
9. 1 - 24. 1	939,9	44,95	0,048	2,81
24. 1 - 5. 2	519,9	25,53	0,049	1,66
5. 2 - 13. 2	657,2	47,88	0,073	5,32
13. 2 - 26. 2	94.209,1	8.608,4	0,091	614,89
26. 2 - 15. 3	147.152,3	13.993,3	0,095	736,49
15. 3 - 27. 3	21.419,6	3.271,1	0,153	251,62
27. 3 - 10. 4	2.282,7	258,49	0,113	17,23
10. 4 - 2. 5	1.195,7	129,59	0,108	5,63
2. 5 - 15. 5	325,9	13,80	0,042	0,99
15. 5 - 7. 6	1.203,2	71,47	0,059	2,98
7. 6 - 17. 6	1.810,7	169,12	0,093	15,37
17. 6 - 25. 6	29.915,9	567,99	0,019	63,11
25. 6 - 4. 7	59.627,8	2.452,07	0,041	245,21
4. 7 - 10. 7	124,2	102,88	0,084	14,70
10. 7 - 16. 7	1.287,2	79,40	0,062	11,34
16. 7 - 23. 7	1.154,1	63,96	0,055	7,99
23. 7 - 30. 7	521,1	12,45	0,024	1,56
30. 7 - 5. 8	832,0	63,17	0,076	0,02
5. 8 - 13. 8	624,2	40,22	0,064	4,47
13. 8 - 16. 8	124,2	1,69	0,014	0,42
16. 8 - 19. 8	141,9	1,73	0,012	0,43
19. 8 - 26. 8	504,9	42,55	0,084	5,32
26. 8 - 6. 9	626,1	57,47	0,092	4,79
6. 9 - 12. 9	490,3	39,82	0,081	5,69
12. 9 - 16. 9	244,4	19,61	0,080	3,92
16. 9 - 26. 9	206,5	5,34	0,026	0,49
26. 9 - 2.10	109,0	3,08	0,028	0,44
2.10 - 9.10	203,7	4,82	0,024	0,60
9.10 - 15.10	198,7	4,00	0,020	0,57
15.10 - 23.10	267,2	8,51	0,032	0,95
23.10 - 29.10	120,2	7,85	0,065	1,12
29.10 - 7.11	242,5	10,00	0,041	1,00
7.11 - 12.11	93,9	5,67	0,060	0,95
12.11 - 25.11	192,6	16,35	0,085	1,17
25.11 - 4.12	435,2	22,94	0,053	2,29
4.12 - 17.12	545,2	23,48	0,043	1,68
13. 1 - 27. 1	6.853,8	1.042,18	0,152	69,48
27. 1 - 3. 2	1.171,4	112,63	0,096	14,08
3. 2 - 14. 2	754,9	58,81	0,078	4,90
14. 2 - 12. 3	18.098,4	2.193,82	0,121	78,35

Les résultats ci-dessus peuvent être résumés de la manière suivante :

Production annuelle (9-1-1968 au 17-12-1968).

Biomasse totale : 371.642,2 mg (ou 52.030,1 mg de poids sec) pour 20 m³ (ou 0,41 m² de surface).

Production totale : 30.290,68 mg (ou 4.240,1 mg P. sec) pour 20 m³ (ou 0,41 m²).

Productivité : 0,061 (Cv = 52,8 p. 100).

Production moyenne par jour : 56,78 mg (ou 7,95 mg poids sec).

Afin de pouvoir comparer ces résultats avec ceux obtenus pour *T. stylifera*, nous ne tenons compte ci-dessous que des périodes qui vont du 25 juin au 25 novembre.

Biomasse totale : 69.036,7 mg (ou 9.665,1 mg P. sec).

Production totale : 3.042,64 mg (ou 425,97 mg P. sec).

Production moyenne journalière : 14,64 (ou 2,05 mg P. sec).

Productivité : 0,053.

Au cours de la période estivale, la production journalière et les valeurs de la productivité sont identiques à celles de *T. stylifera*. Sur l'ensemble de l'année, *C. typicus* apparaît plus productive dans les eaux de Banyuls que dans celles de Marseille : 0,061 contre 0,051. Compte tenu des divergences de méthodes au niveau des prélèvements de l'analyse et du mode de calcul, les différences observées entre les auteurs ne sont pas significatives et les quelques estimations de la production secondaire chez les Copépodes pélagiques marins, résumées récemment par Mullin (1969), montrent que nous n'en sommes qu'au stade de l'estimation de l'ordre de grandeur.

CONCLUSION

1. Les espèces *Centropages typicus* et *Temora stylifera* constituent deux des principaux éléments responsables de la production de l'écosystème néritique.

2. Les variations dimensionnelles, notamment les longueurs céphalo-thoraciques totales et le biovolume, sont en forte corrélation avec la température moyenne de l'ensemble de la couche d'eau. Les pourcentages d'accroissement de la plus faible valeur estivale à la plus forte valeur hivernale pour les deux formes sont respectivement de 54 et 107 p. 100 chez le mâle et la femelle de *C. typicus*, 65 et 67 p. 100 chez le mâle et la femelle de *T. stylifera*.

L'effet éventuel de l'abondance du phytoplancton sur la taille de ces organismes n'a pas été observé.

3. Les courbes de croissance établies pour les deux espèces, à trois saisons hydrologiques, montrent entre les différents stades copépodites des accroissements du biovolume supérieur pour *T. stylifera*.

4. Le cycle biologique annuel des deux espèces est étudié à partir de trois critères : les variations quantitatives des adultes, les histogrammes de taille, les variations numériques des divers stades juvéniles. Le nombre de générations annuelles est de sept chez *C. typicus* et de cinq ou six chez *T. stylifera* suivant les années. Nous pouvons suivre le cycle biologique naturel de la première espèce alors que, pour la seconde, quelques générations seulement du cycle se succèdent dans l'écosystème.

Les durées de développement, du même ordre pour les deux formes, sont en forte corrélation avec la température moyenne du milieu.

Le rapport des sexes σ/ϕ , bien que sujet à des fluctuations en cours d'année, est de 1,48 à 1,42 pour *T. stylifera* et 1,09 à 1,25 pour *C. typicus*.

5. Le modèle de la dynamique des populations des deux espèces synthétise la succession naturelle des générations et non des fluctuations aléatoires. Il s'appuie sur l'homogénéité, le synchronisme de la ponte et du développement de l'espèce au sein de l'écosystème.

6. L'étude des variations quantitatives comparées pour les deux espèces ne permet pas de conclure à une compétition entre elles. *Temora stylifera* paraît être une forme des eaux tempérées chaudes dont la capacité de reproduction est affectée par des températures inférieures à 16°.

7. La production de chacune des deux espèces est calculée à partir de la sommation des effectifs de chaque stade compris entre deux prélèvements par l'accroissement pondéral journalier déduit des courbes de croissance moyenne des individus pour les différentes saisons hydrologiques.

Centropages typicus montre la production la plus élevée de l'hiver jusqu'au commencement de l'été. La productivité moyenne pour l'année est comprise entre 0,05 et 0,08.

Temora stylifera, présente uniquement en été et en automne, a une productivité moyenne de 0,05.

ANNEXE I

Effectifs des différents stades copépodites et des adultes (femelles plus mâles) de *Temora stylifera* calculés par périodes délimitées par deux prélèvements.

Période	C ₁	C ₂	C ₃	C ₄	C ₅	C ₆
25. 6 - 4. 7	12.544	26.312	12.625	7.565	1.493	2.277
4. 7 - 10. 7	8.912	15.988	6.452	4.731	1.139	2.378
10. 7 - 16. 7	8.096	4.556	2.454	1.670	1.063	3.947
16. 7 - 23. 7	4.448	8.500	2.328	1.392	582	4.352
30. 7 - 5. 8	6.080	2.936	683	1.063	1.012	3.188
5. 8 - 13. 8	8.496	4.252	1.139	2.075	2.277	3.416
13. 8 - 16. 8	2.032	1.112	430	380	278	835
16. 8 - 19. 8	2.032	1.620	936	1.569	481	784
19. 8 - 26. 8	6.480	4.148	1.645	1.012	481	3.010
6. 9 - 12. 9	19.120	16.532	7.719	5.229	5.527	3.685
12. 9 - 16. 9	16	5.376	4.631	3.585	2.988	3.486
16. 9 - 26. 9	16	2.988	8.068	9.113	3.187	13.595
26. 9 - 2.10	6.368	10.756	9.512	5.876	2.839	3.735
2.10 - 9.10	6.368	15.936	12.550	4.681	2.938	6.623
9.10 - 15.10	19.920	6.376	5.827	6.374	4.282	747
15.10 - 23.10	38.240	6.772	8.715	12.151	8.615	16.185
23.10 - 29.10	15.936	7.968	5.777	5.926	3.436	8.217
29.10 - 7.11	14.336	13.944	7.370	6.823	6.275	7.171
7.11 - 12.11	2.384	3.188	1.593	2.788	3.735	3.287
12.11 - 25.11	4.784	3.784	1.544	1.992	3.386	3.536

ANNEXE II

Effectifs des différents stades copépodites et des adultes (femelles plus mâles) de *Centropages typicus* calculés par périodes délimitées par deux prélèvements.

Période	C ₁	C ₂	C ₃	C ₄	C ₅	C ₆
2.12 - 19.12	580	8	1.210	1.283	3.098	3.678
19.12 - 9. 1	580	2.320	7.625	1.960	2.202	4.332
9. 1 - 24. 1	580	2.320	9.800	3.219	2.952	6.195
24. 1 - 5. 2	580	1.352	2.660	1.573	2.105	3.485
5. 2 - 13. 2	98.020	4.648	4.115	726	944	3.461
13. 2 - 26. 2	2.203.420	3.936.272	867.330	704.075	130.099	421.564
26. 2 - 15. 3	4.280.980	5.457.200	1.947.130	974.873	292.723	583.704
15. 3 - 27. 3	1.375.760	1.458.968	1.094.810	8.712	4.138	7.550
27. 3 - 10. 4	421.080	43.560	27.465	8.591	2.952	6.365
10. 4 - 2. 5	580	49.560	37.145	5.760	1.984	3.727
2. 5 - 15. 5	580	2.520	4.840	823	847	2.396
15. 5 - 7. 6	580	14.520	28.800	3.920	3.509	6.607
7. 6 - 17. 6	252.880	24.200	30.735	5.856	3.945	3.727
17. 6 - 25. 6	1.319.500	52.272	54.935	9.559	4.646	367.066
25. 6 - 4. 7	1.740.000	88.864	1.586.065	11.810	3.122	446.926
4. 7 - 10. 7	116.000	40.000	11.250	5.450	800	5.000
10. 7 - 16. 7	116.000	20.000	12.500	3.050	600	7.650
16. 7 - 23. 7	145.000	6.800	6.750	1.100	450	7.250
23. 7 - 30. 7	580	2.800	4.500	750	600	5.000
30. 7 - 5. 8	87.000	4.000	10.000	3.250	2.350	3.250
5. 8 - 13. 8	58.000	800	7.250	1.200	2.400	2.750
13. 8 - 16. 8	580	8	5	150	250	1.300
16. 8 - 19. 8	580	8	500	150	100	1.550
19. 8 - 26. 8	116.000	5.600	1.500	150	0	1.600
26. 8 - 6. 9	116.000	7.800	6.500	1.750	2.350	1.400
6. 9 - 12. 9	29.000	7.800	7.875	3.400	2.525	1.325
12. 9 - 16. 9	14.500	2.600	3.375	2.175	1.375	600
16. 9 - 26. 9	580	800	1.125	575	975	1.625
26. 9 - 2.10	580	200	625	400	525	825
2.10 - 9.10	580	800	1.125	525	1.025	1.575
9.10 - 15.10	580	600	1.000	375	625	1.825
15.10 - 23.10	580	1.600	2.375	875	700	2.250
23.10 - 29.10	580	1.000	2.500	675	950	325
29.10 - 7.11	580	8	250	675	1.500	1.425
7.11 - 12.11	580	8	625	400	625	425
12.11 - 25.11	580	200	1.250	900	2.350	175
25.11 - 4.12	580	8	5	1.500	3.775	1.850
4.12 - 17.12	580	8	625	1.375	3.800	2.975
13. 1 - 27. 1	3.190.000	5.400	7.750	3.775	2.375	1.525
27. 1 - 3. 2	217.500	3.600	8.750	3.375	2.925	2.500
3. 2 - 14. 2	85.000	2.200	5.000	2.525	2.600	3.325
14. 2 - 12. 3	6.438.000	87.800	37.625	9.375	3.300	5.150

Summary

Annual quantitative variations of two dominant species of planctonic Copepods: *Centropages typicus* and *Temora stylifera* from Banyuls: biological cycles and production rates.

III - dynamics of populations and measure of their production

The dynamics of populations of *Centropages typicus* and *Temora stylifera* reveals a natural succession of generations, each arising from the former and not random variations.

The number of generations per annum is seven for *C. typicus* and, according to years, five or six for *T. stylifera* in the neritic ecosystem of the Golfe du Lion.

Only the first species occurs all year round whereas the second does only play a role in the secondary production in summer and autumn. The mean daily rate of production for *C. typicus* established over a year is 56,78 mg (or 7,95 mg

dry weight) in 20 m³ of filtered water (or 0,41 m³ of surface area) and productivity (P/B): 0,061 with a variation coefficient of 52,8 p. 100.

The mean daily production for *T. stylifera* from June to November is 11,10 mg (or 2,11 mg dry weight) and productivity is 0,053 (Cv=32 p. 100).

Zusammenfassung

Die Populationsdynamik von *Centropages typicus* und *Temora stylifera* zeigt eine natürliche Generationenfolge und keine unregelmässigen Schwankungen.

Die Zahl der Generationen pro Jahr beträgt sieben für *C. typicus* und je nach Jahr fünf bis sechs für *T. stylifera* im neritischen Oekosystem des Golfe du Lion. Nur *C. typicus* ist perennierend, während *T. stylifera* in der Sekundärproduktion nur im Sommer und Herbst von Bedeutung ist.

Die mittlere Tagesproduktion von *C. typicus*, für ein Jahr berechnet, beträgt 56,78 mg (oder 7,95 mg Trockengewicht) für 20 m³ gefiltertes Wasser (oder 0,41 m² Oberfläche) und die Produktivität (P/B) 0,061 mit einem Variationskoeffizienten von 52,8 %.

Die mittlere Tagesproduktion von *T. stylifera* von Juni bis November beträgt 11,10 mg (oder 2,11 mg Trockengewicht) und die Produktivität 0,053 (Cv=32 p. 100).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BELBHRADEK, Y., 1930. — Temperature coefficients in biology. *Biol. Rev.*, 5, pp. 30-58.
- BERNAHD, M., 1970. — Quelques aspects de la Biologie du Copépode pélagique *Temora stylifera* en Méditerranée. Essai d'écologie expérimentale. *Pelagos*, 11, pp. 1-196.
- DIGBY, P.S.B., 1950. — The biology of the small planktonic copepods of Plymouth. *J. Afr. Biol. Ass. U.K.*, 29, pp. 393-438.
- DURAN, M., 1955. — El zooplancton de Castillon, observaciones y problemas. 2^o réunion sur « Productivité de la mer et exploration pour les pêches », Laboratoire de Vigo, 5-10 sept.
- FRONTIER, S., 1969. — Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du Plancton. *Centre ORSTOM, Nosy-Bé (Madagascar) Doc. 7, océanogr.*
- GAUDY, R., 1970. — Contribution à la connaissance du cycle biologique et à la physiologie des Copépodes du Golfe de Marseille. *Thèse Sci. Nat. Centre Univ. Marseille-Luminy*, 270 pp.
- GRALL, J.R. et JACQUES, G., 1964. — Etude dynamique et variations saisonnières du Plancton de la région de Roscoff. I. *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 423-455.
- GREZE, V.N., 1963. — Le procédé de calcul de la productivité des Copépodes planctoniques. (En russe.) *Zool. Zh.*, 42 (9), pp. 1329-1337.
- GREZE, B.N., et BALDINA, E.P., 1964. — Dynamique des populations et production annuelle d'*Acartia clausi* et *Centropages kroyeri*. *Trav. Stn. biol. Sebastopol*, 17, pp. 249-261.
- HURE, J. et SCOTTO DI CARLO, B., 1968. — Comparazione tra lo zooplancton del Golfo di Napoli e dell'Adriatico meridionale presso Dubrovnik. I - Copepoda. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 36, pp. 21-102.
- MAZZA, J., 1964. — Valeurs de poids sec chez quelques Copépodes de Méditerranée. *Revue trav. I.S.T.P.M.*, 28 (3), pp. 293-301.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M., 1972. — Sex ratio in the pelagic copepods *Temora stylifera* Dana and *Centropages typicus* Krøyer. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 8, pp. 83-87.
- RAZOULS, C., 1963. — Etude qualitative et quantitative des Copépodes planctoniques côtiers de Roscoff. *Thèse 3^e cycle, Paris*, 61.
- RAZOULS, C., 1965. — Les Copépodes. In : Etude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 6, pp. 219-254.

- HAZOULS, 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. 1. Méthodologie et mise en évidence de l'importance quantitative de ces deux espèces par rapport à l'ensemble des Copépodes. *Cah. Biol. Mar.*, 14, pp. 361-406.
- HAZOULS, C., et GUINNESS, C., 1973. — Idem. II. Variations dimensionnelles et mesure de la croissance. *Cah. Biol. Mar.*, 14, pp. 413-427.
- VIVES, p., 1966. — Zooplankton nerítico de las aguas de Castellon (Mediterraneo occidental). *Invest. pesq.*, 30, pp. 49-166.
- WOODMANSEE, R.A., 1958. — The seasonal distribution of the zooplankton off Chicken Key in Biscayne Bay, Florida. *Ecology*, 39, pp. 247-262.
- ZILLIOUX, E.J. and GONZALES, J., 1970. — Overwintering of *Acartia tonsa* Dana in a north temperate embayment. V^e symposium européen de biologie marine, Venise, 5-11 octobre 1970.