

Comparaison de méthodes d'évaluation de la production secondaire d'une population de l'annélide polychète *Ditrupa arietina* (O.F. Muller)

Laurence MEDERNACH^a, Antoine GRÉMARE^b

Observatoire océanologique de Banyuls, université Pierre-et-Marie-Curie, Ura CNRS n° 2071, BP 44, 66651 Banyuls-sur-mer cedex, France

^a medernac@arago.obs-banyuls.fr

^b gremare@arago.obs-banyuls.fr

(Reçu le 30 mai 1997, révisé le 19 septembre 1997, accepté le 23 avril 1997)

Abstract – Comparison of methods to estimate the secondary production of a population of the polychaete *Ditrupa arietina* (O.F. Muller). We compared the ability of three direct methods (increment summation, loss summation and instantaneous growth rate coefficient), the size–frequency method, and eight indirect methods (Banse and Mosher, Benke, Brey, Edgar, Morin and Bourassa, Plante and Downing, Robertson and Schwinghamer et al.) to measure or to predict the secondary production of a Mediterranean population of the polychaete *Ditrupa arietina*. This comparison was carried out both on the 1994 cohort during its two-year lifespan and on the entire population during the two years of the study (1994–1996). Our results showed that all three direct methods are more or less equivalent. Results referring to the year 1994–1995 showed a strong overestimation of the actual production by the size frequency method. This is attributed to the existence of an average individual maximal size below which the actual production equals zero. During the same year, the results obtained using indirect methods were highly variable, partly, but not solely, due to the type of environment for which the regression models were built. The incorporation of temperature as an independent variable within the most recent regression models did not contribute to improving the quality of the predictions. Results referring to the year 1995–1996 confirm the incapacity of both the size frequency and the indirect methods to predict changes in the P/B ratio in relation with age structure and recruitment irregularities. These results are discussed in the context of inferring productivities both at the population and the community level. © Elsevier, Paris / Ifremer / Cnrs / Ird

secondary production / methods / polychaetes / Mediterranean Sea

Résumé – Nous avons comparé les aptitudes de trois méthodes directes (sommation des incréments, sommation des pertes et coefficient de croissance instantanée), de la méthode de fréquence de taille et de huit méthodes indirectes (Banse et Mosher, Benke, Brey, Edgar, Morin et Bourassa, Plante et Downing, Robertson et Schwinghamer et al.) à mesurer ou à prédire le niveau de production secondaire d'une population méditerranéenne de l'annélide polychète *Ditrupa arietina*. Cette comparaison a porté à la fois sur la seule cohorte ayant recruté au printemps 1994 pendant ses deux années d'existence et sur l'ensemble de la population pendant les deux années d'étude (1994–1996). Dans l'ensemble, les résultats obtenus montrent la quasi-équivalence de toutes les méthodes directes. Une forte surestimation de la production réelle par la méthode de la fréquence de taille est observée avec les résultats de l'année 1994–1995, où l'existence d'une taille moyenne maximale au-delà de laquelle la production est nulle n'est pas prise en compte. Pour cette même année, les résultats obtenus par les méthodes indirectes sont très variables avec, entre autres, le type de milieu pour lesquels les modèles ont été établis. L'introduction de la température dans les modèles les plus récents ne semble pas améliorer la qualité des prédictions. Les

résultats de l'année 1995–1996 confirment l'inaptitude de la méthode de fréquence de taille et des méthodes indirectes à rendre compte de l'évolution du rapport P/B en fonction de la structure d'âge et des irrégularités du recrutement. Ces résultats sont discutés en fonction de l'utilisation possible de ces méthodes pour inférer des productivités tant à l'échelle de populations monospécifiques qu'à celle de communautés benthiques dans leur ensemble. © Elsevier, Paris / Ifremer / Cnrs / Ird

production secondaire / méthodes / polychètes / Méditerranée

1. INTRODUCTION

D'un point de vue fonctionnel, les écosystèmes peuvent être conceptualisés comme un ensemble de compartiments qui échangent de la matière et de l'énergie. Cette démarche revient à caractériser : (1) des compartiments dont l'importance est exprimée en termes de biomasse, et (2) des flux dont l'intensité est exprimée en biomasse par unité de temps. Les flux en question peuvent soit correspondre à des échanges entre deux compartiments différents (prédation, défécation, dégradation, etc.), soit à la production de nouvelle biomasse par un compartiment biologique donné. Cette production sera alors dite primaire ou secondaire suivant que le compartiment en question est autotrophe ou bien hétérotrophe. La notion de production est fondamentale puisque c'est elle qui synthétise le mieux l'ensemble des données (biomasse, croissance individuelle, reproduction, temps de génération, survie) caractérisant le bon fonctionnement d'un compartiment biologique, d'une population [4] ou d'un écosystème [20].

Les méthodes de mesure de la production diffèrent très largement suivant la nature du compartiment biologique considéré. Les productions primaires et paraprimaires (microbiennes) sont uniquement appréhendées à l'échelle de la communauté dans son ensemble, et leurs mesures font largement intervenir l'utilisation de radiotraceurs. La relative légèreté des protocoles impliqués est alors contrebalancée par toute une série de conditions permettant de calculer la production à partir de la mesure d'incorporation. Les mesures de production secondaire sont, au contraire, le plus souvent envisagées à l'échelle de la population [4]. Elles sont réalisées directement à partir des mesures de densités et de biomasses individuelles et nécessitent un effort d'échantillonnage et d'analyse particulièrement important. Dans les faits, une détermination « directe » de la production secondaire n'est pas toujours possible puisqu'elle dépend en grande partie (1) des caractéristiques (et plus particulièrement de la structure) de la population étudiée, et (2) de l'effort d'échantillon-

nage réalisé [24]. Cette difficulté a conduit au développement de plusieurs méthodes dites « alternatives ».

L'examen de la littérature concernant les méthodes d'évaluation de la production secondaire révèle une grande hétérogénéité. Classiquement, on distingue trois grandes catégories de méthodes : (1) les méthodes « directes », (2) la méthode dite de « fréquence de taille », et (3) les méthodes « indirectes » ou de régression [25]. Les méthodes directes (courbes de Allen, sommation des incréments, sommation des pertes, coefficient de croissance instantanée) font intervenir un suivi de la structure de taille de la population. Les taux de croissance et de mortalité y sont presque toujours déduits de l'évolution temporelle du poids individuel moyen et de l'effectif de chaque cohorte. La méthode de fréquence de taille [3, 17–19] implique également un suivi de la structure de la population. Elle est en général utilisée lorsqu'il est impossible de séparer les différentes cohortes de manière satisfaisante. Enfin, les méthodes de régression [2, 5, 6, 11, 27, 31, 33] diffèrent totalement des deux précédentes. Elles sont fondées sur la bonne corrélation observée entre certaines caractéristiques des populations (i.e. durée de vie, biomasse moyenne, poids individuel moyen ou poids individuel à la première maturité sexuelle) ou du milieu (température) avec la production secondaire ou le rapport P/B (déterminé, pour un grand nombre de cas, par l'une des deux méthodes précédentes). La simple connaissance des paramètres intervenant comme variables indépendantes dans chacun des modèles de régression permet d'envisager une évaluation du niveau de production secondaire.

Ces trois types d'approche sont actuellement tous utilisés et parfois de manière plus ou moins interchangeable [5]. Il faut souligner que les résultats obtenus par chacune de ces approches ne revêtent la même valeur [4]. Les méthodes directes fournissent, sous réserve d'un échantillonnage adéquat [24], les seules évaluations correctes de la production secondaire. L'utilisation des méthodes alternatives que sont les méthodes indirectes et, dans une moindre mesure, celle de la fréquence de taille, est beaucoup plus sujette à caution. En effet, selon

leurs auteurs eux-mêmes, ces approches ne fournissent qu'un simple ordre de grandeur de la production réelle du fait : (1) d'hypothèses préalables, en particulier sur le modèle de croissance et le voltinisme de la population, et (ou) (2) des limites des modèles de régression utilisés [18]. Il est particulièrement souhaitable de valider ces approches en comparant leurs résultats avec ceux de méthodes directes. Une telle démarche a été conduite à plusieurs reprises pour la méthode de fréquence de taille [10, 28, 32, 41]. Les résultats obtenus sont contradictoires, concluant soit à la quasi-équivalence des deux types de méthodes [8, 10], soit au contraire à l'existence de différences plus ou moins importantes [28, 32, 41]. À notre connaissance, les seules études comparant des productions secondaires obtenues par l'utilisation de méthodes directes et indirectes font intervenir des organismes d'eau douce [4], ou sont limitées à un très petit nombre de méthodes indirectes [37]. Ce dernier point est dommageable du fait du développement récent de nouvelles approches intégrant les effets de la température [4, 11, 27]. Cette étape semble indispensable pour (1) valider a posteriori, et (2) faire évoluer les modèles proposés [4].

L'objectif du présent travail consiste à comparer les résultats obtenus par les trois grandes approches (directes, fréquence de taille et indirectes) permettant l'évaluation de la production secondaire. La comparaison a été réalisée pour une population méditerranéenne de l'annélide polychète *Ditrupa arietina*, organisme qui offre l'avantage de la simplicité puisqu'il présente de fortes densités, une reproduction annuelle, et une croissance limitée à la seule première année de vie [25].

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1. Matériel biologique : stratégie de comparaison

Ditrupa arietina (O.F. Muller) est une annélide polychète sédentaire de la famille des Serpulidae (Serpulinae). Son corps est logé dans un tube calcaire ouvert à une extrémité et entièrement formé de deux couches de calcite présentant des opacités différentes. Ce tube montre le plus souvent un rétrécissement de sa paroi extérieure au niveau de l'ouverture et est fermé par un opercule rigide, constitué par différenciation d'un des filaments branchiaux. Absente des fonds meubles de la baie de Banyuls-sur-Mer lors de la description initiale de la bionomie benthique de la côte catalane française [16], cette espèce y présentait en 1994 et dans les substrats sableux

des densités supérieures au millier d'individus par mètre carré [25]. Cette émergence ne semble d'ailleurs pas limitée à la seule baie de Banyuls-sur-Mer, mais revêt au moins une importance régionale ([21] ; Sarda, comm. pers.). Dans tous les cas, l'existence conjointe de densités élevées et d'une structure dure facilitant la réalisation des mesures biométriques font de *Ditrupa arietina* un excellent modèle pour des études de dynamique de population.

En baie de Banyuls-sur-Mer, cet organisme présente une durée de vie de 2 ans, avec une reproduction annuelle intervenant chaque printemps [25]. Sa croissance est de type logistique et se trouve strictement limitée à la première année de vie [25]. Par ailleurs, le printemps 1994 correspond à un recrutement d'une importance exceptionnelle [21, 25], ce qui fait que cette cohorte est très largement dominante au sein de la population pendant l'année 1994-1995. De plus, en l'absence de tout recrutement significatif au printemps 1995, la cohorte de 1994 est la seule présente au cours de l'année 1995-1996. Ces caractéristiques nous ont conduit à retenir trois périodes différentes comme base de comparaison des productions secondaires obtenues par les différentes méthodes testées : (1) la production de la cohorte de 1994 pendant sa première année de vie (C_{94-95}), (2) la production de cette même cohorte pendant sa deuxième année de vie qui est elle-même égale à la production de la population totale pendant cette même période de temps ($C_{95-96} = P_{95-96}$), et enfin (3) la production de la population totale pendant l'année 1994-1995 (P_{94-95}).

2.2. Récolte et traitement des échantillons

La station choisie constituait le site atelier des études à l'interface eau-sédiment lors de la première phase du Programme national d'océanographie côtière. Elle est située dans la baie de Banyuls par 42° 26' 082 N et 03° 08' 421 E sur un fond de sables fins bien calibrés d'une profondeur de 18 m (*figure 1*).

L'échantillonnage a débuté le 1^{er} juin 1994 et s'est poursuivi jusqu'au 4 juin 1996. Durant cette période, trois échantillons ont été prélevés tous les 15 j. Chacun de ces répliquats correspond à une surface de 0,1 m² (prélevée sur une épaisseur de 5 cm par un plongeur autonome). De retour au laboratoire, les échantillons ont été tamisés sur une maille de 1 mm, puis fixés au formol (4 % dans de l'eau de mer) et colorés au rose bengale. Les individus vivants au moment de la récolte étaient ensuite triés et comptés. Ceux présentant des tubes totalement intacts étaient ensuite séparés et conservés dans de l'alcool (70°)

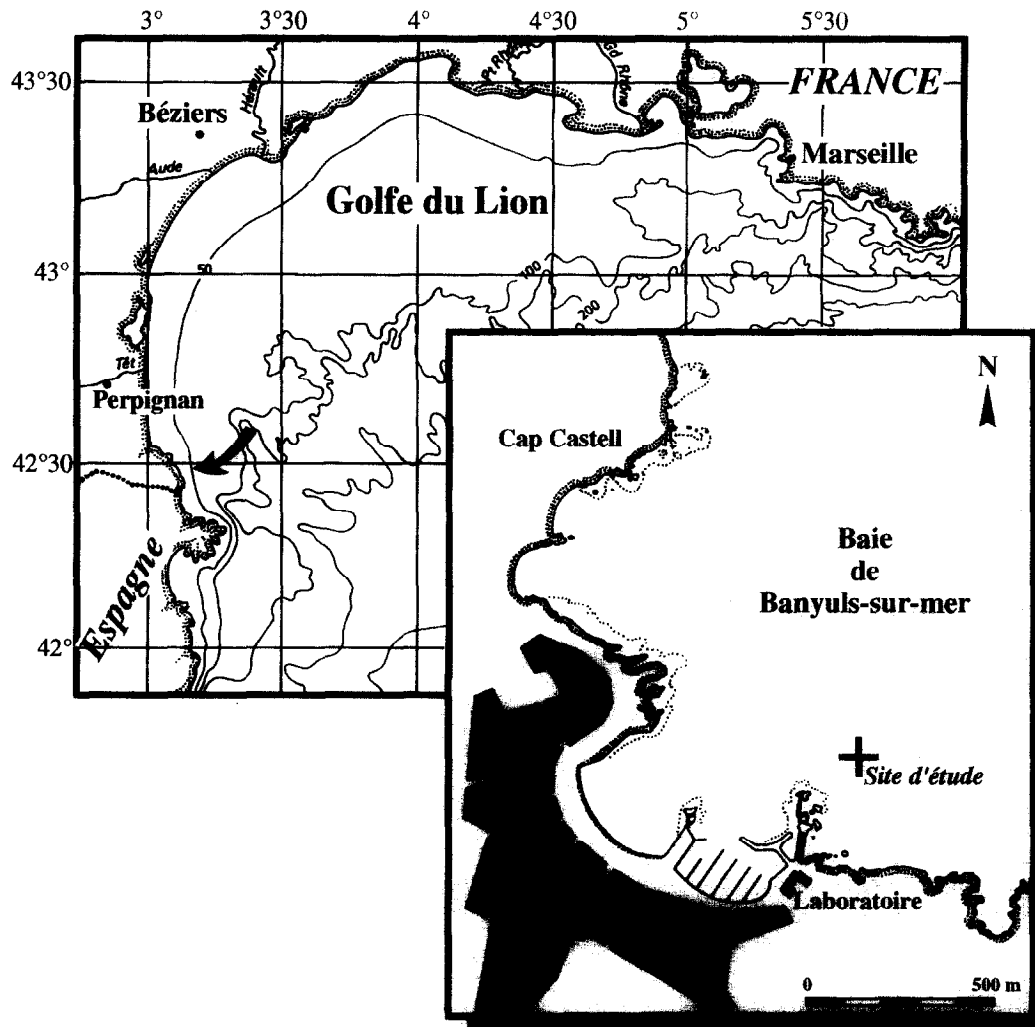


Figure 1. Localisation du site d'étude

Figure 1. Location of the study site.

avant analyse biométrique. Le paramètre retenu correspond à la longueur de l'axe majeur du tube (plus grande distance entre deux points appartenant à un même tube). Il a été mesuré à l'aide d'un système d'analyse d'images comportant une caméra et un moniteur vidéo noir et blanc reliés à un micro-ordinateur (PC 486) équipé du logiciel MochaTM. La conversion de ce paramètre en terme de poids sec de chair a ensuite été réalisée par utilisation de la formule suivante [25]:

$$PS = e^{-8,6948} * AM^{2,8717} \quad (N = 345, r^2 = 0,958) \quad (1)$$

Où : PS est le poids sec de chair en milligramme et AM est la longueur de l'axe majeur en millimètres.

2.3 Méthodes d'évaluation de la production secondaire

Les principales caractéristiques des équations impliquées dans les différentes méthodes d'estimation de la production secondaire sont rappelées dans le *tableau 1*.

2.3.1. Les méthodes directes

L'intervalle de fréquence de taille utilisé était de 0,5 mm. La population présentant en général une structure de taille extrêmement simple, les auteurs n'ont pas utilisé de méthodes mathématiques spécifiques pour séparer les différentes cohortes [38]. Du 1^{er} juin 1994 au 28 février

1995, la structure observée a été bimodale avec une différence de taille très nette entre les individus ayant recruté en 1993 et en 1994 (*figure 2a*). À partir du 14 mars 1995, la structure devient unimodale (*figure 2b*), ce qui correspond à la disparition des individus ayant recruté en 1993. Les productions secondaires de la cohorte de 1994 (C_{94-95} et C_{95-96}) ont par conséquent été déterminées à partir de l'évolution temporelle des effectifs et des poids secs moyens. La situation était légèrement plus complexe pour la production de l'ensemble de la population pendant la saison 1994–1995 (P_{94-95}), puisque la population était alors composée de deux cohortes (ayant recruté en 1993 et 1994). Sa production totale correspond donc à la somme des productions de ces deux cohortes. C_{94-95} a été mesurée directement pendant la saison 1994–1995 (cf. plus haut). La production des individus ayant recruté en 1993 n'a en revanche pu être déterminée directement du fait de la faiblesse et de la variabilité des densités observées. En faisant l'hypothèse que le schéma de production est le même pour les cohortes ayant recruté en 1993 et en

1994, il est possible d'estimer indirectement leur production (P_{94-95}) à partir de la formule :

$$P_{94-95} = C_{94-95} * [1 + (N_{1993} \div N_{1994})] \quad (2)$$

où le rapport N_{1993}/N_{1994} décrit l'importance relative des effectifs des cohortes ayant recruté en 1993 et en 1994. Dans la présente étude, les nombres d'individus concernés ont été déterminés à partir des densités en individus de grande taille observées respectivement en janvier 1995 et 1996 [21]. Les imprécisions associées à cette approche sont négligeables car, tout au long de l'année 1994–1995, la population a été très largement dominée par les recrues de 1994 [25].

Les intervalles de confiance associés aux mesures de C_{94-95} et de C_{95-96} obtenues par la méthode de sommation des incréments ont été déterminés à l'aide de la procédure non paramétrique dite du *bootstrap* [12]. Cette procédure consiste à recalculer un grand nombre de fois la valeur de production en pratiquant à chaque reprise un tirage aléatoire au sein des différents répliquats réalisés à chaque date d'échantillonnage. En pratique, l'incertitude associée aux mesures de production secondaire semble beaucoup plus dépendante de l'évaluation des densités à chaque date d'échantillonnage que de celle des poids moyens [28]. La procédure utilisée lors de la présente étude a donc consisté à recalculer 1000 fois les productions C_{94-95} et C_{95-96} en pratiquant pour chaque date d'échantillonnage un tirage aléatoire parmi les trois valeurs de densité mesurées. Les intervalles de confiance en eux-mêmes ont ensuite été déterminés à partir des valeurs des 2,5 centiles supérieurs et inférieurs des distributions de fréquence des productions ainsi obtenues. Cette procédure est en tout point conforme au protocole recommandé par Morin et al. [28].

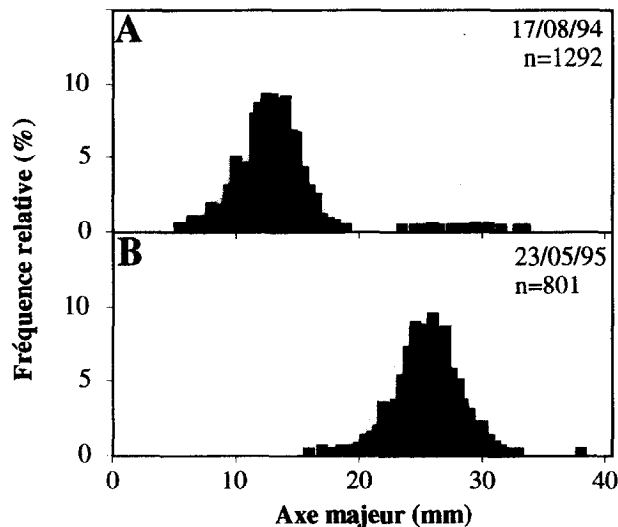


Figure 2. Histogrammes de fréquences de taille de la population étudiée. La figure 2A montre la structure bimodale traduisant la présence simultanée d'individus ayant recruté au cours des printemps 1993 et 1994. La figure 2B montre la structure unimodale qui traduit probablement la seule présence des individus ayant recruté en 1994.

Figure 2. Examples of size frequency histograms of the studied population. Figure 2A shows a bimodal structure reflecting the occurrence of both 1993 and 1994 recruits within the population. Figure 2B shows a unimodal structure probably reflecting the sole presence of the 1994 recruits within the population.

2.3.2. La méthode de fréquence de taille

Cette approche a été introduite par Hynes [18] pour estimer le niveau de production secondaire d'assemblages plurispécifiques de benthos d'eau douce. Elle a ensuite été modifiée par Hynes et Coleman [19] puis par Hamilton [17] et enfin par Benke [3], puis Menzie [26]. L'ensemble de ces modifications visaient d'une part à mieux prendre en compte les effets du voltinisme (nombre de cycles biologiques) pendant la période d'échantillonnage et, d'autre part, à pondérer les erreurs associées à un modèle de croissance non linéaire pendant cette même période. L'intervalle de fréquence de taille utilisé dans la présente étude est de 0,5 mm. La croissance effec-

Sommation des incréments

$$P_{0-T,i} = \sum_{t=0}^{t=T} (N_{t,i} + N_{t+\Delta t,i}) \div 2 * (W_{t+\Delta t,i} - W_{t,i})$$

Sommation des pertes

$$P_{0-T,i} = (B_T - B_0) + \sum_{t=0}^{t=T} (W_{t,i} + W_{t+\Delta t,i}) \div 2 * (N_{t,i} + N_{t+\Delta t,i})$$

Coefficient de croissance instantanée

$$P_{0-T,i} = \sum_{t=0}^{t=T} B_{t,i} * [(Log W_{t+\Delta t,i} - Log W_{t,i}) / (\Delta t)]$$

Fréquence de taille

Construction de la cohorte moyenne : $E_j = (1 \div E) * \sum_{i=1}^{i=E} E_{i,j}$

Calcul de la production : $P = (12 \div (CPI)) * I * \sum_{j=1}^{j=1} (E_j - E_{j-1}) * (W_j * W_{j-1})^{0,5}$

Banse et Mosher (1980)

$$P/B = 0,650 * W_{Mat}^{-0,370} \quad (\text{kcal})$$

Benke (1993)

$$\log_{10} (P/B) = 0,546 + (0,035 * T_{Moy}) - (0,247 * \log_{10} W_{Max})$$

Brey (1990)

$$\log_{10} (P/B) = -0,018 + (0,022 * \log_{10} B_{Moy}) - (0,116 \log_{10} W_{Moy}) \quad (\text{gPSSC})$$

Edgar (1990)

juveniles : $P_{Jour} = 0,063 * B_{Moy,Jour}^{0,86} * T_{Jour}^{0,80}$ (µgPSSC)
 adultes : $P_{Jour} = 0,0050 * B_{Moy,Jour}^{0,78} * T_{Jour}^{0,92}$

Morin et Bourassa (1992)

$$P = 0,18 * B_{Moy}^{1,01} * W_{Moy}^{-0,34} * 10^{0,037 * T_{Moy}} \quad (\text{gPS})$$

Plante et Downing (1990)

$$\log_{10} P = 0,05 + (0,79 * \log_{10} B_{Moy}) + (0,05 * T) - (0,16 * \log_{10} W_{Max}) \quad (B_{moy} : \text{gPS}, W_{Max} : \text{mgPS})$$

Robertson (1979)

$$\log_{10} (P/B) = 0,660 - (0,726 * \log_{10} L)$$

Schwinghamer et al. (1986)

$$P/B = 0,525 * W_{Moy}^{-0,304} \quad (\text{kcal})$$

Tableau I. Équations utilisées pour le calcul de la production secondaires par les différentes méthodes testées dans la présente étude.

Table I. Equations used for the computation of secondary production using the different methods tested during the present study.

B_{Moy} : Biomasse moyenne sur l'année de la population,	B_{Moy} : Population average yearly biomass,
$B_{Moy,j}$: Biomasse moyenne sur une journée de la population,	$B_{Moy,j}$: Population average daily biomass,
B_T : Biomasse de la population au temps $t = T$,	B_T : Population biomass at time $t = T$,
$B_{t,i}$: Biomasse de la cohorte i au temps t ,	$B_{t,i}$: Biomass of the i^{th} cohort at time t ,
B_0 : Biomasse de la population au temps $t = 0$,	B_0 : Population biomass at time $t = 0$,
CPI : Intervalle de production de la cohorte en mois,	CPI : Cohort production interval in months,
Δt : intervalle de temps entre deux échantillonnages successifs,	Δt : Time interval between two successive samplings,
E : nombre total d'échantillons,	E : Total number of samples,
$E_{i,j}$: Effectif de la classe de taille j dans le i^e échantillon,	$E_{i,j}$: Number of individuals belonging to the j^{th} size class within the i^{th} sample,
E_j : Effectif de la j^e classe de taille de la cohorte moyenne	E_j : Number of individuals belonging to the j^{th} size class of the average cohort,
I : nombre total de classes de taille dans la cohorte moyenne,	I : Total number of size classes within the average cohort,
L : durée de vie en années,	L : Lifespan in years
P : production de la population sur l'année,	P : Population yearly production,
P_{Jour} : Production journalière de la population,	P_{Jour} : Population daily production,
P/B : rapport production sur biomasse,	P/B : Production biomass ratio, sur biomasse,
$P_{0,T,i}$: Production secondaire de la cohorte i du temps $t = 0$ au temps $t = T$,	$P_{0,T,i}$: Secondary production of the i^{th} cohort between time $t = 0$ and time $t = T$,
$N_{t,i}$: Effectif de la cohorte i au temps t ,	$N_{t,i}$: Number of individuals belonging to the cohort i at the time t
T_{Jour} : Température journalière en °C,	T_{Jour} : Daily temperature in °C,
T_{Moy} : Température moyenne sur l'année en °C,	T_{Moy} : Average yearly temperature in °C,
W_j : Poids individuel moyen des individus de la j^e classe de taille de la cohorte moyenne,	W_j : Average individual weight of the individuals belonging to the j^{th} size class of the average cohort,
W_{Mat} : Poids individuel à la première maturité sexuelle,	W_{Mat} : Individual weight at the first sexual maturity,
W_{max} : Poids individuel maximal,	W_{max} : Individual weight,
W_{Moy} : Poids individuel moyen,	W_{Moy} : Average individual weight,
$W_{t,i}$: Poids moyen des individus de la cohorte i au temps t	$W_{t,i}$: Average weight of the individuals belonging to the i^{th} cohort at time t

tive de *Ditrupa arietina* se limitant à la seule première année de vie (figure 3), la valeur de l'intervalle de production de la cohorte moyenne est fixée à 12 mois. Par ailleurs, la croissance de l'axe majeur étant pratiquement linéaire durant la première année de vie (figure 4), les facteurs de correction « Ne/Ng » proposés par Menzie [26] pour rendre compte des différents laps de temps passés dans chacune des classes de taille n'ont pas été utilisés lors de la présente étude.

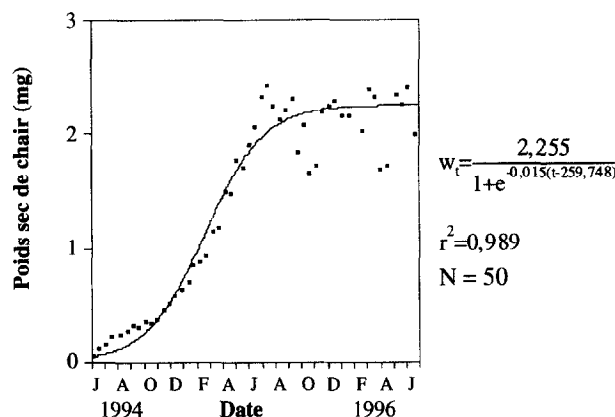


Figure 3. Courbe de croissance pondérale de *Ditrupa arietina* à la station de référence pendant la période étudiée. La croissance, limitée à la première année, est correctement décrite par un modèle de type logistique.

Figure 3. Growth curve (individual dry weight) of *Ditrupa arietina* at the study site during the present study. Growth is strictly limited to the first year and is adequately described by using a logistic model.

2.3.3. Les méthodes de régression

Les biomasses moyennes et les poids individuels moyens utilisés dans les modèles de régression ont été directement déduits des mesures biométriques (cf. plus haut). La durée de vie a été estimée à deux ans [25]. L'un des problèmes pratiques rencontrés lors de l'utilisation des méthodes de régression tient à l'ambiguïté de la définition de certains de ces paramètres. Les méthodes de Banse et Mosher [2], de Benke [4] et de Plante et Downing [31] font ainsi intervenir un poids individuel maximal (W_{mat} ou W_{max}) que l'on peut par exemple évaluer soit à partir de l'équation de la courbe de croissance (ce qui dans le cas présent conduit à une valeur de 2,255 mgPS), soit à partir de la valeur maximale effectivement mesurée (ce qui dans le cas présent conduit à une valeur de 5,040 mgPS). De même, certaines méthodes font interve-

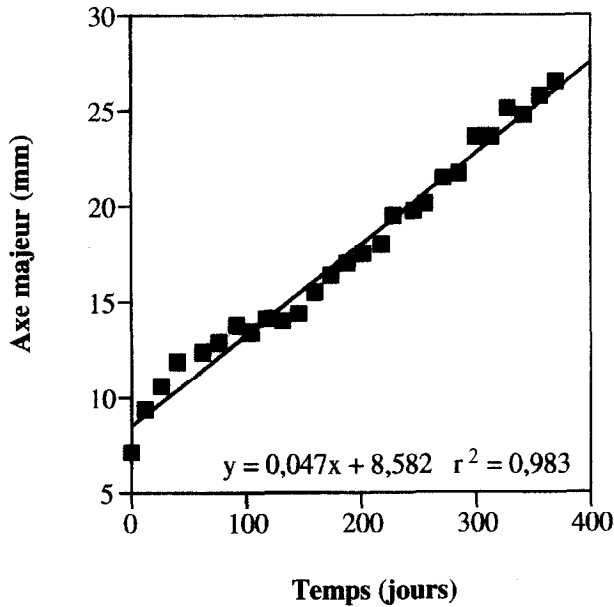


Figure 4. Courbe de croissance (longueur de l'axe majeur) de *Ditrupa arietina* à la station de référence pendant la première année de vie. La croissance est pratiquement linéaire.

Figure 4. Growth curve (major axis length) of *Ditrupa arietina* at the study site during the first year of the lifespan. Growth is almost perfectly linear.

nir la notion de poids individuel moyen (W_{moy}) sans qu'il soit précisé si cette variable doit être déduite d'une simple moyenne des poids individuels moyens obtenus à chaque date d'échantillonnage, ou bien d'une moyenne pondérée par l'importance des effectifs à chaque date d'échantillonnage. Devant ces ambiguïtés, nous avons par conséquent décidé d'évaluer également l'importance des différences induites par l'adoption de l'une ou l'autre de ces options. L'utilisation des méthodes de régression nécessite parfois une conversion des biomasses et des poids individuels en termes de poids sec sans cendres ou même d'énergie (cf. *tableau I*). Dans la présente étude, la conversion des poids secs en poids sec sans cendre a été réalisée en utilisant le coefficient de 0,8923 proposé par Medernach [25] pour *Ditrupa arietina*. De même, les poids secs ont été transformés en valeur énergétique en utilisant l'équation suivante qui correspond à la moyenne des résultats obtenus par Grémare et Olive [14] pour deux annélides polychètes différentes : *Nereis diversicolor* et *Harmothoe imbricata* :

$$E = (4,620 * PS) - 0,14 \quad (3)$$

où E est l'énergie en calories et Ps est le poids sec de chair en milligramme.

Les températures (journalières et moyennées sur l'année) ont été calculées à partir de mesures (périodicité non fixe) effectuées en surface par le service d'observation du laboratoire pendant l'ensemble de la durée de l'étude. À titre indicatif, la température moyenne ainsi estimée sur l'ensemble d'une année est de 15,8 °C.

3. RÉSULTATS

Les valeurs de production obtenues par les différentes méthodes testées sont présentées sur la *figure 5*.

Les valeurs de C_{94-95} calculées par les méthodes de sommation des incréments, de sommation des pertes et du coefficient de croissance instantanée sont respectivement de 13,19 ; 13,19 et 13,11 gPS m⁻² an⁻¹. L'intervalle de confiance à 95 % sur la valeur obtenue par la méthode de sommation des incréments est de 11,23 à 15,21 gPS m⁻² an⁻¹. La valeur obtenue par la méthode de fréquence de taille est de 27,64 gPS m⁻² an⁻¹. Les valeurs obtenues en utilisant les méthodes de régression sont relativement variables. Les méthodes de Banse et Mosher [2], de Brey [5], de Robertson [33] et de Schwinghamer et al. [36] conduisent à des estimations relativement satisfaisantes de la production réelle avec des valeurs respectives de 16,49 ; 10,46 ; 12,50 et 13,74 gPS m⁻² an⁻¹. Les méthodes de Benke [4] et d'Edgar [11] conduisent en revanche à des sous-estimations (4,67 et 7,08 gPS m⁻² an⁻¹) de la valeur de production réelle. Enfin, les méthodes de Morin et Bourassa [27] et de Plante et Downing [32] conduisent à des surestimations (respectivement 36,48 et 20,39 gPS m⁻² an⁻¹) de la valeur de production réelle.

Les valeurs de C_{95-96} calculées par les méthodes de sommation des incréments, de sommation des pertes et du coefficient de croissance instantanée sont respectivement de 0,50 ; 0,50 et 0,55 gPS m⁻² an⁻¹. L'intervalle de confiance à 95 % sur la valeur obtenue par la méthode de sommation des incréments est de -0,25 à 1,15 gPS m⁻² an⁻¹. La valeur obtenue par la méthode de fréquence de taille est de 13,54 gPS m⁻² an⁻¹. Les valeurs obtenues en utilisant les méthodes de régression conduisent également à de fortes surestimations de la production réelle. Les valeurs obtenues par les méthodes de Banse et Mosher [2], de Benke [4], de Brey [5], d'Edgar [11], de Morin et Bourassa [27], de Plante et Downing [32], de Robertson [33] et de Schwinghamer et al. [36] sont respectivement de 14,78 ; 4,19 ; 8,31 ; 3,61 ; 23,08 ; 18,66 ; 11,30 et 8,82 gPS m⁻² an⁻¹.

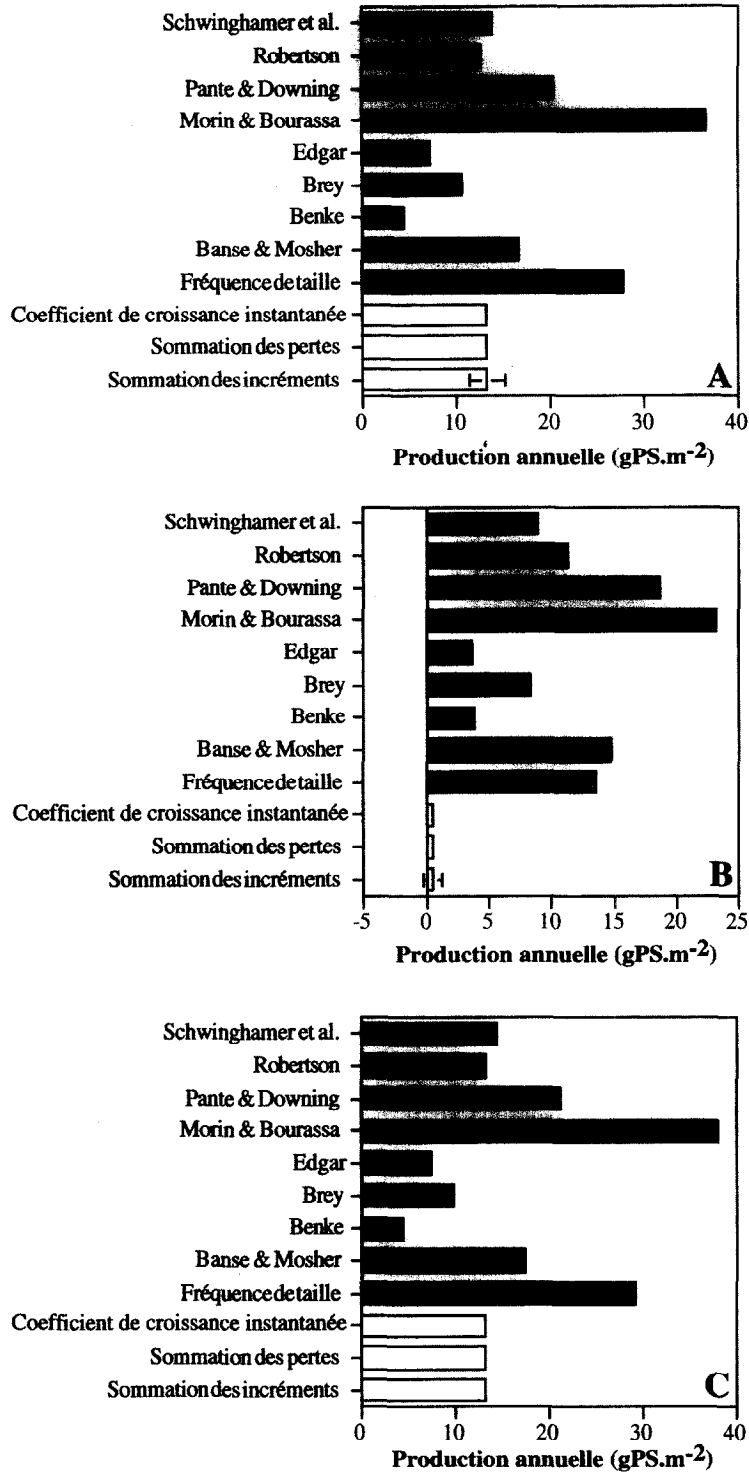


Figure 5. Estimations des productions secondaires de la cohorte ayant recruté en 1994 pendant sa première (A) et sa deuxième année de vie (B), et de la population totale pour l'année 1994–1995 (C).

Figure 5. Secondary production estimates of the 1994 cohort during its first (A) and second year (B), and of the total population during the year 1994–1995 (C).

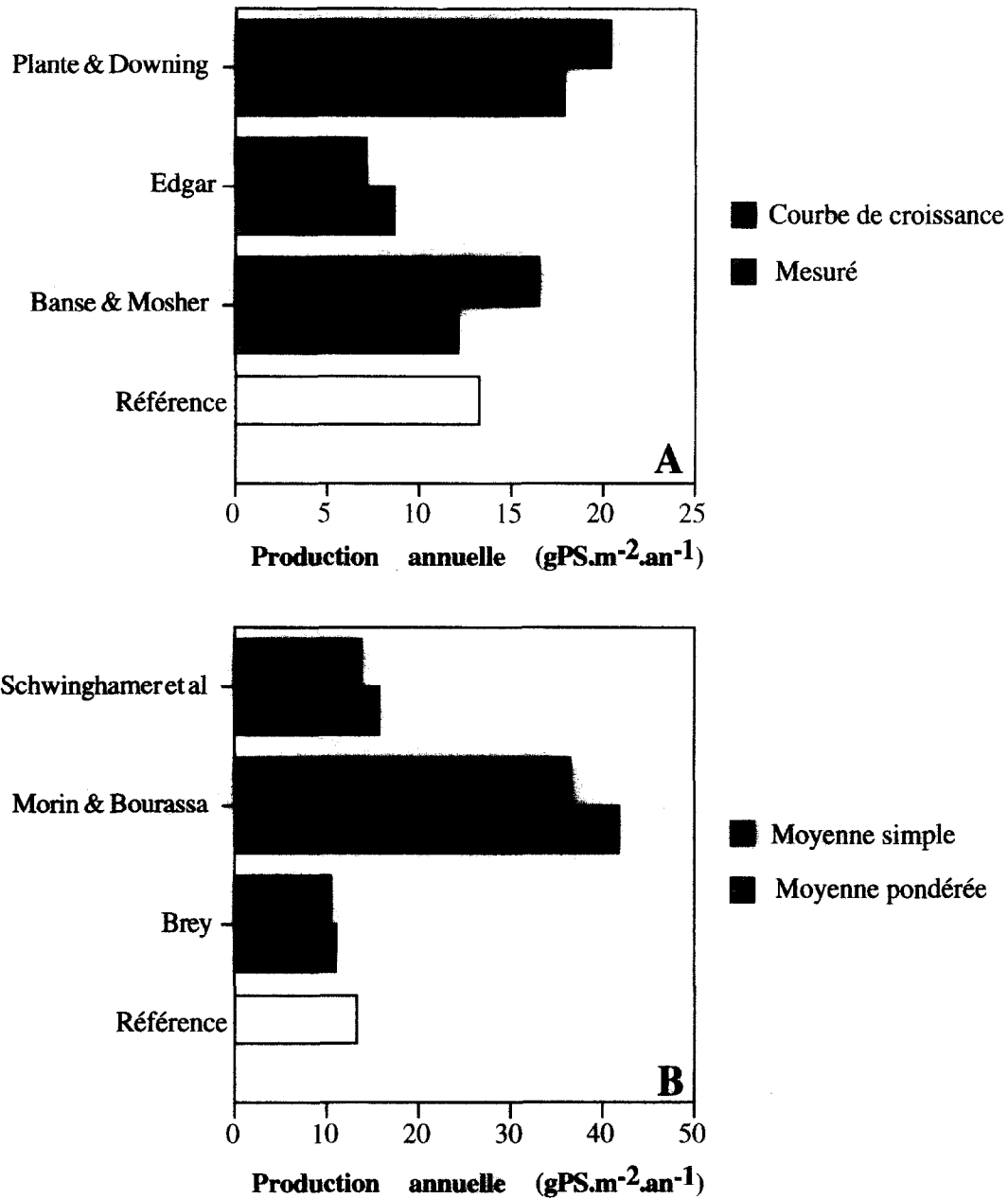


Figure 6. Estimations des productions secondaires de la cohorte ayant recruté en 1994 pendant sa première année de vie en fonction de la définition retenue pour le poids individuel maximal (A) et le poids individuel moyen (B).

Figure 6. Secondary production estimates of the 1994 cohort during its first year in relation with the retained definition of both the maximal (A) and the average (B) individual weight.

Les valeurs de P_{94-95} calculées par les méthodes de sommation des incréments, de sommation des pertes et du coefficient de croissance instantanée sont respectivement de 13,23 ; 13,23 et 13,15 $\text{gPS m}^{-2} \text{an}^{-1}$. Ces valeurs sont très proches de celles de C_{94-95} , ce qui traduit la grande dominance des individus de la cohorte de 1994 au sein de

la population. La valeur obtenue par la méthode de fréquence de taille est de 29,11 $\text{gPS m}^{-2} \text{an}^{-1}$. Les valeurs obtenues en utilisant les méthodes de régression sont relativement variables. Les méthodes de Banse et Mosher [2], de Brey [5], de Robertson [33] et de Schwinghamer et al. [36]4 conduisent à des estimations relativement

satisfaisantes de la production réelle avec des valeurs respectives de 17,30 ; 9,89 ; 13,23 et 14,32 gPS m⁻² an⁻¹. Les méthodes de Benke [4] et d'Edgar [11] conduisent à des sous-estimations (4,90 et 7,44 gPS m⁻² an⁻¹) de la valeur de production réelle. Enfin, les méthodes de Morin et Bourassa [27] et de Plante et Downing [32] conduisent à des surestimations (respectivement 38,06 et 21,13 gPS m⁻² an⁻¹) de la valeur de production réelle.

Les conséquences de l'adoption d'un poids individuel maximal déduit de la courbe de croissance ou, au contraire, mesuré individuellement sur les valeurs de C₉₄₋₉₅ obtenues par les méthodes de Plante et Downing [31], d'Edgar [11] et de Banse et Mosher [2] sont présentées sur la *figure 6a*. On constate : (1) que les différences induites par cette estimation sont significatives (jusqu'à 26,4 % de variation pour la méthode de Banse et Mosher), et que (2) les évaluations faisant intervenir le poids individuel maximal mesuré sont toujours plus proches de la production réelle que celles fondées sur le poids maximal (moyen) dérivé de la courbe de croissance.

Les conséquences de l'adoption d'un poids individuel moyen obtenu soit à partir d'une moyenne simple ou d'une moyenne pondérée des poids moyens correspondant à chaque date d'échantillonnage sur les valeurs de C₉₄₋₉₅ obtenues par les méthodes de Schwinghamer et al., de Morin et Bourassa et de Brey sont présentées sur la *figure 6b*. L'utilisation de la moyenne pondérée contribue toujours à une légère augmentation des estimations obtenues (jusqu'à 14,6 % de variation pour la méthode de Schwinghamer et al.). Cette augmentation tend à rapprocher l'estimation obtenue par la méthode de Brey de la valeur réelle de production. Pour les méthodes de Schwinghamer et al. [36] et de Morin et Bourassa [27] au contraire, l'utilisation d'une moyenne pondérée induit des estimations plus éloignées de la production réelle que celles faisant intervenir une moyenne simple.

4. DISCUSSION

4.1. Les méthodes directes

Les méthodes directes d'évaluation de la production secondaire sont au nombre de quatre : la méthode des courbes de Allen [1], la méthode de sommation des incréments, la méthode de sommation des pertes et la méthode du coefficient de croissance instantanée. Les trois premières méthodes sont très étroitement apparentées et applicables uniquement lorsqu'il est possible de séparer clairement la population étudiée en cohortes distinctes.

La méthode dite des courbes de Allen consiste à intégrer mathématiquement la fonction décrivant la variation des effectifs d'une cohorte donnée en fonction du poids individuel moyen des individus qui la composent, alors que les méthodes de sommation des incréments et de sommation des pertes correspondent à deux intégrations arithmétiques de cette même fonction. Selon Gillespie et Benke [13], la méthode des courbes de Allen semble superflue dans la plupart des situations, car moins facile à utiliser que les méthodes arithmétiques. C'est pourquoi elle n'a pas été envisagée dans la présente étude. La méthode du coefficient de croissance instantanée est légèrement différente dans la mesure où elle fait intervenir à la fois la notion de biomasse moyenne (à chaque date d'échantillonnage) et de coefficient de croissance instantanée (entre deux dates d'échantillonnage successives). Ses modalités d'application sont plus variables puisque le coefficient de croissance n'est pas toujours déduit des mesures de terrain, mais peut provenir d'une série d'expériences *in vitro* indépendantes lorsqu'il n'est pas possible de séparer les cohortes de la population étudiée [7].

Les estimations de C₉₄₋₉₅, C₉₅₋₉₆ et P₉₄₋₉₅ obtenues par les trois méthodes directes utilisées dans la présente étude restent toujours pratiquement équivalentes. Ce résultat confirme la démonstration [9] de l'équivalence mathématique entre les méthodes de sommation des pertes et des incréments qui, comme il a été dit plus haut, correspondent à deux manières différentes de calculer les surfaces délimitées par les courbes de Allen. Pour la méthode du coefficient de croissance instantanée, nos résultats sont en accord avec : (1) les travaux de Lévêque [22] et de Waters et Crawford [41] qui concluent à une équivalence des méthodes faisant intervenir la sommation des pertes et les taux de croissance instantanée, ainsi que (2) ceux de Plante et Downing [32] et Newman et Martin [30] qui avaient montré l'équivalence entre la méthode de sommation des incréments et la méthode du coefficient de croissance instantanée. Il convient de souligner que ce résultat est largement dépendant de la procédure utilisée dans la présente étude. Le bon accord entre les résultats obtenus par la méthode du coefficient de croissance instantanée et par les autres méthodes directes dépend par exemple du pas d'échantillonnage adopté [22]. Dans le cas présent, la périodicité de deux semaines est suffisamment courte pour que des hypothèses différentes sur le mode de croissance durant cet intervalle de temps n'aient que peu de conséquences sur les valeurs des productions calculées. La nécessité de maintenir une cadence d'échantillonnage élevée n'est pas l'apanage de la seule méthode du coeffi-

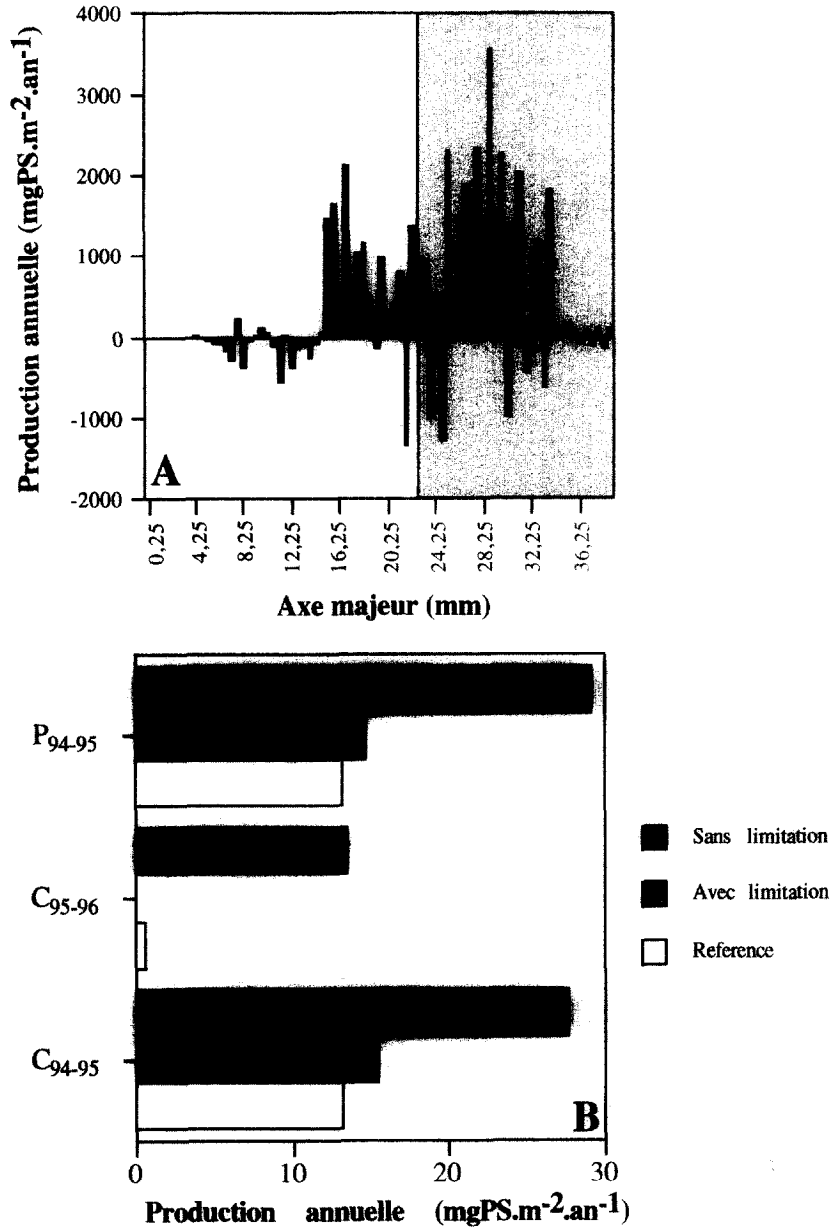


Figure 7. Contribution de chaque classe de taille à C₉₄₋₉₅ telle que déterminée par la méthode de fréquence de taille.

Figure 7. Contribution of each size class to C₉₄₋₉₅ as determined by the size frequency method.

cient de croissance instantanée ; elle contribue toujours à améliorer la qualité des résultats obtenus quelle que soit la méthode directe utilisée [22]. Par ailleurs, lors de la présente étude, les coefficients de croissance instantanés ont été déduits des poids individuels moyens observés à chaque date d'échantillonnage. Le bon accord obtenu avec les autres méthodes directes n'est en aucun cas un argument pour justifier l'utilisation de la méthode du

coefficient de croissance instantanée lorsque la détermination de ce coefficient résulte d'une série d'expériences indépendantes.

4.2. La méthode de fréquence de taille

La méthode de fréquence de taille a été initialement introduite par Hynes [18] dans le but de fournir une estimation

de la production secondaire des communautés benthiques présentes en eaux douces. Son intérêt réside dans l'obtention d'une estimation de la production secondaire même lorsqu'il n'est pas possible d'identifier et de suivre des cohortes à l'intérieur de la population étudiée. Son principe consiste à travailler sur une cohorte dite « moyenne » obtenue en moyennant l'ensemble des histogrammes de fréquence de taille obtenus pour chaque date d'échantillonnage. On obtient ainsi l'équivalent d'une courbe de Allen et l'estimation de la production est ensuite obtenue par la méthode de sommation des pertes appliquées à chaque classe de taille successive. Il est en ce sens intéressant de constater que le terme de différence entre les biomasses finales et initiales est absent de l'équation du calcul de production généralement utilisée (cf. *tableau 1*). Cette absence ne semble pas justifiée et la production ainsi obtenue devrait en toute rigueur être pondérée par la différence entre les biomasses appartenant à la plus grande et à la plus petite des classes de taille de la cohorte moyenne. Il convient de souligner que, dans le cas présent, cette correction demeure pratiquement négligeable du fait de la faiblesse des biomasses [25].

La méthode de fréquence de taille a déjà fait l'objet de plusieurs ajustements. Dans un premier temps, les équations initialement formulées par Hynes [18] ont été corrigées par Hynes et Coleman [19] puis par Hamilton [17]. Cette approche a fait l'objet de controverses portant principalement sur les effets du voltinisme [3] et sur les conséquences d'un modèle de croissance non linéaire [26]. Le premier de ces aspects a conduit à la notion d'intervalle de production de la cohorte [3], tandis que le second a conduit Menzie [26] à proposer une correction fondée sur le rapport entre le nombre d'individus appartenant effectivement à chaque classe de taille et celui estimé dans l'hypothèse d'une croissance linéaire. Dans le cas présent, il n'existait pas d'ambiguïté sur ces deux points. L'intervalle de production était clairement de 12 mois au moins pour C_{94-95} et P_{94-95} puisque *Ditrupa arietina* présente une seule reproduction annuelle et que la croissance prend place tout au long de la première année de vie [25]. De plus, la croissance de l'axe majeur (le paramètre utilisé pour la construction de la cohorte « moyenne ») pendant cette période s'avérant presque parfaitement linéaire (*figure 4*), la correction proposée par Menzie [26] devient inutile.

Les résultats obtenus montrent une très forte surestimation de la production secondaire. Ce résultat n'est pas surprenant pour C_{95-96} puisque la méthode de fréquence de taille ne peut pas intégrer parfaitement l'arrêt de crois-

sance intervenant après la première année de vie (voir aussi la section de la discussion concernant les méthodes indirectes). Les surestimations obtenues pour C_{94-95} et P_{94-95} sont plus révélatrices des limites de la méthode en elle-même. La *figure 7* montre les contributions relatives de chacune des classes de taille de la « cohorte moyenne » à la valeur de C_{94-95} calculée en utilisant la méthode de fréquence de taille. La partie grisée correspond à la contribution des individus dont le poids moyen est supérieur au poids individuel maximal calculé à partir de la courbe de croissance de *Ditrupa arietina* (*figure 3*). On constate que cette contribution est très largement positive puisqu'elle atteint $12,13 \text{ gPS m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. La limitation de la production calculée par la méthode de fréquence de taille (sans modification du facteur nombre de classes) conduit donc à une estimation beaucoup plus proche de la production réelle ($15,51$ contre $13,19 \text{ gPS m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). La même observation pouvant être effectuée pour ce qui concerne P_{94-95} et dans une moindre mesure C_{95-96} . Les disparités entre la méthode de fréquence de taille et les méthodes directes résultent en grande partie du fait que lors de l'élaboration de la cohorte moyenne, on rassemble l'ensemble des individus sans référence à leur date d'échantillonnage. Cela se traduit par une production effective des individus dont le poids sec est supérieur au poids maximal moyen (tel que déterminé par la courbe de croissance), alors même que, par effet de moyenne à chaque date d'échantillonnage, la production réelle de ces individus calculée par une méthode directe est quasiment nulle (cf. la valeur de C_{95-96} calculée par les méthodes directes). Notre conclusion est donc que, parallèlement aux problèmes associés au voltinisme [3] et à la linéarité de la croissance [26], l'application de la méthode de fréquence de taille à des populations monospécifiques sans connaissance aucune du poids individuel (moyen) maximal peut conduire à des erreurs significatives (presque 110 % pour C_{94-95} lors de la présente étude).

Cela pourrait contribuer à expliquer pourquoi les différentes comparaisons des méthodes directes et de fréquence de taille conduisent à des résultats contradictoires. Plante et Downing [32] relèvent des « imprécisions » dans l'estimation de la production secondaire par la méthode de fréquence de taille au contraire de Cushman et al. [10] qui concluent à la quasi-équivalence des méthodes de fréquence de taille et du coefficient de croissance instantanée. Le caractère plus ou moins systématique des erreurs associées à la méthode de la fréquence de taille est également controversé. En accord avec les résultats de la présente étude, Waters et Crawford [41] par

exemple concluent à la surestimation de la production secondaire par cette méthode. Et cela en opposition avec les résultats de Morin et al. [28] qui montrent que l'utilisation de la méthode de fréquence de taille conduit à une sous-estimation de la production secondaire dans le cas d'une population théorique parfaitement synchrone.

En conclusion, il convient de rappeler que la méthode de fréquence de taille a été développée pour fournir une « estimation de l'ordre de grandeur du niveau de production secondaire des communautés benthiques ». Cette notion d'application à un ensemble plurispécifique a son importance car elle permet d'envisager une réduction de l'erreur sur la production globale par effet de compensation des erreurs associées à chacune des espèces prises individuellement [5]. En pratique, cette méthode a été très souvent utilisée pour déterminer les productions secondaires de populations monospécifiques dont les structures de taille ne pouvaient être clairement subdivisées en cohortes [8, 15, 23, 35], ce qui donne à la méthode de fréquence de taille un statut intermédiaire entre les méthodes directes et indirectes. La meilleure preuve de cette banalisation tient à l'utilisation : (1) de valeurs de production obtenues par cette méthode dans des modèles de régression impliqués dans certaines méthodes indirectes [5], et (2) à l'utilisation de la méthode de fréquence de taille comme référence lors de comparaison avec des méthodes indirectes (Sarda, soumis pour publication). Plusieurs auteurs ont déjà souligné que cette dérive était dangereuse du fait des problèmes associés au voltinisme [3] et au modèle de croissance [26] de l'organisme considéré. Nos résultats suggèrent qu'il est également indispensable d'incorporer les informations relatives à la taille (moyenne) maximale.

4.3. Les méthodes indirectes

Le développement de modèles de régression reliant soit la production, soit le rapport P/B avec des caractéristiques de la population considérée ou du milieu obéit à deux objectifs différents [4]. Le premier vise à déterminer empiriquement l'impact des paramètres utilisés en tant que variables indépendantes. Les résultats obtenus ont permis de mettre en évidence les corrélations négatives entre le rapport P/B et la longévité [33] ou les poids individuels moyens ou maximaux [2, 4, 5, 27, 31]. Dans le même ordre d'idées, les données issues de ces modèles peuvent également être utilisées pour caractériser le niveau de production d'une population tel qu'il peut être mesuré par une autre méthode [4]. Ainsi une valeur large-

ment supérieure à celle suggérée par le modèle de régression pourrait être indicatrice de conditions du milieu extrêmement favorables et (ou) de capacités physiologiques exceptionnelles [4]. Le second objectif, beaucoup plus ambitieux, consiste à prédire la production secondaire à l'échelle de populations ou de communautés entières [2, 5]. Cette approche a été conduite à la fois pour les milieux lotiques et lenticques [27, 31], et pour le milieu marin [11, 33].

Les résultats obtenus dans la présente étude permettent de discuter l'aptitude de ces méthodes à prédire les niveaux de production de populations monospécifiques. Pour ce qui concerne les productions de l'année 1994–1995 (C_{94-95} et P_{94-95}), les méthodes de Schwingamer et al. [36], de Robertson [33] et de Banse et Mosher [2] fournissent les meilleures estimations des productions réelles. Il est particulièrement intéressant de constater qu'aucun de ces modèles ne fait intervenir la température comme variable indépendante. Les différences entre les températures en surface (utilisées dans la présente étude) et les températures au fond (17 m) peuvent certainement contribuer à expliquer cet état de fait ; il semble néanmoins que l'incorporation de la température dans les méthodes les plus récentes [4, 5, 11, 27, 31] ne soit pas des plus efficaces. Cette remarque peut être pondérée pour certaines méthodes développées en eaux douces [27, 31]. Il semble en effet que les productions observées pour les organismes dulçaquicoles soient en général plus élevées que celles obtenues pour les organismes marins [27]. Cette différence pourrait donc contribuer à expliquer les valeurs particulièrement élevées obtenues par les méthodes de Morin et Bourassa [27] et de Plante et Downing [31]. En revanche, les valeurs relativement faibles obtenues par la méthode de Benke [4] sont difficilement explicables dans ce contexte.

Un des problèmes pratiques associés à l'utilisation des méthodes indirectes tient à la définition imprécise de certains paramètres. Le poids individuel moyen maximal peut par exemple être déduit soit d'une courbe de croissance (il s'agira alors en quelque sorte d'un poids individuel moyen maximal), soit directement du plus grand poids individuel mesuré. De même, les poids individuels moyens peuvent être obtenus à partir des biomasses individuelles moyennes lors de chaque prise d'échantillons soit par l'utilisation d'une moyenne simple, soit par l'utilisation d'une moyenne pondérée tenant compte des densités lors de chaque prise d'échantillon. Durant la présente étude, l'utilisation des poids individuels maximaux mesurés (par rapport à ceux déduits de la courbe de croissance)

a permis d'augmenter légèrement la fiabilité des prédictions obtenues par les méthodes de Plante et Downing [31], d'Edgar [11] et de Banse et Mosher [2]. Le calcul des biomasses moyennes à partir d'une moyenne pondérée (par opposition à une moyenne simple) des poids individuels moyens ne conduit pas systématiquement à une amélioration des prédictions. Nos résultats suggèrent d'utiliser les poids individuels maximaux mesurés, mais ne contribuent pas à lever l'ambiguïté relative au mode de calcul des poids individuels moyens.

Enfin, dans la présente étude, aucune méthode indirecte ne s'est avérée apte à décrire la production de *Ditrupa arietina* pendant l'année 1995–1996. Cette incapacité résulte directement de l'arrêt total de la croissance de *Ditrupa arietina* après la première année de vie et de l'absence de tout recrutement effectif au printemps 1995, phénomènes qui ne peuvent être pris en compte à partir des seuls paramètres que sont les biomasses individuelles et totales ou la durée de vie [39]. Nos résultats soulignent donc le danger d'utiliser des méthodes indirectes pour déterminer la productivité d'une population sans aucune information préalable sur le mode de croissance de l'espèce considérée, et sans tenir compte des irrégularités du processus de recrutement. En ce sens, nos données confirment les résultats des quelques études ayant déjà testé l'utilisation de méthodes indirectes pour la prédiction de la production secondaire à l'échelle de la population. Ces travaux présentent à la fois des aspects théoriques et pratiques. Benke [4] par exemple réfute l'utilisation des méthodes indirectes en tant que substitut des mesures directes du fait (1) de la relative faiblesse des coefficients de détermination des modèles de régression, et (2) du mauvais contrôle de la qualité des données incorporées dans ces modèles. Ce même auteur compare ensuite les productions réelles de plusieurs populations avec les prédictions découlant de son propre modèle de

régression. Il observe des erreurs relatives pouvant aller jusqu'à 300 %. Des erreurs du même ordre sont également observées par Brey [5] lors de la validation de sa méthode, tandis que Sprung [37] souligne que l'utilisation des méthodes indirectes implique « un degré d'exactitude qui n'est pas en accord avec la réalité ».

La question reste de savoir si les méthodes indirectes bien que non applicables aux populations monospécifiques peuvent être envisagées pour prédire la productivité de communautés benthiques dans leur ensemble. Brey [5] note par exemple qu'en dépit d'une très grande variabilité au niveau spécifique, sa méthode permet d'évaluer correctement la productivité de trois communautés sur quatre. Ce résultat semble attribuable : (1) à l'indépendance supposée du rapport P/B par rapport aux facteurs environnementaux [4, 39, 40], et (2) à des effets de compensation entre espèces. Cette utilisation n'en demeure pas moins dangereuse, en ce sens que cette deuxième condition devrait être plus ou moins supposée a priori. Sarda (soumis pour publication) par exemple compare également l'aptitude des méthodes de régression à prédire la productivité de deux assemblages (1 sableux et 1 vaseux) d'un marais de Nouvelle-Angleterre (États-Unis). Il montre la présence de disparités très importantes pouvant atteindre jusqu'à 162 et même 458 % pour les méthodes de Brey et d'Edgar respectivement. En ce sens, des études supplémentaires de validation sont, sans nul doute, encore souhaitables.

Remerciements

Les auteurs remercient Gilles Vétion et Karine Escoubeyrou pour leur aide lors de la détermination de la production de *Ditrupa arietina* par les méthodes directes et R. Sarda du CEA Blanes pour le libre accès à certaines de ses données non encore publiées.

RÉFÉRENCES

- [1] Allen K.R., Relation between production and Biomass, J. Fish. Res. Bd. Canada 28 (1971) 1573–1581.
- [2] Banse K., Mosher S., Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations, Ecol. Monogr. 50 (1980) 355–379.
- [3] Benke A.C., A modification of the Hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoltine populations, Limnol. Oceanogr. 24 (1979) 168–171.
- [4] Benke A.C., Concepts and patterns of invertebrate production in running waters, Verh. Internat. Verein. Limnol. 25 (1993) 15–38.
- [5] Brey T., Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean annual weight, Meeresforschung 32 (1990) 329–343.
- [6] Brey T., Jarre-Teichmann A., Borlich O., Artificial neural network versus multiple linear regression: predicting P/B ratios from empirical data, Mar. Ecol. Prog. Ser. 140 (1996) 251–256.
- [7] Chesney E.J., Jr. Laboratory studies of the effect of predation on production and the production: biomass ratio of the opportunistic polychaete *Capitella capitata* (Type I), Mar. Biol. 87 (1985) 307–312.

- [8] Cornet M., Estimation de la production annuelle de populations d'*Abra alba* (mollusque bivalve) du plateau continental Sud-Cascogne, *Oceanol. Acta* 9 (1986) 323-331.
- [9] Crisp D.J., Energy flow measurements, in: Holme N.A., McIntyre A.D. (eds), *Methods for the study of marine benthos*, IBP Handbook n°16, Blackwell, Oxford, 1971, pp. 197-279.
- [10] Cushman R.M., Shugart H.H., Hildebrand S.G., Elwood J.W., The effect of growth curve and sampling regime on instantaneous-growth, removal-summation, and Hynes/Hamilton estimates of aquatic insect production: A computer simulation, *Limnol. Oceanogr.* 14 (1977) 101-114.
- [11] Edgar E.J., The use of the size structure of benthic macrofaunal communities to estimate faunal biomass and secondary production, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 137 (1990) 195-214.
- [12] Efron B., Bootstrap methods: Another look at the Jackknife, *Ann. Stat.* 7 (1979) 1-26.
- [13] Gillespie D.M., Benke A.C., Methods of calculating cohort production from field data - some relationships, *Limnol. Oceanogr.* 24 (1979) 171-176.
- [14] Grémare A., Olive P.J.W., A preliminary study of fecundity and reproductive effort in two polychaetous annelids with contrasting reproductive strategies, *Int. J. Inv. Reprod. Dev.* 9 (1986) 1-16.
- [15] Grémare A., Marsh A.G., Tenore K.R., Secondary production and reproduction of *Capitella capitata* type I (Annelida: Polychaeta) during a population cycle, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 51 (1989) 99-105.
- [16] Guille A., Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. IV, Densités, biomasses et variations saisonnières de la macrofaune, *Vie et Milieu* 22 (1971) 93-158.
- [17] Hamilton A.L., On estimating annual production, *Limnol. Oceanogr.* 14 (1969) 771-782.
- [18] Hynes H.B.N., The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream, *Arch. Hydrobiol.* 57 (1961) 344-388.
- [19] Hynes H.B.N., Coleman M.J., A simple method of assessing the annual production of stream benthos, *Limnol. Oceanogr.* 13 (1968) 569-573.
- [20] Lamotte M., Meyer J.A., Utilisation des taux de renouvellement P/B dans l'analyse du fonctionnement énergétique des écosystèmes, *C.R. Acad. Sci. Paris série D* 286 (1978) 1387-1389.
- [21] Levano H., Répartition géographique et structure de taille de l'annélide polychète *Ditrupa arietina* (O.F. Muller) le long de la côte catalane française, Impact du facteur granulométrie, Mémoire de Maîtrise, Université Paris VI, 1996, 12 p.
- [22] Lévêque C., Dynamique des peuplements, biologie, et estimation de la production des mollusques benthiques du lac Tchad, *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.* 7 (1973) 117-147.
- [23] Martin D., Grémare A., Population responses of *Capitella* sp. (Polychaeta: Capitellidae) inhabiting highly differentiated environments, *Scientia Marina* 61 (1997) 99-109.
- [24] Massé H., Sur la productivité des peuplements marins benthiques, *Cah. Biol. Mar.* 9 (1968) 363-372.
- [25] Medernach L., Répartition géographique et production secondaire de l'annélide polychète *Ditrupa arietina* (O.F. Muller) le long de la côte catalane française, Rapport de DEA, université Paris-VI (1996) 46 p.
- [26] Menzie C.A., A note on the Hynes method of estimating secondary production, *Limnol. Oceanogr.* 25 (1980) 770-773.
- [27] Morin A., Bourassa N., Modèles empiriques de la production annuelle et du rapport P/B d'invertébrés benthiques d'eau courante, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49 (1992) 532-539.
- [28] Morin A., Mousseau T.A., Roff D.A., Accuracy and precision of secondary production estimates, *Limnol. Oceanogr.* 32 (1987) 1342-1352.
- [29] Newman R.M., Martin F.B., Estimation of Fish Production Rates and Associated Variances, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40 (1983) 1729-1736.
- [30] Plante C., Downing J.A., Production of freshwater invertebrate populations in lakes, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46 (1989) 1489-1498.
- [31] Plante C., Downing J.A., Empirical evidence for differences among methods for calculating secondary production, *J.N. Am. Benthol. Soc.* 9 (1990) 9-16.
- [32] Robertson A.I., The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos, *Oecologia* 38 (1979) 193-202.
- [33] Sarda R., The use of general relationships to estimate secondary production in coastal habitats: a revision based on a case study (soumis pour publication).
- [34] Sarda R., Martin D., Populations of *Streblospio* (Polychaeta: Spionidae) in temperate zones: demography and production, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 73 (1993) 769-784.
- [35] Schwinghamer P., Hargrave B., Peer D., Hawkins C.M., Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 31 (1986) 131-142.
- [36] Sprung M., Estimating macrobenthic secondary production from body weight and biomass: a field test in a non-boreal intertidal habitat, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 100 (1993) 103-109.
- [37] Sprung M., Macrobenthic Secondary Production in the Intertidal Zone of the Ria Formosa - a Lagoon in Southern Portugal, *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 38 (1994) 539-558.
- [38] Warwick R.M., Population dynamics and secondary production of benthos, in: *Marine Benthic Dynamics*, Tenore K.R., Coull B.C. (Eds), University of South Carolina Press, 1980, 1-24.
- [39] Waters T.F., Secondary production in Inland Waters, *Adv. Ecol. Res.* 10 (1977) 91-164.
- [40] Waters T.F., Crawford G.W., Annual production of a stream mayfly population: a comparison of methods, *Limnol. Oceanogr.* 18 (1973) 286-296.