

17 AOU 1962

B.S.S.

Contributions du Département des Pêcheries,
Québec. — No 83

LES MIGRATIONS VERTICALES JOURNALIÈRES DES EUPHAUSIDES À L'ENTRÉE DE LA BAIE DES CHALEURS

par
GUY LACROIX

Station de Biologie marine,
Grande-Rivière, Gaspé-sud,
Québec, Canada



DÉPARTEMENT DES PÊCHERIES
Province de Québec
QUÉBEC
1961

114

228

da
m
lo
re
(1
po
(1
H

dé
sid
vr
pa
exp
sai
n'e
cor
rég

poi
—
de l

V

LES MIGRATIONS VERTICALES JOURNALIÈRES DES EUPHAUSIDES À L'ENTRÉE DE LA BAIE DES CHALEURS ^{1, 2}

par

Guy LACROIX

Station de Biologie marine, Grande-Rivière, Gaspé-Sud, Qué.

Introduction

Les Euphausides, tant par leur taille que par leur abondance numérique, occupent une place de choix dans les phénomènes productifs du golfe Saint-Laurent. Leur importance locale, comme nourriture des poissons, est depuis longtemps reconnue et n'a cessé de l'être jusqu'à maintenant. Citons Smith (1879) pour le Maquereau, Sleggs (1933) et Templeman (1948) pour le Capelan, Tremblay (1948), Corbeil (1953, 1957), Powles (1958) et Brunel (1960) pour la Morue, Jean (1953) pour le Hareng, Steele (1957) et Lambert (1960) pour le Sébaste.

En somme, nos principaux poissons d'intérêt commercial dépendent, à un moment ou l'autre, de l'abondance des Euphausides et de leur accessibilité au temps et lieu propices. Il est vrai que la connaissance générale des chaînes alimentaires peut parfois fournir l'essentiel des éléments requis pour organiser une exploitation rationnelle des pêcheries maritimes, mais la connaissance de la biologie et de l'écologie des espèces les plus importantes n'en reste pas moins strictement nécessaire pour une application concrète et circonstanciée des lois générales de production à une région de pêche donnée.

Conçu dans cette optique, ce travail vise à éclairer certains points moins connus de l'écologie des Euphausides du golfe

(1) Deuxième partie d'une thèse présentée en 1958 à la Faculté des Sciences de l'Université de Montréal.

(2) Contributions du Département des Pêcheries, Québec, No 83.

Saint-Laurent. Quatre des espèces atlantiques d'Euphausides habitent les eaux du golfe: *Meganycetiophanes norvegica* (M. Sars), *Thysanoessa raschii* (M. Sars), *Thysanoessa inermis* (Krøyer) et *Thysanoessa longicaudata* (Krøyer). Or, en dépit du fait qu'on leur ait reconnu une situation privilégiée dans l'économie de nos eaux, notre ignorance sur leur comportement local est quasi totale. Nous étudierons donc, pour les trois premières espèces ci-haut mentionnées, la distribution verticale, le phénomène des migrations verticales journalières et les particularités qu'y apportent les modifications saisonnières des conditions de milieu, le sexe et le stade de développement.

REMERCIEMENTS

Nous désirons exprimer notre plus vive reconnaissance au Dr Édouard Pagé, directeur du Département de Biologie de l'Université de Montréal, aux Drs Adrien Robert, c.s.v., James Mosimann et Pierre Couillard, professeurs à l'Université de Montréal pour l'intérêt soutenu qu'ils n'ont cessé de manifester pendant la réalisation de ce travail.

Le travail en mer, une partie importante de l'analyse du matériel et de la rédaction ne furent rendus possibles que grâce à la compréhension et à l'assistance offertes par le Dr Alexandre Marcotte, directeur de la Station de Biologie marine de Grande-Rivière, et les autorités du Ministère des Pêcheries du Québec, en particulier le Dr Arthur Labrie, sous-ministre.

Notre gratitude va également à M. Georges Lelièvre, capitaine de l'« Astrid » en 1957, ainsi qu'aux membres de son équipage, MM. R. Desbois, A. Lebreux et G. Bergeron, technicien du bord; à M. Andras Mak, dessinateur.

Finalement, nous remercions très sincèrement le Conseil national des Recherches du Canada, qui nous a généreusement accordé une bourse d'études pendant l'année académique 1957-58.

Travaux antérieurs

1.— Migrations verticales journalières des adultes

L'examen des récoltes planctoniques a fait soupçonner, depuis déjà assez longtemps, l'existence de migrations verticales

LE NATURALISTE CANADIEN,

C41 P4
C6/83
OFF

journalières chez les Euphausides adultes, mais la première preuve en fut donnée par Hickling (1925). Celui-ci a montré, au moyen d'un filet attaché au chalut d'un bateau de pêche, l'éloignement du fond de *M. norvegica* et de *Thysanoessa* spp. pendant la nuit, et leur réapparition, au fond, durant le jour. En dépit des limites évidentes de la méthode adoptée, il lui fut possible d'établir que *M. norvegica* a quitté le fond à 17:00 hres, qu'il y est revenu à 05:00 hres partiellement, et à 08:00 hres complètement; que le nombre d'individus sur le fond ne varie pas entre 08:00 hres et 13:00 hres, mais qu'une diminution commence alors, qui se poursuit graduellement jusqu'à 22:00 hres. Les périodes respectives d'abondance minimum pour *Thysanoessa* spp. sont 04:00 hres et 17:00 hres. Les résultats obtenus par Hickling semblent indiquer une tolérance plus grande des espèces de *Thysanoessa* pour la lumière. Hunstman (1925) montre d'ailleurs expérimentalement que la lumière excessive peut avoir une action léthale, à la fois sur *M. norvegica* et *T. inermis*, mais que cette action est plus remarquable dans le cas de *M. norvegica*.

Macdonald (1927), démontrant la présence en surface de maxima d'abondance de *M. norvegica* et de *T. raschii* durant la nuit, fait observer que la salinité n'est pas un facteur limitant pour la distribution verticale de ces Euphausides.

Marshall (1948), utilisant un échantillonneur rapide (Hardy plankton recorder) confirme l'authenticité des migrations verticales des Euphausides, en établissant que *M. norvegica* est, à 10 mètres, 7 fois plus abondant durant la nuit que durant le jour, *T. raschii*, 3.5 fois et *T. inermis*, 1.9 fois.

Moore (1950) interprète les migrations verticales des Euphausides par une motivation phototactique, mais pense que les conditions thermiques peuvent les influencer, v.g. en établissant une barrière susceptible de modifier la descente ou la montée des organismes.

Hansen (1951), le premier, tente d'étudier directement l'effet de la couche de discontinuité thermique sur les migrations verticales journalières du zooplancton. Il divise les organismes planctoniques en 4 groupes: (1) ceux qui migrent de la couche de discontinuité à la surface; (2) ceux qui se trouvent constamment

dans le thermocline; (3) ceux qui migrent du fond à la couche de discontinuité et (4) ceux qui migrent du fond à la surface. Le seul Euphauside étudié, *M. norvegica*, est classé dans le troisième groupe. Malheureusement, les conclusions de Hansen sont le fruit d'une seule croisière de 24 heures, et portent principalement sur des organismes larvaires.

Glover (1952) trouve, dans l'Atlantique, un rapport d'abondance nuit-jour de 0.4 seulement pour *M. norvegica*, et de 2.0 pour *T. longicaudata*.

Mentionnons enfin Hardy et Bainbridge (1954) qui ont pu observer en laboratoire les migrations verticales de *M. norvegica* et déterminer ses vitesses de descente et de montée.

2. — Migrations verticales journalières des larves

Les migrations verticales journalières des larves d'Euphausides n'ont jamais été étudiées en détail. Einarsson (1945) note un décalage du niveau moyen de la distribution verticale avec la maturation des individus, mais ne parle pas clairement de migrations verticales journalières. Waterman *et al.* (1939) avaient cependant montré l'existence d'un rythme journalier d'une étendue de 250 mètres pour les stades larvaires d'Euphausides océaniques. Marshall (1948) fournit quelques rapports d'abondance nuit-jour, pour une profondeur donnée: pour les larves de *T. inermis*, 2.2; pour celles de *M. norvegica*, 1.8, mais ces valeurs sont le résultat d'un comptage global de tous les stades, et signifient tout au plus que certains stades ont la propriété de migrer. Les données de Glover (1952) sont plus précises, puisqu'il sépare les Furcilia des Cyrtopia. Le rapport nuit-jour, à dix mètres, est de 8 pour les Cyrtopia et de 3.9 pour les Furcilia de *T. longicaudata*; de 6.2 pour les Furcilia de *M. norvegica*. Enfin, Mauchline (1959) trouve que tous les stades Furcilia de *M. norvegica*, à l'exception des Furcilia VII et VIII, sont abondants durant le jour surtout à la profondeur de 50 mètres. Les Furcilia VII et VIII vivent, selon lui, plus près du fond et se comportent davantage comme les adultes.

Cette brève revue suffit pour mettre en évidence le caractère fragmentaire et assez confus des données que nous possédons

sur les migrations des Euphausides, tant adultes que larvaires. De là, la nécessité d'une étude systématique n'est guère à démontrer.

Méthodes

1. — RÉCOLTE DES EUPHAUSIDES ET MESURES PHYSIQUES DIVERSES

a) *Instruments utilisés*

L'échantillonneur quantitatif Clarke-Bumpus fut employé avec une soie no 2 (21 mailles par cm). Des soies à bluter furent d'abord utilisées, au cours des trois premières croisières; dans la suite, nous n'employâmes que des soies de nylon. Ces dernières sont, à notre avis, plus constantes quant au diamètre des mailles, et, parce que plus rigides, se prêtent à un nettoyage plus rapide et plus complet. La calibration de l'appareil, faite à Grande-Rivière, donna une moyenne de 4.1 litres d'eau filtrée par révolution de l'hélice enregistreuse.

Pour assurer une stabilité angulaire convenable du câble de traction pendant toute la durée du travail, nous avons dû le lester de pesées totalisant 165 livres. Comme c'est coutume de le faire, nous avons ajouté à la longueur théorique de câble une longueur supplémentaire dont la valeur nous était donnée par calcul trigonométrique. Certains auteurs ont cependant pu démontrer au moyen de sondes sonores (Backus et Hersey, 1956; Barraclough et Johnson, 1955) que la forme du câble en traction n'était pas celle d'une droite. Elle peut présenter des concavités dans la partie supérieure ou dans la partie inférieure, de sorte que la longueur déterminée par calcul trigonométrique est alors souvent erronée.

Aussi avons-nous cru prudent d'employer, en plus, un enregistreur bathymétrique Hermann (Hermann, 1949). Celui-ci comporte cependant un inconvénient majeur pour un travail comme le nôtre; il est impossible de connaître la profondeur avant qu'on ne le remonte à la surface, de sorte qu'on ne peut effectuer des corrections pendant une traction. Mais l'obtention de données bathymétriques précises contribue quand même à nous met-

tre en garde contre les interprétations erronées, provenant d'une fausse évaluation de la profondeur des échantillonneurs. Nous disposons de telles données bathymétriques pour la plupart des croisières; elles font défaut pour les croisières du 25 juin et du 26 juillet. L'écart entre la valeur obtenue par la lecture d'un bathygramme et la valeur obtenue par calcul trigonométrique est parfois considérable pour les prises profondes, mais insignifiante pour les prises superficielles (tableau I). Teramoto (1958) a d'ailleurs démontré que l'erreur dans la profondeur est fonction de la longueur de câble. C'est pourquoi nous avons considéré avec les réserves appropriées les données bathymétriques des croisières mentionnées plus haut.

La température de l'eau fut enregistrée au moyen d'un bathythermographe, d'échelle 0-200 pi. (0-61 m), pour les croisières faites après le 25 juillet. Lors des croisières précédant le 25 juillet, nous avons obtenu des données de température par thermomètre à renversement. Les salinités mentionnées dans ce

TABLEAU I

ÉCARTS MAXIMUM ET MOYEN ENTRE LES LECTURES DE PROFONDEURS OBTENUES PAR L'ENREGISTREUR BATHYMÉTRIQUE HERMANN ET LES VALEURS OBTENUES PAR CALCUL TRIGONOMÉTRIQUE

Classes de profondeurs en m	Écart maximum en m	Écart moyen en m
75-50	20	5.0
50-25	13	3.2
25-0	7	1.2

travail sont les données de la Station de Biologie marine de Grande-Rivière pour 1957.

L'intensité lumineuse, la vitesse du vent, la nébulosité, la fréquence solaire et l'état de la mer étaient aussi notés à intervalles réguliers. Les mesures d'intensité lumineuse, faites avec des moyens de fortune (un photomètre à lumière réfléchie G E, type DW-68), ne furent utilisées que partiellement pour l'interprétation. La « fréquence solaire » est une estimation, en pourcentage, de la présence solaire apparente, enregistrée à intervalles réguliers.

b) Protocole suivi en mer

Au cours de l'été 1957, la station 112 (Long. $64^{\circ} 24' 00''$ O; Lat. $48^{\circ} 21' 00''$ N; profondeur: 109 mètres), l'une des stations du réseau hydrographique de la Station de Biologie marine de Grande-Rivière, fut visitée 10 fois en vue de cette étude. Ces croisières débutèrent le 25 juin pour se terminer le 23 octobre. La croisière du mois d'octobre, incomplète, par suite des mauvaises conditions de navigation, n'a pas été considérée dans l'analyse des résultats. Les mois de juillet, août et septembre comprennent le plus grand nombre de prises, ces mois étant les plus critiques pour la stratification thermique des eaux du golfe Saint-Laurent (tableau II).

A notre arrivée sur la station 112, le bathythermographe était envoyé à l'eau¹. Les profondeurs entre lesquelles les prises devaient être faites étaient déterminées d'après les bathythermogrammes. Ceux-ci nous révélaient l'état de la stratification thermique: nous essayions de faire une récolte dans l'épithalassa, une seconde dans le thermocline et une troisième dans l'hypothalassa. Pour certaines croisières, une prise additionnelle était faite depuis le milieu du thermocline jusqu'à sa partie supérieure. Cette manière d'approcher le sujet, quoique présentant des avantages évidents, rendit extrêmement laborieuse la comparaison entre les croisières et parfois même entre les différentes récoltes d'une même croisière. Comme nous le verrons plus loin,

(1) Notons que les observations thermographiques étaient répétées avant chaque série de prises et parfois plus souvent.

TABLEAU II

LISTE DES CROISIÈRES PLANCTONIQUES DE 1957

Mois	Dates	Nombre de récoltes
Juin	25-26	32
Juillet	4-5	72
	26-27	
Août	6-7	96
	12-13	
	26-27	
Septembre	3-4	80
	9-10	
	18-19	
Octobre	21-22	9

les variations saisonnières et même journalières dans la profondeur du thermocline n'ont pu faire autrement que nous apporter des difficultés dans l'interprétation des résultats. Nous devons comparer des récoltes faites dans des couches d'eau tout à fait différentes, à des niveaux variés et des strates d'épaisseur variée. Une présentation globale des résultats devenait en conséquence impossible.

Les couches d'échantillonnage déterminées, nous fixions à l'extrémité du câble les différentes pesées utilisées, l'enregistreur bathymétrique Hermann, et finalement, avec un espacement d'un mètre, l'échantillonneur Clarke-Bumpus. Celui-ci était

descendu à la profondeur maximum de la couche à échantillonner et — l'envoi du premier messenger ayant provoqué l'ouverture de la porte — on le traînait pendant 5 minutes à cette profondeur. Une longueur de câble équivalente au tiers de la longueur totale allouée était hâlée par le treuil, puis l'échantillonneur était de nouveau tiré pendant 5 minutes. Cette opération était répétée une autre fois; alors le second messenger était envoyé et l'appareil remonté en surface. Cette prise par paliers est un compromis entre la prise verticale et la prise oblique. Les croisières débutaient habituellement le matin et se poursuivaient durant une période de 24 heures. Le midi et vers minuit, une seule série de prises était généralement faite, tandis que le matin et le soir, périodes plus critiques à cause du lever et du coucher du soleil, qui apportent des variations considérables dans l'intensité lumineuse, trois séries de prises étaient faites. Les prises du matin commençaient au moins une demi-heure avant le lever du soleil, alors que celles du soir se terminaient au moins une demi-heure après le coucher du soleil.

Tout le matériel ainsi récolté est conservé dans du formol neutre 5-10% et, analysé ou non, est déposé en son entier au Musée de la Station de Biologie marine de Grande-Rivière.

2. — ANALYSE AU LABORATOIRE

a) *Identification des adultes*

Les Euphausides adultes de toutes les croisières ont été extraits directement, identifiés et classés par sexe, leur taille et apparence permettant une détermination rapide. La détermination des sexes était principalement basée sur la conformation de la première patte abdominale, mais dans les cas douteux, nous observions également les caractères secondaires (v.g. la saillie du second segment antennulaire des mâles de *T. inermis*).

Aucun compte ne fut tenu des variétés de *T. inermis*: la forme « neglecta » et la forme « inermis », décrites par Hansen (1911), bien que nous fûmes à même d'observer la présence des deux formes.

Toutes les identifications sont basées sur les travaux de Einarsson (1945) et Sheard (1953).

b) Identification des stades larvaires

La détermination des stades larvaires ne fut réalisée que partiellement, le travail exigé pour un examen complet n'étant pratiquement pas possible dans les circonstances. Le tableau III résume l'extension de cette analyse. Dans le cas des croisières du 9 septembre et du 18 septembre, les Nauplii, Metanauplii et Calyptopis ont été comptés directement dans le canal d'une tournette Ward (Ward, 1955), ajustée sur une loupe binoculaire Zeiss. Les stades Furcilia, de même que les stades Post-larvaires ont reçu le traitement suivant: triés à faible grossissement dès leur passage dans le canal de la tournette, ces individus n'étaient identifiés que dans la suite à fort grossissement. Les individus plus âgés que les Furcilia V étaient de plus identifiés à l'espèce.

TABLEAU III

DEGRÉ D'EXTENSION DE L'ANALYSE DES STADES LARVAIRES
ET DES ADULTES D'EUPHAUSIDES

Nauplii Metanauplii Calyptopis Furcilia I-V	Croisières du 9 et du 18 septembre
Furcilia VI-XI et Post-larves	Croisières du 26 août 3 septembre 9 septembre 18 septembre
Adultes	Toutes les croisières

Subséquentement, nous avons fait l'analyse complète des stades Furcilia et Post-larvaires pour tous les échantillons des croisières du 26 août et du 3 septembre.

Si l'identification des adultes d'Euphausides ne présentait aucune difficulté, il n'en allait pas de même des larves. Il est à peu près impossible, sur du matériel conservé dans la formaline, de distinguer l'espèce à laquelle appartiennent des Nauplii et Metanauplii, sauf peut-être dans le cas de *M. norvegica*. L'identification à l'espèce des stades Calyptopis et des premiers Furcilia (I, II, III) est possible, mais très onéreuse. Devant l'abondance du matériel, nous avons dû y renoncer et adopter le processus décrit plus haut.

Propriétés physiques du milieu

1.— TEMPÉRATURES ET SALINITÉS

a) Variations saisonnières

La figure 1 illustre les variations saisonnières des températures et des salinités de 0 et 100 mètres de profondeur. Comme on peut le constater, la température de surface atteint son maximum

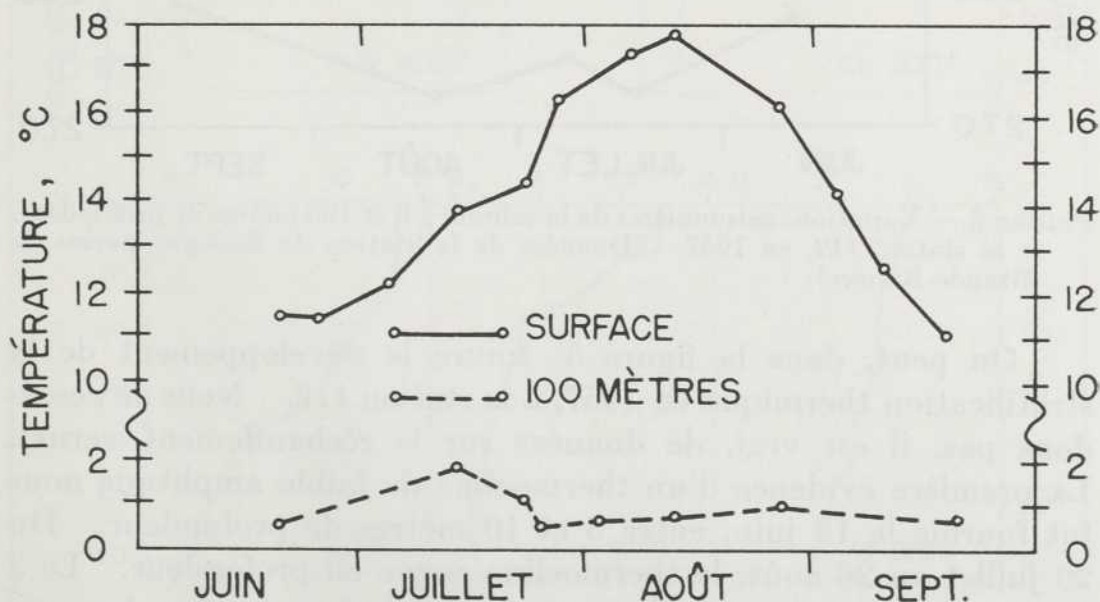


FIGURE 1.— Variations saisonnières de la température à 0 et 100 mètres de profondeur, à la Station 112, en 1957. (Données de l'auteur et de la Station de Biologie marine de Grande-Rivière).

en août, et les conditions thermiques sont sensiblement de même ordre lors de la première et de la dernière croisière. En surface, les extrêmes de température sont 11.1 et 17.8°C. A 100 mètres, les variations thermiques sont de faible amplitude: 0.49°C — 1.91°C.

Les variations dans la salinité ne sont pas très considérables (fig. 2). En surface, la salinité la plus basse fut relevée dans la première quinzaine d'août (27.52 ‰); la plus élevée, à la fin de septembre (28.96 ‰). A 100 mètres, le minimum était de 31.89 ‰, le 13 juillet, et le maximum de 32.63 ‰, le 22 juillet. Les écarts entre la salinité de surface et la salinité à 100 mètres s'accroissent constamment jusqu'au 12 août, mais la différence entre l'écart maximum et l'écart minimum est de peu d'importance, soit 1.42 ‰.

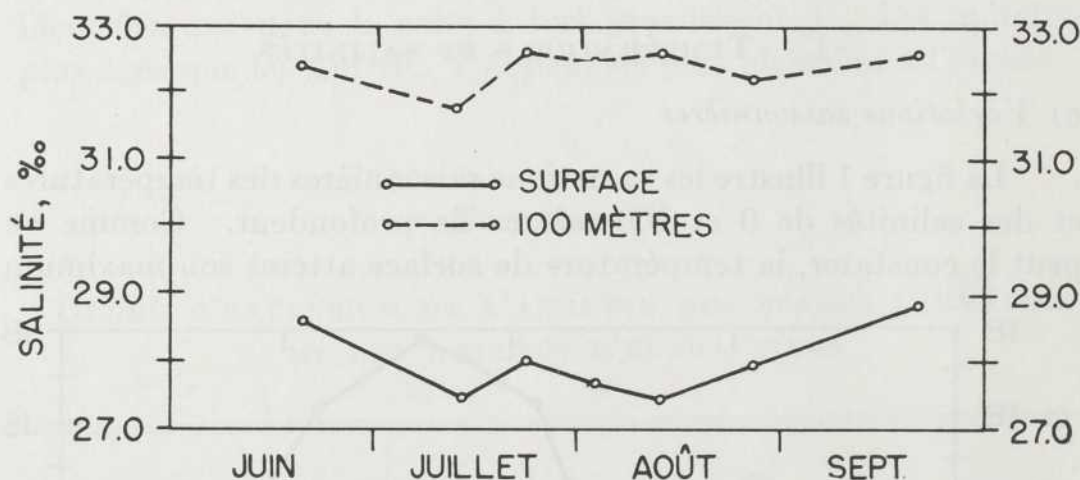


FIGURE 2.— Variations saisonnières de la salinité à 0 et 100 mètres de profondeur, à la station 112, en 1957. (Données de la Station de Biologie marine de Grande-Rivière).

On peut, dans la figure 3, suivre le développement de la stratification thermique en 1957, à la station 112. Nous ne possédons pas, il est vrai, de données sur le réchauffement vernal. La première évidence d'un thermocline de faible amplitude nous fut fournie le 13 juin, entre 5 et 10 mètres de profondeur. Du 26 juillet au 26 août, le thermocline gagne en profondeur. Le 3 septembre, il est fort peu important, mais le 9 septembre, les eaux sont de nouveau fortement stratifiées, par la formation d'un thermocline distinct, entre 10 et 20 mètres. Une semaine plus tard,

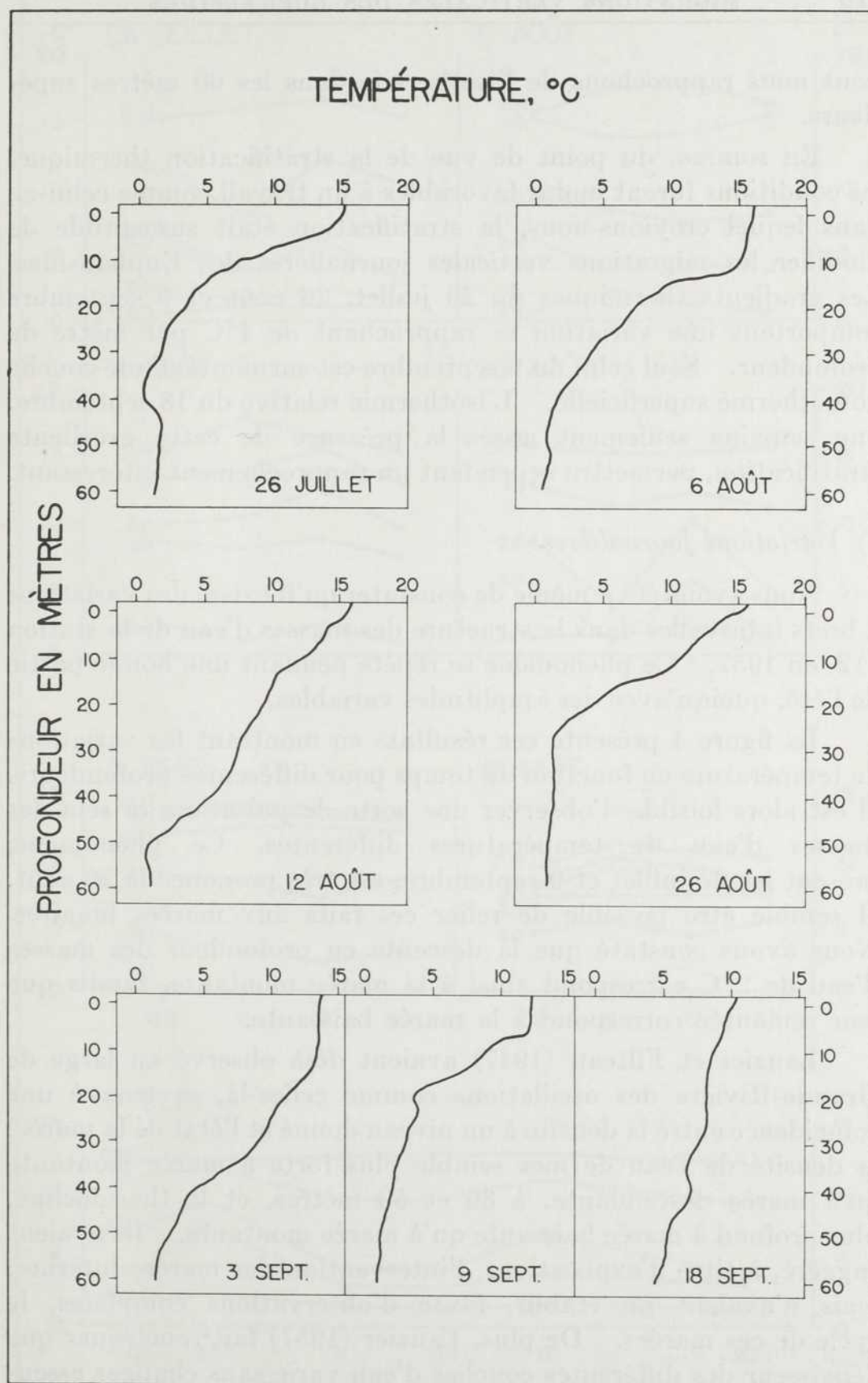


FIGURE 3.—Bathythermogrammes des croisières de juillet, août, et septembre, illustrant les variations saisonnières de la stratification thermique, à la station 112, en 1957.

nous nous rapprochons de l'isothermie dans les 60 mètres supérieurs.

En somme, du point de vue de la stratification thermique, les conditions furent moins favorables à un travail comme celui-ci, dans lequel croyions-nous, la stratification était susceptible de modifier les migrations verticales journalières des Euphausides. Les gradients thermiques du 26 juillet, 26 août et 9 septembre comportent une variation se rapprochant de 1°C par mètre de profondeur. Seul celui du 9 septembre est surmonté d'une couche homotherme superficielle. L'isothermie relative du 18 septembre, une semaine seulement après la présence de cette excellente stratification, permettra cependant un rapprochement intéressant.

b) Variations journalières

Nous avons été à même de constater qu'il existe des variations à brefs intervalles dans la structure des masses d'eau de la station 112, en 1957. Ce phénomène se répète pendant une bonne partie de l'été, quoiqu'avec des amplitudes variables.

La figure 4 présente ces résultats en montrant les variations de température en fonction du temps pour différentes profondeurs. Il est alors loisible d'observer une sorte de pulsation au sein des masses d'eau de températures différentes. Ce phénomène, présent les 27 juillet et 9 septembre, est très prononcé le 26 août. Il semble être possible de relier ces faits aux marées lunaires. Nous avons constaté que la descente en profondeur des masses d'eau de 2°C correspond ainsi à la marée montante, tandis que leur remontée correspond à la marée baissante.

Lauzier et Filteau (1947) avaient déjà observé au large de Grande-Rivière des oscillations comme celles-là, et trouvé une coïncidence entre la densité à un niveau donné et l'état de la marée: la densité de l'eau de mer semble plus forte à marée montante qu'à marée descendante, à 30 et 50 mètres, et le thermocline, plus profond à marée baissante qu'à marée montante. Ils avaient suggéré, à titre d'explications, l'intervention des marées internes, mais n'avaient pu établir, faute d'observations complètes, le cycle de ces marées. De plus, Lauzier (1957) fait remarquer que l'épaisseur des différentes couches d'eau varie sans changer essen-

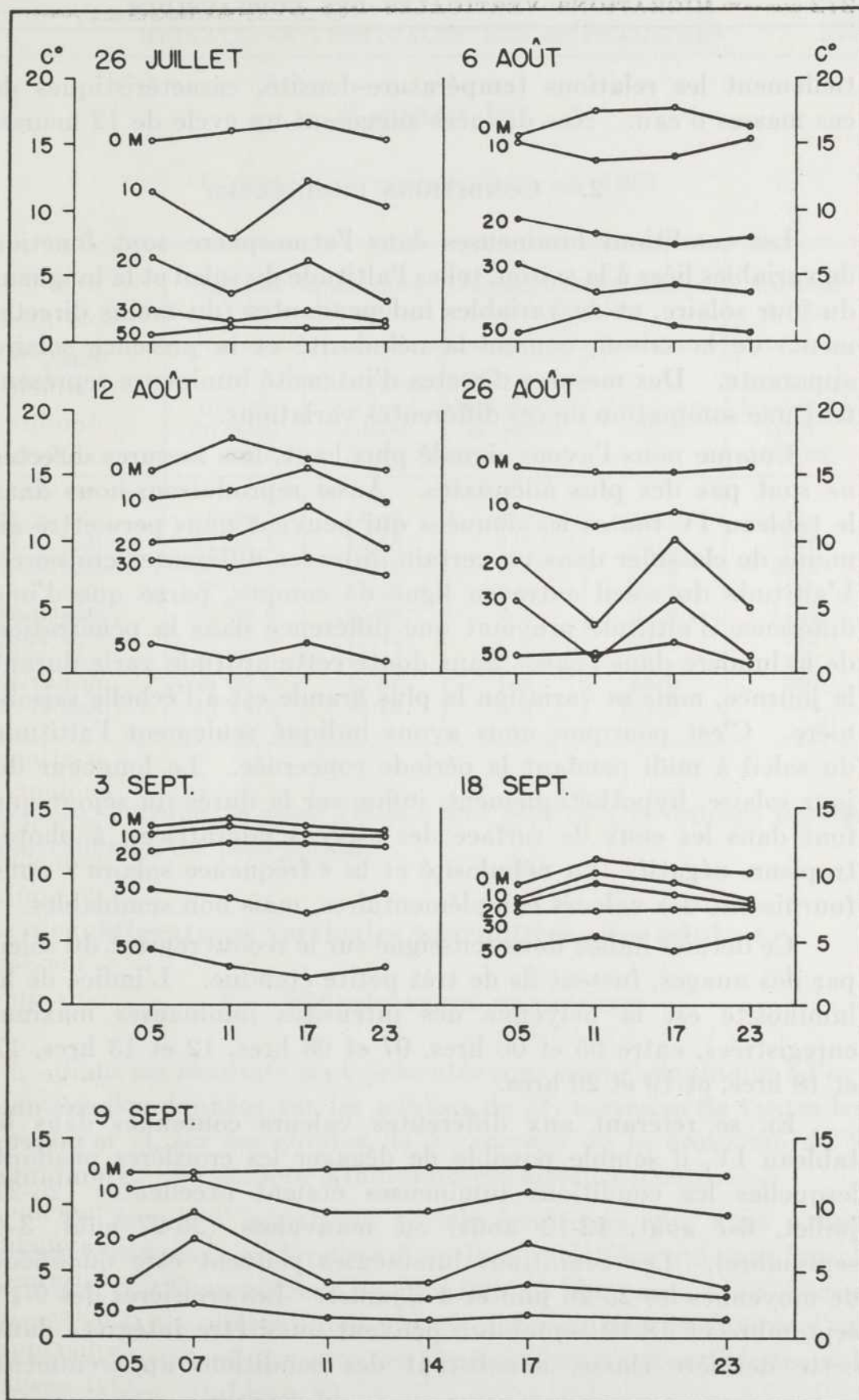


FIGURE 4.— Variations de température en fonction de la profondeur, à différents moments du jour et de la nuit.

tiellement les relations température-densité, caractéristiques de ces masses d'eau. Nos données suggèrent un cycle de 12 heures.

2.— CONDITIONS LUMINEUSES

Les conditions lumineuses dans l'atmosphère sont fonction de variables liées à la saison, telles l'altitude du soleil et la longueur du jour solaire, et de variables indépendantes (du moins directement) de la saison, comme la nébulosité et la présence solaire apparente. Des mesures directes d'intensité lumineuse représentent une sommation de ces différentes variations.

Comme nous l'avons signalé plus haut, nos mesures directes ne sont pas des plus adéquates. Aussi reproduisons-nous dans le tableau IV toutes les données qui peuvent nous permettre au moins de classer dans un certain ordre les différentes croisières. L'altitude du soleil entre en ligne de compte, parce que d'une différence d'altitude provient une différence dans la pénétration de la lumière dans l'eau. Sans doute cette altitude varie durant la journée, mais sa variation la plus grande est à l'échelle saisonnière. C'est pourquoi nous avons indiqué seulement l'altitude du soleil à midi pendant la période concernée. La longueur du jour solaire, hypothétiquement, influe sur la durée du séjour que font dans les eaux de surface des espèces migratrices, à phototropisme négatif. La nébulosité et la « fréquence solaire » nous fournissent des valeurs complémentaires, mais non semblables.

Ce dernier indice nous renseigne sur le recouvrement du soleil par des nuages, fussent-ils de très petite étendue. L'indice de la luminosité est la moyenne des intensités lumineuses maxima enregistrées, entre 05 et 06 hres, 07 et 08 hres, 12 et 13 hres, 17 et 18 hres, et 19 et 20 hres.

En se référant aux différentes valeurs contenues dans le tableau IV, il semble possible de dégager les croisières pendant lesquelles les conditions lumineuses étaient excellentes (26-27 juillet, 6-7 août, 12-13 août) ou mauvaises (26-27 août, 3-4 septembre). Les conditions lumineuses peuvent être qualifiées de moyennes les 25-26 juin et 4-5 juillet. Les croisières des 9-10 septembre et 18-19 septembre peuvent aussi être intégrées dans cette dernière classe, nonobstant des conditions apparemment

TABLEAU IV

CONDITIONS LUMINEUSES EN 1957

Date	Variables dépendantes de la saison		Variables indépendantes de la saison		Variable mixte
	Altitude du soleil à midi	Longueur du jour solaire (hres)	Nébulosité moyenne	Fréquence solaire %	Indice de luminosité (foot-lambert)
25-26 juin.....	65°00.7	16:05	6.5	34.5	504
4-5 juillet...	64°27.5	15:56	7.1	42.3	836
26-27 juillet...	60°59.7	15:21	2.3	53.3	1356
6-7 août....	57°15.0	14:46	5.2	41.6	1104
12-13 août....	55°30.6	14:28	2.8	62.5	1154
26-27 août....	51°57.0	13:42	7.9	20.8	731
3-4 sept.....	49°05.0	13:17	10.0	0	299
9-10 sept.....	46°50.8	12:57	1.3	85.0	960
18-19 sept.....	43°23.8	12:26	3.0	100.0	—

bonnes, puisque, le soleil étant à son plus bas, la lumière perdue par réflexion est plus grande.

Migrations verticales journalières des adultes

1.— PRÉSENTATION GRAPHIQUE

Tous les résultats sont présentés sous forme graphique à l'exception des données sur les adultes de *M. norvegica* de toutes les croisières et sur les adultes de *T. inermis* de la croisière du 9 septembre. Le nombre d'individus est alors trop petit.

En face des variations parfois erratiques que nous avons constatées dans la profondeur des prises, variations qui nous furent révélées par l'enregistreur bathymétrique Hermann, nous dûmes renoncer à une présentation globale des résultats, en faveur d'un examen fractionné par groupes de croisières bathymétriquement comparables (tableau V).

TABLEAU V

GROUPEMENT DE CROISIÈRES UTILISÉ DANS LA
PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

Groupe	Date
1	25-26 juin
	4-5 juillet
	26-27 juillet
2	6-7 août
	26-27 août
	9-10 septembre
3	12-13 août
	3-4 septembre
	18-19 septembre

De plus, les récoltes de chaque croisière furent groupées suivant des couches bathymétriquement définies. Ces couches sont au nombre de quatre et sont homogènes pour les croisières du 25 juin, 4 juillet et 26 juillet. Elles sont au nombre de trois pour les autres croisières.

Chacune des figures comprend deux ou trois graphiques, chacun d'eux exprimant les résultats d'une croisière. Chaque

graphique est lui-même divisé horizontalement en trois ou quatre niveaux, représentant respectivement une couche superficielle (CS), une couche sub-superficielle (CSS), une couche intermédiaire (CI) et une couche profonde (CP). Chacun des petits traits verticaux prenant origine sur la ligne de base signifie qu'il y eut récolte, et en indique l'heure.

Enfin, nous parlerons assez fréquemment, dans l'exposé des résultats de « bonnes » et « mauvaises » conditions lumineuses. On doit prendre note que nous entendons par là des conditions de plus haute ou plus basse luminosité, sans référence *a priori* à leur influence possible sur les organismes.

2.— EXPOSÉ PAR GROUPE DE CROISIÈRES

a) Groupe 1

Les croisières du 25 juin, 4 juillet et 26 juillet présentent les périodes de lumière solaire les plus longues de toute la série d'observations. Du strict point de vue de la luminosité diurne, la croisière du 25 juin offre les conditions les moins bonnes, et celle du 26 juillet, les meilleures. La croisière du 4 juillet est intermédiaire. La lune (âge: 6 jours) était présente pendant quelques-unes des récoltes du soir de la croisière du 4 juillet, mais absente pendant les récoltes de nuit.

Si les conditions lumineuses, dans l'ensemble, semblent, hypothétiquement, moins favoriser les migrations diurnes, les conditions thermiques, au contraire, seraient particulièrement favorables, par suite de l'absence d'une stratification thermique nette, du moins pendant les croisières du 25 juin et du 4 juillet. Pendant la croisière du 26 juillet, les eaux sont thermiquement stratifiées, mais le thermocline est situé très en surface, entre 4 et 17 mètres. La température de surface, du 25 juin au 26 juillet, passe de 11.5° à 16.0°C, mais la température à 100 m varie très peu. Enfin, le 26 juillet, des variations journalières de température se font sentir de façon très tranchée à 10 et 20 mètres.

Thysanoessa raschii. De l'examen de la figure 5, nous pouvons dégager une tendance constante: (1) un mouvement

auroral de descente, qui amène les individus au-dessous de 60 m, 3 ou 4 heures après le lever du soleil. Ce mouvement est plus distinct pendant la croisière du 25 juin; (2) une absence complète d'individus ou un très petit nombre au-dessus de 60 mètres, entre 08:00 hres et 18:00 hres; (3) un mouvement ascendant crépusculaire qui se manifeste près de deux heures avant le coucher du soleil, mouvement rendu surtout évident par l'apparition des organismes dans la couche profonde; (4) une répartition verticale dans les quatre couches, au milieu de la nuit. Dans les trois cas, la couche de surface est atteinte, et le maximum d'abondance est dans la couche sub-superficielle.

Examinée sous l'angle des conditions lumineuses et thermiques, la figure 5 nous révèle quelques particularités intéressantes: (1) c'est lors de la croisière du 25 juin, pendant laquelle les eaux sont thermiquement peu stratifiées et la luminosité diurne très faible, qu'un assez grand nombre d'individus séjournent dans les 60 mètres supérieurs, après le lever du soleil; (2) pendant cette même croisière, l'ascension crépusculaire est légèrement plus rapide que pendant les croisières des 4 et 26 juillet, même si le coucher du soleil est plus tardif dans le premier cas; (3) l'absence d'individus dans la couche sub-superficielle, le soir, pendant la croisière du 4 juillet, semble devoir être provisoirement liée à la présence de la lune. La chose semble étonnante, puisque l'intensité lumineuse produite par une lune de 6 jours est relativement faible. C'est cependant ce qui ressort d'une comparaison plus serrée entre les conditions prévalant pendant les récoltes crépusculaires parallèles des trois croisières du groupe 1, dans la couche sub-superficielle (tableau VI). La faible intensité lumineuse du 26 juillet n'est pas attribuable à la nébulosité (qui est faible), mais plutôt à un coucher du soleil hâtif. Les heures de coucher du soleil et la nébulosité sont analogues les 25 juin et 4 juillet, de sorte que l'intensité lumineuse plus élevée du 4 juillet ne trouve son explication que dans le seul facteur susceptible d'intervenir, soit la présence de la lune; (4) malgré le thermocline du 26 juillet, plusieurs individus sont parvenus en surface à 24:00 hres, mais ce thermocline, nous l'avons déjà souligné, était très superficiel, et n'était d'ailleurs surmonté d'aucune couche homotherme. On ne peut non plus faire intervenir la température de

surface élevée prévalant durant la croisière précitée, puisqu'à 15 m, la température était de 5°C seulement, et que nos prises de surface se faisaient entre 0 et 15 m; (5) les variations journalières de température à 10 et 20 mètres du 26 juillet ne semblent pas avoir affecté la distribution des organismes à ces niveaux. La température dans cette couche d'eau est plus élevée le soir que la nuit, mais le nombre d'organismes présents dans la couche intermédiaire est à peu près le même, le soir et à minuit.

TABLEAU VI

CONDITIONS DE LUMINOSITÉ CRÉPUSCULAIRE
LES 25 JUIN, 4 JUILLET ET 26 JUILLET

Dates	Intensité lumineuse (foot-lambert)	Nébulosité	Heure du coucher du soleil
25 juin	8	7	20:04
4 juillet	40	6	20:03
26 juillet	0	2	19:52

La présence d'un petit nombre d'individus, au milieu du jour, dans la couche profonde, nous amène à penser que nous avons échantillonné là la portion supérieure de la population de *T. raschii*, mais deux raisons nous portent à croire que ces faits ne sont pas très significatifs: (1) le petit nombre d'individus récoltés; (2) le fait que, le 4 juillet, ces individus se trouvent, non pas dans la couche profonde — qui est dépeuplée — mais dans la couche intermédiaire.

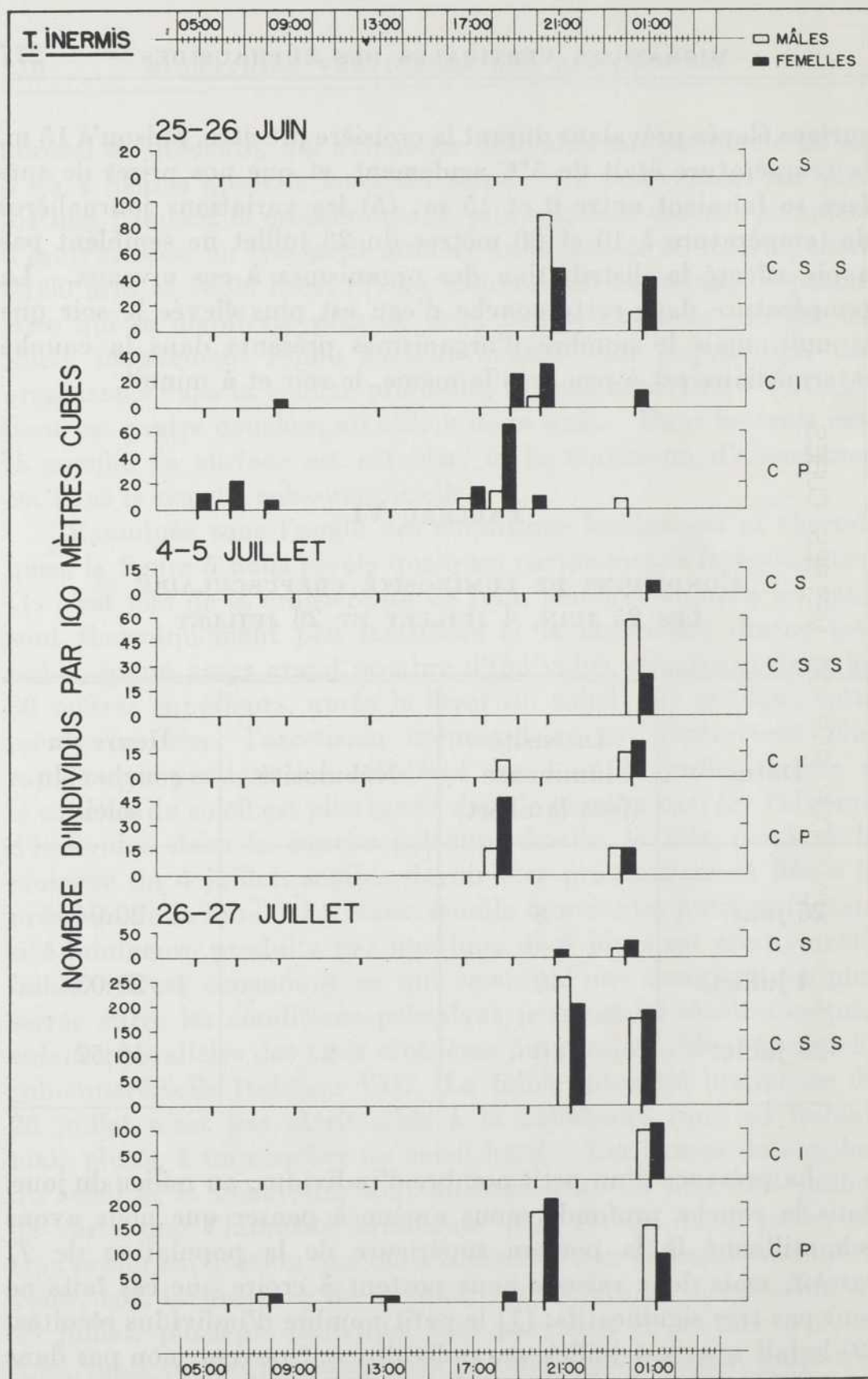


FIGURE 5.— Migrations verticales journalières des adultes de *T. raschii*, les 25 juin, 4 juillet et 26 juillet. CS = couche superficielle (0-15 m), CSS = couche subsuperficielle (15-30 m), CI = couche intermédiaire (30-45 m) et CP — couche profonde (45-60 m).

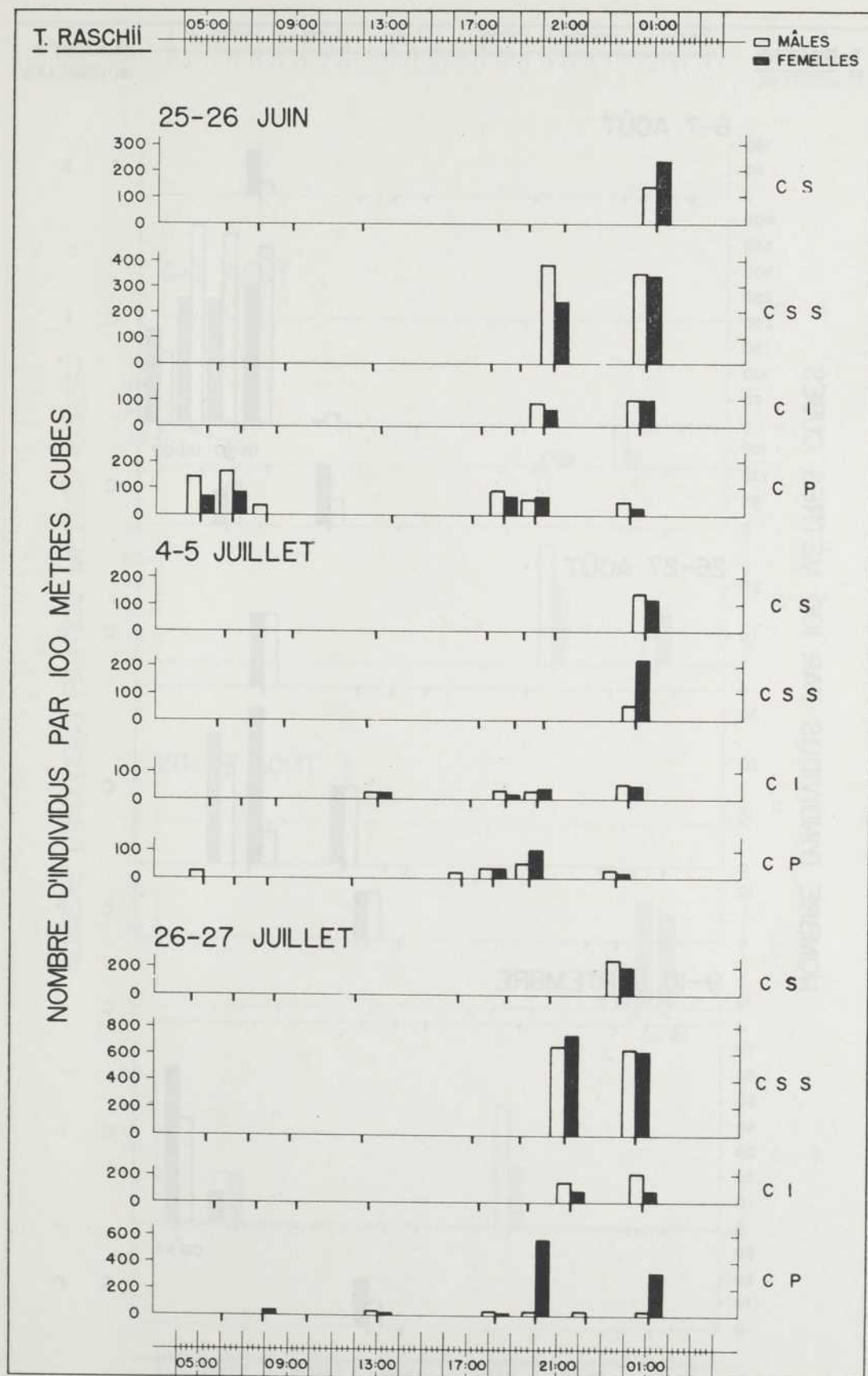


FIGURE 6.— Migrations journalières des adultes de *T. inermis* les 25 juin, 4 juillet et 26 juillet. CS = couche superficielle (0-15 m), CSS = couche subsuperficielle (15-30 m), CI = couche intermédiaire (30-45 m) et CP = couche profonde (45-60 m).

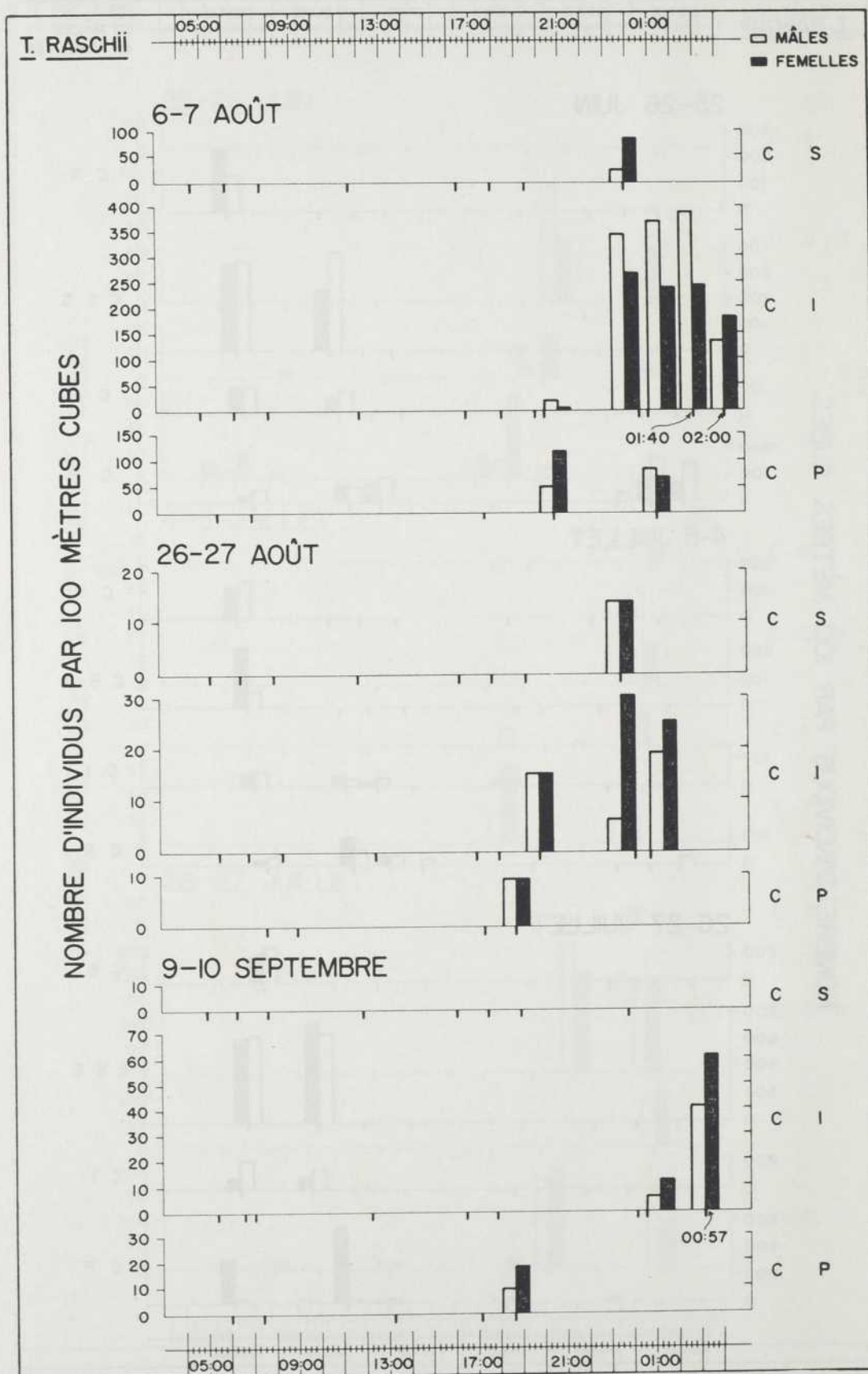


FIGURE 7.— Migrations verticales journalières des adultes de *T. raschii*, les 6 août, 26 août et 9 septembre. CS = couche superficielle (0-13 m), CI = couche intermédiaire (13-40 m), et CP = couche profonde (40-70 m).

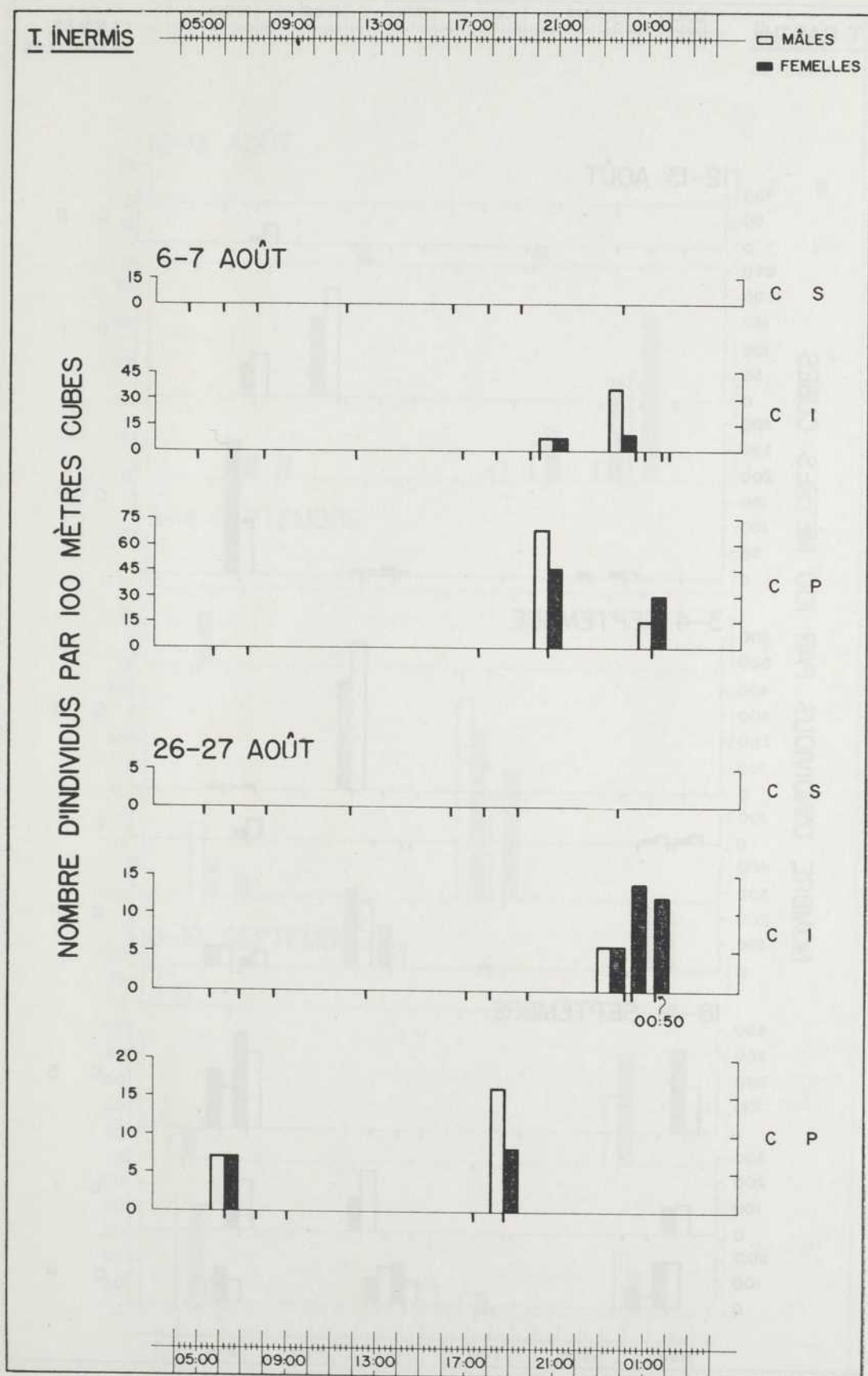


FIGURE 8.— Migrations verticales journalières des adultes de *T. inermis*, les 6 août et 26 août. CS = couche superficielle (0-13 m), CI = couche intermédiaire (13-40 m) et CP = couche profonde (40-66 m).

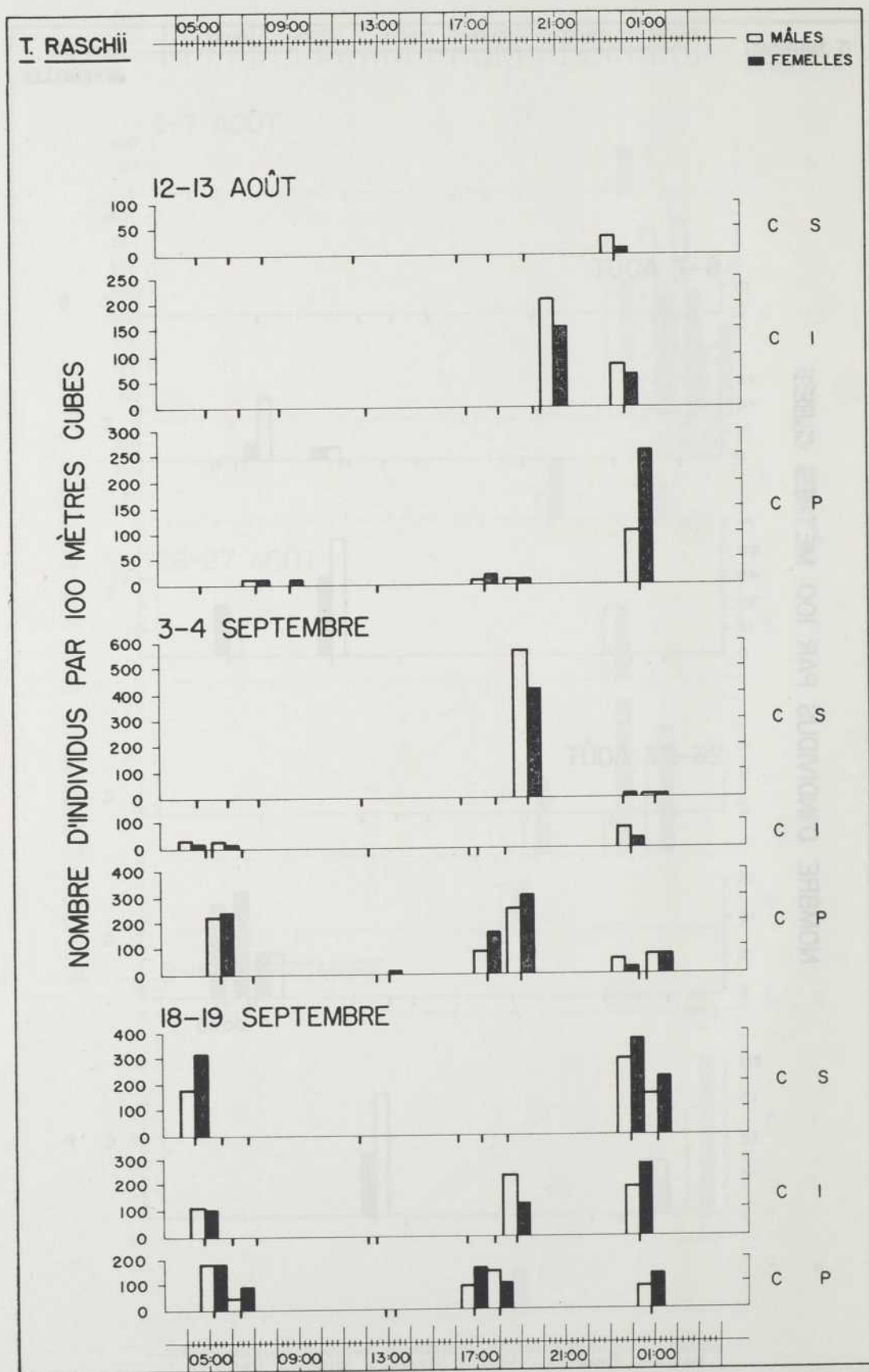


FIGURE 9.— Migrations verticales journalières des adultes de *T. raschii*, les 12 août, 3 septembre et 18 septembre. CS = couche superficielle (0-16 m), CI = couche intermédiaire (16-46 m), et CP = couche profonde (46-76 m).

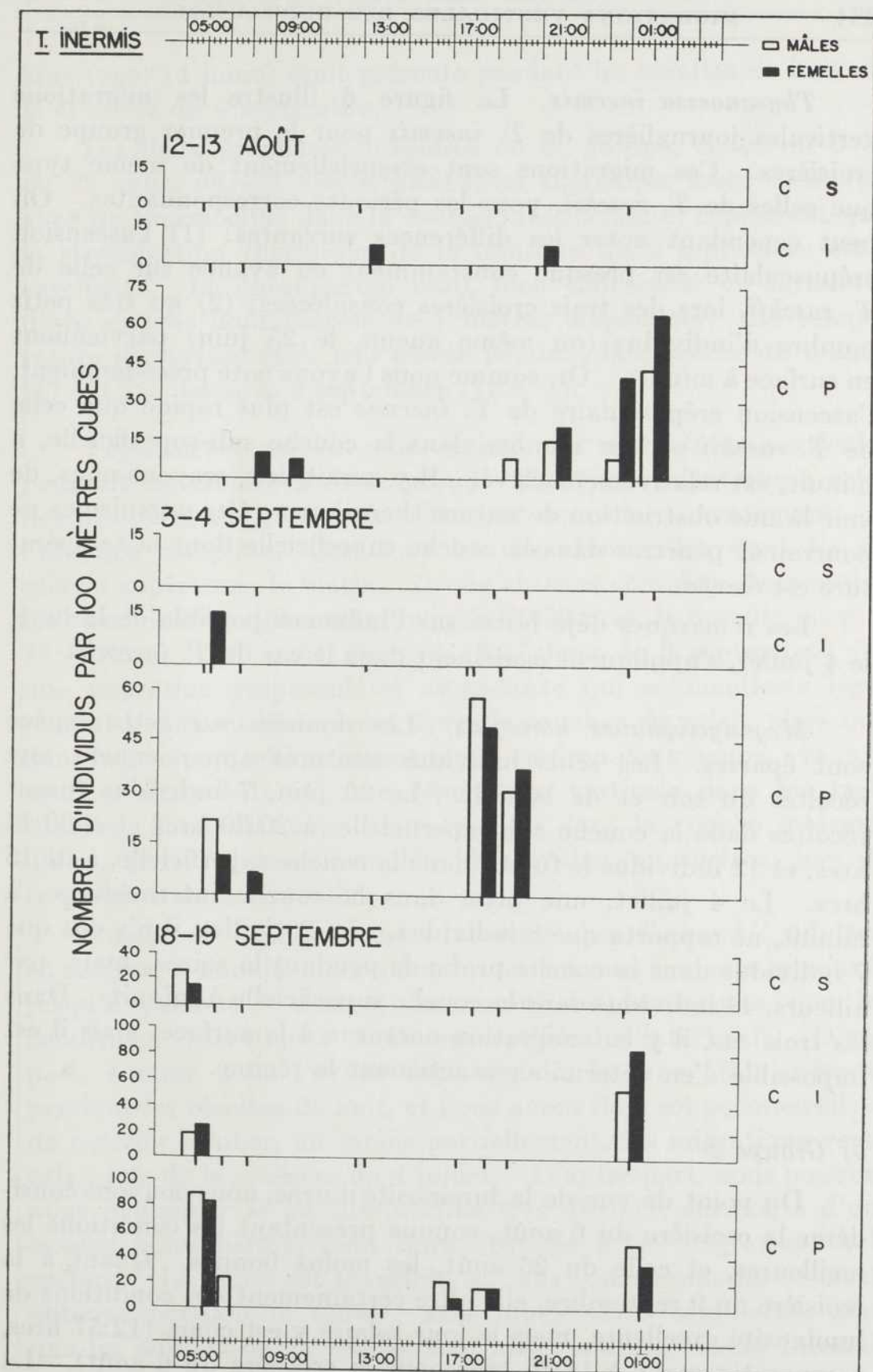


FIGURE 10.— Migrations verticales journalières des adultes de *T. inermis* les 12 août, 3 septembre et 18 septembre. CS = couche superficielle (0-16 m), CI = couche intermédiaire (16-46 m), et CP = couche profonde (46-76 m).

Thysanoessa inermis. La figure 6 illustre les migrations verticales journalières de *T. inermis* pour le premier groupe de croisières. Ces migrations sont essentiellement de même type que celles de *T. raschii*, pour les périodes correspondantes. On peut cependant noter les différences suivantes: (1) l'ascension crépusculaire est presque constamment en avance sur celle de *T. raschii*, lors des trois croisières considérées; (2) un très petit nombre d'individus (ou même aucun, le 25 juin) parviennent en surface à minuit. Or, comme nous l'avons noté précédemment, l'ascension crépusculaire de *T. inermis* est plus rapide que celle de *T. raschii* et leur nombre dans la couche sub-superficielle, à minuit, est relativement élevé. Il y aurait lieu, croyons-nous, de voir là une obstruction de nature thermique. Ces organismes ne pourraient pénétrer dans la couche superficielle dont la température est élevée.

Les remarques déjà faites sur l'influence possible de la lune, le 4 juillet, s'appliquent également dans le cas de *T. inermis*.

Meganyctiphanes norvegica. Les données sur cette espèce sont éparses. Les seuls individus capturés appartiennent aux récoltes du soir et de la nuit. Le 25 juin, 7 individus furent récoltés dans la couche sub-superficielle, à 20:39 hres et à 00:44 hres, et 12 individus le furent dans la couche superficielle, à 01:15 hres. Le 4 juillet, une prise dans la couche intermédiaire, à minuit, ne rapporta que 8 individus. Le 26 juillet, il n'y eut que 7 individus dans la couche profonde pendant la soirée, mais, par ailleurs, 48 individus dans la couche superficielle à minuit. Dans les trois cas, il y eut migration nocturne à la surface, mais il est impossible d'en déterminer exactement le régime.

b) Groupe 2

Du point de vue de la luminosité diurne, nous pouvons considérer la croisière du 6 août, comme présentant les conditions les meilleures, et celle du 26 août, les moins bonnes. Quant à la croisière du 9 septembre, elle offre certainement des conditions de luminosité excellente, mais le jour solaire y est court (12:57 hres, comparativement à 14:46 hres pour la croisière du 6 août). La

lune (âge: 14 jours) était présente pendant les récoltes de nuit de la croisière du 9 septembre.

Les deux premières croisières de ce groupe, celles du 6 et du 26 août, offrent une stratification thermique assez distincte, avec un thermocline dans la couche intermédiaire, cependant que la stratification thermique de la croisière du 9 septembre était excellente. Le thermocline était bien différencié et surmonté d'une couche homotherme de 7 mètres d'épaisseur. La température de surface était très élevée pendant la croisière du 6 août (17.4°C) et basse le 9 septembre (12.6°C).

Thysanoessa raschii. Le régime des migrations verticales pendant les croisières de ce groupe (fig. 7) est identique à celui des croisières du groupe 1. On peut cependant remarquer: (1) l'absence complète, dans tous les cas, d'individus dans les 60 mètres supérieurs, le matin; (2) une absence complète dans toutes les couches échantillonnées: jusqu'à 20:39 hres, le 6 août; jusqu'à 18:47 hres, le 26 août; jusqu'à 18:37 hres, le 9 septembre; (3) une migration crépusculaire ascendante qui se manifeste légèrement avant ou légèrement après le coucher du soleil, alors que dans le groupe 1, elle se faisait sentir environ deux heures avant le coucher du soleil; (4) une répartition verticale dans les trois couches, à minuit, avec un maximum dans la couche intermédiaire, mais l'absence complète d'individus, en surface, lors de la croisière du 9 septembre.

Comment expliquer cette absence des *T. raschii* adultes, en surface, à minuit, alors que nous les y avons toujours retrouvés jusqu'à présent? Autant les conditions lumineuses que les conditions thermiques sont susceptibles d'intervenir. D'une part, comme nous l'avons déjà signalé, la lune était présente pendant les récoltes de nuit, et nous avons déjà soupçonné celle-ci de pouvoir inhiber, au moins partiellement, les migrations verticales, lors de la croisière du 4 juillet. D'autre part, nous pouvons nous demander si un thermocline très distinct, surmonté d'une couche homotherme, peut faire obstacle à ces migrations à la surface. La chose est plausible, si nous considérons les résultats obtenus pendant la soirée – sans lune – du 9 septembre, alors que les adultes de *T. raschii* sont absents de la couche intermé-

diaire. Comme ces deux facteurs sont susceptibles de jouer dans le même sens, il est difficile, à ce stade-ci, de démêler la part de l'un et de l'autre.

Fait qui mérite d'être noté, des adultes de *T. raschii* furent récoltés en surface, le 6 août, alors que la température variait entre 15.0° et 17.4°C.

Thysanoessa inermis. Les migrations verticales journalières de cette espèce pour les croisières du 6 août et du 26 août sont illustrées sur la figure 8. Le 9 septembre, le nombre d'adultes présents est très petit: 7 mâles dans la soirée, dans la couche profonde, et 6 femelles, dans la couche intermédiaire, à minuit.

Notons encore ici l'absence complète de *T. inermis* en surface, à minuit. Le 6 août, les adultes de *T. inermis* séjournent peu longtemps dans la couche intermédiaire, en comparaison avec *T. raschii* (fig. 7). Enfin, la présence de quelques individus, le matin, dans la couche profonde, le 26 août, vaut d'être signalée, puisque l'équivalent ne se retrouve pas chez *T. raschii*.

Meganyctiphanes norvegica. Cette espèce est complètement absente des récoltes du 26 août et n'est représentée que par quelques individus le 9 septembre: 7 mâles, dans la couche profonde, le soir, et 6 femelles, dans la couche intermédiaire, la nuit. Par ailleurs, le nombre d'individus récoltés le 6 août est le plus élevé de toute la série d'observations. Ils sont présents dans toutes les prises nocturnes, tant dans la couche de surface que dans la couche intermédiaire. Leur distribution verticale, à minuit, ressemble de très près à celle de *T. raschii*, pour la même croisière:

Couche superficielle

23:55 hres 22 femelles

Couche intermédiaire

00:30 hre 18 mâles; 45 femelles

00:53 hre 27 femelles

01:41 hre 21 femelles

02:00 hre 17 femelles

Ces résultats montrent, d'une façon assez claire, que *M. norvegica* adulte peut migrer à la surface, alors même que la stratification thermique est relativement bien établie.

c) *Groupe 3*

Les croisières des 12 août, 3 septembre et 18 septembre (groupe 3), à l'opposé des croisières du groupe 1, présentent les périodes de lumière solaire les plus courtes de toute la série d'observations. Si l'on considère les conditions de luminosité diurne, la croisière du 12 août s'est avérée excellente et celle du 3 septembre, très mauvaise. Celle du 18 septembre, quoique le jour solaire y fut très court (12:26 hres) eut une luminosité diurne très élevée. La présence de la lune (âge: 15 jours) fut relevée le 12 août seulement, pendant les récoltes du soir, de la nuit et du matin.

Du point de vue des conditions thermiques, ce groupe de croisières est des plus intéressants. On peut observer: (1) l'absence de toute stratification thermique vraie et une quasiisothermie verticale, le 18 septembre; (2) les deux extrêmes de température superficielle: 17.8°, le 12 août et 11.1°C le 18 septembre.

Signalons également les conditions de tempête (vents violents; mer très agitée) du 3 septembre.

Thysanoessa raschii. La figure 9 nous révèle les faits suivants: (1) les adultes de cette espèce sont toujours présents le matin, soit seulement dans la couche profonde (12 août), soit dans la couche profonde et dans la couche intermédiaire (3 septembre), soit dans les trois couches (18 septembre); (2) la présence de quelques individus dans la couche profonde, à midi, le 3 septembre; (3) une migration ascensionnelle crépusculaire qui se manifeste dans la couche profonde, toujours avant le coucher du soleil: deux heures avant, le 12 août, et 1 heure avant, les 3 et 18 septembre; (4) la répartition verticale nocturne est, le 12 août, identique aux cas déjà rencontrés dans les deux groupes précédents, mais très différente les 3 et 18 septembre.

Les croisières du 3 septembre et du 18 septembre offrent un intérêt particulier, puisque le régime des migrations verticales de ces deux périodes diffère sensiblement de tous ceux que nous avons rencontrés à date. Le 3 septembre, la couche de surface est atteinte, quelques minutes seulement après le coucher du soleil, mais est complètement dépeuplée à minuit. Une journée

de pluie et de brume intense, de même que l'absence de toute stratification thermique, auront sans doute permis aux individus adultes de parvenir à la surface rapidement pendant la soirée, mais, nous devons le supposer, l'agitation des eaux de surface peut avoir rendu inhabitable cette couche d'eau pendant la nuit, de sorte que la plupart des organismes se sont réfugiés dans les couches plus profondes. Nous les y retrouvons d'ailleurs le matin.

Le 18 septembre reflète un ensemble de conditions favorisant au maximum les migrations à la surface. Les heures d'obscurité sont plus longues, et le ciel, quoique très clair, est sans lune; il y a, en outre, absence de stratification thermique et la température de surface est relativement basse. C'est là, nous semble-t-il, l'explication de la distribution très caractérisée qu'affiche *T. raschii*. La distribution aurorale est presque identique à la distribution nocturne, ce qui indique une persistance dans les couches superficielle et intermédiaire, de la nuit jusqu'au matin. Même après le lever du soleil, nous retrouvons des organismes dans la couche profonde, ce que nous pouvons probablement lier à la basse altitude solaire de cette période de l'année.

La présence de la lune a-t-elle influencé les migrations verticales du 12 août ? Répondre à cette question, c'est éclairer la situation confuse produite le 9 septembre, par la présence simultanée de la lune et d'une excellente stratification thermique, situation résultant dans l'absence complète d'adultes en surface. Le 12 août, il n'y a pas de stratification thermique. Considérant le type de distribution verticale nocturne obtenue à cette date (fig. 9), nous sommes frappés par le petit nombre d'adultes présents dans la couche superficielle à minuit, alors que leur nombre dans les autres couches est relativement élevé. La distribution à minuit est alors inversée, avec un maximum dans la couche profonde. Ajoutons cependant que si la lune, par sa luminosité, semble bien avoir repoussé les adultes de *T. raschii* vers les couches plus profondes, elle ne les a pas empêchés complètement de pénétrer dans la couche superficielle.

Thysanoessa inermis. Nous retrouvons dans les migrations verticales journalières de cette espèce pour les croisières du

groupe 3 (fig. 10), plusieurs situations parallèles à celles déjà trouvées chez *T. raschii*: (1) la présence d'adultes dans les trois cas, le matin; (2) une ascension crépusculaire qui débute très tôt; (3) l'influence des mauvaises conditions lumineuses sur la pénétration dans les 60 mètres supérieurs, lors de la croisière du 3 septembre. Cette pénétration se fait très rapidement, mais quand les eaux deviennent très agitées, les organismes se réfugient dans les couches plus profondes, comme c'est le cas pour *T. raschii*.

Malgré ces analogies, il y a lieu de mettre l'accent sur certaines particularités: (1) la présence de quelques individus, à midi, lors de la croisière du 12 août, dans la couche intermédiaire; (2) l'absence complète, à minuit, dans la couche de surface, dans le cas des trois croisières du groupe 3. Cette absence est complète dans la couche intermédiaire, le 3 septembre et quasi-complète dans la couche intermédiaire, le 12 août, mais ne se vérifie pas le 18 septembre; (3) la répartition verticale, le matin du 18 septembre, est inversée, par comparaison à celle de *T. raschii* pour la même croisière.

Pour les raisons déjà mentionnées lors de l'examen des résultats du groupe 2, la présence de quelques individus, le midi, nous semble peu significative. L'absence, à minuit, dans la couche de surface, ou même dans la couche intermédiaire, ne peut, à notre avis, être interprétée autrement que comme une réaction de fuite vis-à-vis des températures trop élevées. Il est probable qu'à cause de la température superficielle plus élevée, les adultes de *T. inermis* prennent beaucoup de temps à parvenir à la surface, même quand les conditions de température les favorisent davantage. On remarque, par exemple, qu'ils sont dans la couche superficielle, le matin du 18 septembre.

Meganyctiphanes norvegica. Quelques individus sont récoltés le soir, dans la couche profonde (7 mâles, 14 femelles); la nuit, en surface (9 femelles) et le matin, dans la couche profonde (9 mâles, 7 femelles), lors de la croisière du 12 août. Durant la croisière du 3 septembre, seuls 11 mâles sont récoltés dans la couche profonde, le matin, alors que le 18 septembre les récoltes sont un peu plus profitables, la nuit et le matin. Pendant la nuit, nous les trouvons tant en surface (5 femelles) que dans la

couche intermédiaire (24 femelles); le matin, dans les trois couches: superficielle (24 femelles), intermédiaire (12 femelles), profonde (24 femelles). Fait à noter, seules des femelles sont récoltées pendant cette croisière.

Encore ici, on peut constater que les adultes de *M. norvegica* tout comme ceux de *T. raschii* sont retrouvés en surface. Le caractère fragmentaire de ces données ne nous permet pas encore de déterminer le type précis auquel se rattachent ces migrations, mais ne nous laisse aucun doute sur le fait lui-même.

3 — DIFFÉRENCES DE COMPORTEMENT ENTRE MÂLES ET FEMELLES

L'examen des figures 5 à 10 peut, du moins dans certains cas, nous amener à croire qu'il existe de réelles différences dans les migrations verticales des mâles et des femelles. Ainsi, pour *T. raschii* la situation obtenue dans la couche profonde, le 26 juillet (fig. 5), celle de la couche intermédiaire, le 6 août et le 9 septembre (fig. 7), celle de la distribution nocturne du 18 septembre (fig. 9) peuvent appuyer une telle hypothèse. Il en va de même dans le cas de *T. inermis*, le 25 juin et le 12 août dans les trois couches (fig. 6 et 10), et le 26 août dans la couche intermédiaire (fig. 8).

Un tel examen, pratiqué sur des prises individuelles, laisse cependant beaucoup de place aux erreurs d'échantillonnage et aux hasards de distribution. A ce point de vue, une comparaison globale entre les mâles et femelles pénétrant dans les 60 mètres supérieurs, à différentes heures, sied davantage. Pour faire cette comparaison, nous avons utilisé les pourcentages de mâles et de femelles, calculés sur le nombre total d'individus de chaque sexe capturés pendant chacune des croisières. La figure 11 donne les résultats pour *T. raschii* et la figure 12, ceux de *T. inermis*. Comme nous pouvons l'observer, dans le cas de *T. raschii*, mâles et femelles se suivent de très près et il n'y a pas lieu de supposer une différence de comportement. Dans le cas de *T. inermis*, la situation est plus complexe, principalement à la fin de l'été. Du 25 juin au 26 août, mâles et femelles se suivent. Le 26 août et le 9 septembre, les deux courbes sont très divergentes, mais le

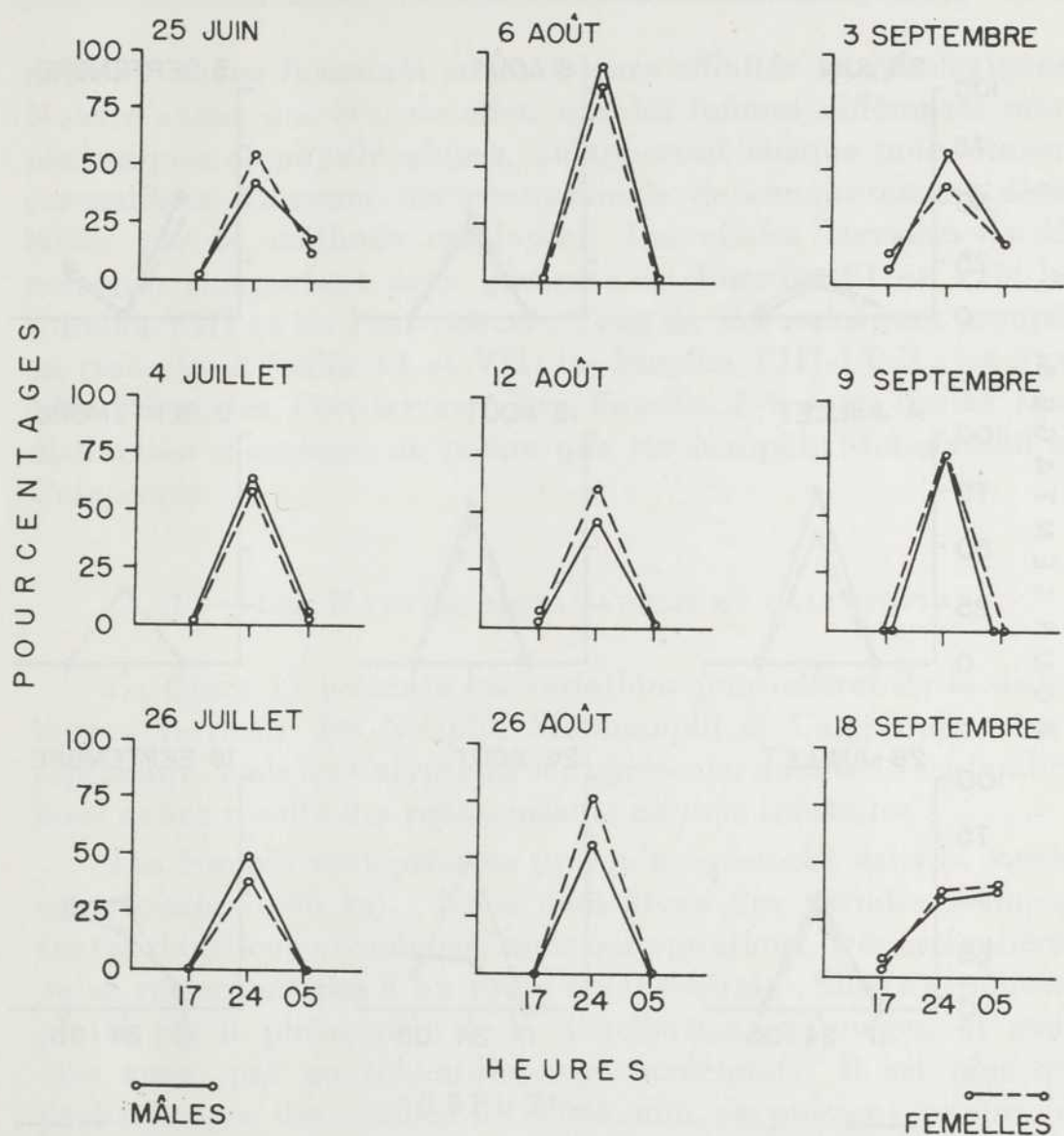


FIGURE 11.— Pénétration des mâles et femelles adultes de *T. raschii* dans les 60 mètres supérieurs entre 17:00 hres et 05:00 hres.

nombre extrêmement petit d'organismes présents lors de ces deux croisières réduit certes la portée significative de ces différences. Si bien que nous sommes enclins à croire, à l'examen de ces résultats, que ni dans le cas de *T. raschii*, ni dans celui de *T. inermis*, il n'est possible de déceler une différence essentielle de comportement entre les mâles et les femelles.

Pour *M. norvegica*, les choses sont différentes. Nonobstant le fait que les récoltes n'aient donné que des résultats épars, il reste que près de 80% de tous les adultes récoltés sont des femelles.

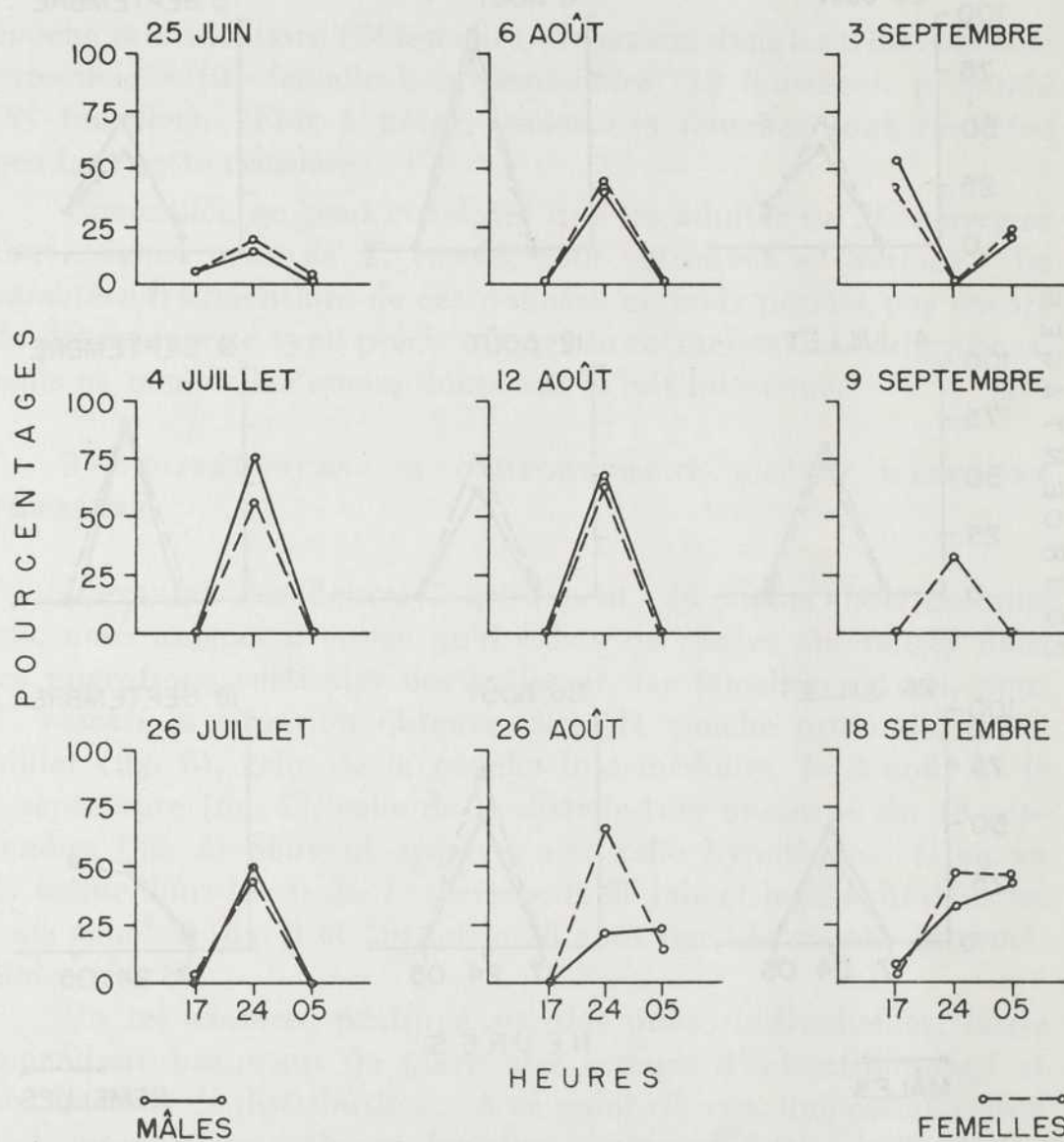


FIGURE 12.— Pénétration des mâles et femelles adultes de *T. inermis* dans les 60 mètres supérieurs entre 17:00 hres et 05:00 hres.

Migrations verticales journalières des larves

Les larves de *T. inermis*, représentées seulement par quelques individus épars, ne sont pas incluses dans cette analyse. De plus, les résultats détaillés pour chaque stade larvaire des deux autres espèces n'apparaissent pas tels quels dans les graphiques de migrations verticales journalières, nonobstant le fait que nous ayons poussé l'analyse jusque là. Pour éviter l'éparpillement,

nous les avons fusionnés suivant leurs affinités morphologiques. Nous n'avons pas cru, en effet, que les infimes différences morphologiques et physiologiques, qu'apportait chaque mue, étaient susceptibles d'amener des changements de comportement décelables par la méthode employée. Les stades larvaires de *M. norvegica* comportent deux groupes: les Furcilia VI et VII; les Furcilia VIII et les Post-larves. Ceux de *T. raschii* sont groupés en trois: les Furcilia VI et VII; les Furcilia VIII-IX-X; les Furcilia XI et les Post-larves. Les Furcilia I-V sont traités sans distinction d'espèces, de même que les Nauplii, Metanauplii et Calyptopis.

1. — LES NAUPLII, METANAUPLII ET CALYPTOPIS

La figure 13 présente les variations journalières de la distribution verticale des Nauplii, Metanauplii et Calyptopis. Le 9 septembre, seuls les Calyptopis sont présents, mais le 18 septembre, nous avons récolté des représentants de tous les stades.

Les Nauplii sont présents presque uniquement dans la couche superficielle (0-15 m). Nous constatons des variations importantes dans leur abondance, mais ces variations, très irrégulières, ne se rattachent pas à un cycle nycthéméral. Elles s'expliquent plutôt par le phénomène de la distribution en nuages, et peut-être aussi, par un échantillonnage inadéquat. Il est plus que probable que des mailles de 0.366 mm ne puissent retenir, de façon constante, même quand le plancton total est abondant, des organismes comme les Nauplii, dont la plus grande dimension n'est que d'environ 0.8 mm.

Les Metanauplii sont présents en grand nombre dans la couche superficielle, et en nombre très restreint dans les deux autres couches. Encore ici, nous constatons des variations, mais de toute évidence, ces variations ne peuvent être considérées comme des migrations verticales journalières. Les explications fournies pour le cas des Nauplii valent *mutatis mutandis* pour les Metanauplii.

La distribution des Calyptopis peut faire l'objet d'une analyse comparative, puisqu'ils sont présents à la fois le 9 septembre

et le 18 septembre. Le 9 septembre, les *Calyptopis* sont récoltés dans les deux couches supérieures seulement et, d'une façon générale, leur nombre est plus élevé dans la couche superficielle que dans la couche intermédiaire. Pendant la nuit, on ne les trouve qu'en surface, mais rien ne manifeste ici une véritable migration verticale. Tout au plus pouvons-nous soupçonner certains échanges apériodiques entre la couche superficielle et la couche intermédiaire, de sorte que leur distribution verticale a une plus grande étendue que celle des *Nauplii* et *Metanauplii*.

Une pullulation énorme de *Calyptopis* caractérise les récoltes de surface du 18 septembre. Dans les couches intermédiaire et profonde nous en remarquons des quantités appréciables. Pas plus que pour les *Nauplii* et *Metanauplii*, on ne peut parler, pour les *Calyptopis* du 18 septembre, de migrations verticales journalières. Notons toutefois une extension de la distribution verticale, au moins jusqu'à 68 mètres. Les caractéristiques hydrographiques déjà exposées pour le 18 septembre suggèrent une explication. L'absence de stratification thermique, qui donne plus d'uniformité aux masses d'eau et permet un brassage plus intensif, explique le transport d'une partie de la population vers des profondeurs plus grandes. Les *Calyptopis* se tiendraient donc au-dessus ou dans le thermocline, quand celui-ci est présent.

En résumé, les *Nauplii*, *Metanauplii* et les *Calyptopis* ne font aucune migration verticale journalière. Leur oscillation verticale apériodique — surtout dans le cas des *Calyptopis* — est le résultat du brassage automnal des masses d'eau, qui gagne davantage les profondeurs, quand le thermocline s'est désagrégé. Les marées internes dont nous n'avons pas réussi, dans des cas particuliers, à montrer l'influence pourraient bien jouer également un rôle. Un échantillonnage plus raffiné serait nécessaire pour confirmer leur intervention. Enfin, il ressort clairement que la distribution verticale des *Calyptopis* est plus étendue que celle des *Metanauplii*, et celle des *Metanauplii* un peu plus que celle des *Nauplii*.

2. — LES *FURCILIA* I-V

La distribution verticale des *Furcilia* I-V du 9 septembre diffère peu de celle du 18 septembre (fig. 14). Nous constatons

que la plus grande partie de la population vit dans les eaux de surface, quelle que soit l'heure. Une faible proportion seulement séjourne dans la couche intermédiaire. Quant à la couche profonde, elle en contient très peu. Il n'y a donc aucune migration verticale apparente. Il reste possible que les individus récoltés dans les couches intermédiaire et profonde, soient, en partie, des individus appartenant aux stades plus âgés de ce groupe, et que déjà, il y ait à ce niveau, un début de migrations verticales. Le groupement des 5 premiers stades Furcilia suivant lequel nous avons procédé, ne nous permet pas de l'établir.

Même si peu d'individus sont concernés, il est intéressant de noter que des larves de ce groupe furent récoltées dans des eaux aussi froides que 2° et 1°C.

Afin de conserver une certaine homogénéité au groupe des Furcilia I-V, nous en avons exclu les Furcilia V de *M. norvegica*. Par suite de leur grande taille, nous n'estimions pas que ces larves puissent y être intégrées, sans risquer de fausser les résultats. Cette division s'est avérée heureuse, car, comme l'illustre la figure 15, les Furcilia V exécutent des migrations verticales journalières. Ces migrations verticales ont un caractère plus schématique que celles des adultes de *T. raschii* ou *T. inermis* que nous avons décrites précédemment. Pendant la nuit, tant du 3 septembre que du 18 septembre, les couches intermédiaire et profonde sont dépeuplées: tous les individus récoltés le furent en surface. L'occupation de la couche superficielle, le 3 septembre, semblerait indiquer que ces larves n'ont pas été affectées par la violence des vagues qui caractérisait alors l'état de la mer. Contrairement aux adultes qui ont la puissance natatrice suffisante pour gagner les couches profondes, il se peut que ces Furcilia aient été, en quelque sorte, emprisonnés dans la couche superficielle.

Le matin du 3 septembre, seules les récoltes de la couche intermédiaire rapportent des représentants de ce stade. Par contre, le 18 septembre, nous les capturons, dans une récolte parallèle réalisée dans la couche superficielle. Cette situation est comparable à celle que nous avons déjà trouvée chez les adultes de *T. raschii* et *T. inermis*. Comme alors, nous croyons que cette

prolongation du séjour en surface est le reflet de conditions thermiques et lumineuses plus favorables.

Le niveau diurne supérieur est plus élevé le 18 septembre (15 m) que le 3 septembre (37 m). Les conditions lumineuses ne peuvent en rendre compte, puisque la luminosité est, en fait, plus grande le 18 septembre que le 3 septembre. La cause en serait plutôt l'isothermie relative du 18 septembre.

3. — LES AUTRES FURCILIA ET LES POST-LARVES

a) *Thysanoessa raschii*

Dans les figures 16 et 17, nous comparons la distribution verticale des larves Furcilia, plus âgées que le Furcilia V, ainsi que des Post-larves de *T. raschii*. Nous avons divisé les croisières en deux groupes pour des raisons de comparabilité bathymétrique.

Rappelons que les croisières du 26 août et du 9 septembre sont parentes du point de vue de la stratification thermique, mais très différentes quant aux conditions lumineuses. Le 26 août, la luminosité est basse, tandis que le 9 septembre, elle est très élevée. Il existe aussi une identité entre les deux autres croisières, alors que la stratification thermique est nulle les 3 et 18 septembre. Les conditions lumineuses sont cependant différentes: elles sont bonnes le 18 septembre, et mauvaises, le 3 septembre.

Furcilia VI-VII. C'est seulement pendant les croisières du 26 août et du 9 septembre que les représentants de ces stades sont en quantités convenables.

Le 26 août, ils sont absents de la surface le matin, lors de nos premières récoltes, mais sont abondants dans les couches intermédiaire et profonde (fig. 16). A midi, on les retrouve dans la couche intermédiaire seulement. La migration à la surface se fait tôt dans la soirée. La distribution nocturne est caractérisée par un partage égal entre la couche intermédiaire et la couche superficielle. Le 9 septembre (fig. 16), les larves Furcilia VI-VII de *T. raschii* sont encore en surface le matin. Elles descendent progressivement dans la couche intermédiaire et profonde, pour finalement disparaître complètement. On ne les retrouve pas du tout pendant la soirée et pendant la nuit.

Cette absence ne peut s'expliquer autrement que par une migration passive horizontale, à la faveur des courants.

Le 3 septembre (fig. 17), nous les récoltons, le matin, dans les couches superficielle et intermédiaire, et à midi, dans la couche profonde seulement. L'ascension crépusculaire est lente, les larves n'atteignant pas la couche superficielle pendant la soirée. La distribution nocturne, comme celle du 26 août, montre une répartition entre la couche intermédiaire et la couche superficielle.

Le 18 septembre (fig. 17), les *Furcilia* VI-VII sont complètement absents le matin, mais présents le midi, dans la couche profonde. On les retrouve dans la couche intermédiaire, dans la soirée, et dans la couche superficielle, pendant la nuit.

Ces quatre graphiques nous permettent de constater que les larves appartenant à ces stades font des migrations verticales journalières. Nous constatons également que le niveau diurne est variable. Il est beaucoup plus élevé le 26 août que les 3 et 18 septembre. Il est difficile d'en faire une interprétation en fonction des conditions de lumière et température, vu le petit nombre d'individus contenus dans nos récoltes.

Furcilia VIII-IX-X. Les migrations verticales journalières de ces stades, le 26 août (fig. 16), sont analogues à celles des stades VI-VII pour la même croisière. Par ailleurs, le 9 septembre (fig. 16), il y a ressemblance le matin, mais différence pendant les autres périodes de la journée. Le midi et le soir, les *Furcilia* VIII-IX-X sont dans la couche profonde. A minuit, on les récolte tant dans la couche intermédiaire que dans la couche de surface. Notons ici que les facteurs qui avaient affecté la distribution verticale nocturne des adultes (luminosité lunaire et stratification thermique) ne sont pas intervenus dans le présent cas. On le constate en comparant les distributions nocturnes du 26 août et du 9 septembre, qui sont assez identiques.

Les migrations des 3 et 18 septembre (fig. 17), n'offrent rien de très caractéristique, si ce n'est, dans les deux cas, la présence de *Furcilia* VIII-IX-X, à midi, dans les couches intermédiaire et profonde.

Ces migrations verticales journalières se rattachent au type général décrit pour les adultes dans le chapitre précédent, mais en diffèrent par l'étendue. Ainsi, la migration descendante du matin laisse les représentants de ces stades à l'intérieur de nos couches d'échantillonnage. Le midi, ils sont toujours présents dans les 60 mètres supérieurs, et dans trois cas sur quatre, nous les récoltons également dans la couche intermédiaire. Le niveau diurne, variable, comme dans le cas des *Furcilia* VI-VII, est, généralement, au-dessus de 75 mètres. Le mouvement d'ascension crépusculaire n'amène pas toujours les organismes dans la couche superficielle, pendant la soirée, mais la chose s'explique difficilement par les conditions lumineuses ou hydrothermiques. Enfin, la répartition verticale nocturne ne concerne pas la couche profonde dont les larves sont absentes.

Furcilia XI et Post-larves. Les migrations verticales journalières de ces larves se rapprochent encore davantage de celles des adultes de *T. raschii*. Cette ressemblance est particulièrement frappante pour les distributions crépusculaire et nocturne des 26 août, 9 septembre et 18 septembre. Les 26 août et 18 septembre (fig. 16 et 17), on peut en effet observer un passage de la couche profonde dans la couche intermédiaire, en soirée, et de la couche intermédiaire dans la couche de surface, ainsi que la répartition dans les différentes couches pendant la nuit. Le 9 septembre, notons l'absence de ces larves en surface, phénomène déjà remarqué chez les adultes (fig. 7). Cette absence est intéressante, car nous ne l'avions pas observée pour les *Furcilia* VIII-IX-X. On pourrait donc croire, si l'on s'en rapporte à l'explication déjà fournie pour les adultes, que les larves des stades XI et Post-larvaires sont sensibles aux conditions lumineuses (lunaires) et hydrothermiques (le thermocline) existantes, alors que chez les stades précédents, cette sensibilité n'existait pas. Si l'on poursuit cette comparaison entre les migrations verticales des adultes et des *Furcilia* XI et Post-larvaires du 9 septembre, on peut observer un contraste dans la distribution matinale: absence complète des adultes; présence des larves à tous les niveaux. Cette situation est, nous semble-t-il, de nature à nous montrer l'influence prépondérante de la lune lors de cette croi-

sière, mais le rapprochement entre les adultes et ces larves est intéressant aussi pour les croisières du 18 septembre. Nous avons alors affaire à une distribution tout à fait identique.

Quant au niveau diurne, la présence de quelques individus le 9 septembre, à midi, dans la couche profonde, semble nous indiquer qu'il est situé au-dessous de 70 mètres, mais à un niveau certainement supérieur à celui des adultes.

Enfin, il est intéressant de signaler, que lors de la croisière du 26 août, des larves de ces stades furent récoltées en abondance dans une couche d'eau dont la température était entre 1.0° et 1.5°C, et lors de la croisière du 9 septembre, entre 2.0° et 1.0°C. Elles le furent également lors de la croisière du 26 août, dans la couche de surface dont les températures étaient entre 11.5° et 15.7°C. Ces quelques données nous amènent à conclure à une grande eurythermie des larves de ces stades.

b) *Meganyctiphanes norvegica*

La distribution verticale des Furcilia de *M. norvegica* fut étudiée pour les croisières du 3, du 9 et du 18 septembre.

Furcilia VI-VII. Le 3 septembre (fig. 18), ces Furcilia ont une distribution qui ressemble d'assez près à celle des Furcilia VI-VII de *T. raschii* pour la même date: présence dans les trois couches, le matin; présence exclusive dans la couche profonde le midi; présence dans les couches intermédiaire et profonde, le soir; présence en surface pendant la nuit. Elle en diffère, cependant, par l'absence d'organismes dans la couche intermédiaire, le midi et à minuit.

Le 9 septembre (fig. 18), les larves Furcilia VI-VII sont beaucoup plus nombreuses. Le matin, elles sont en grand nombre dans les trois couches, mais avec un maximum dans la couche profonde. Le midi, fait assez surprenant, on les retrouve dans les trois couches, quoique le nombre d'individus récoltés en surface soit petit. Pendant la nuit ils sont dans la couche intermédiaire, mais complètement absents de la surface. La sensibilité aux conditions de milieu est donc plus grande que chez des larves correspondantes de *T. raschii*.

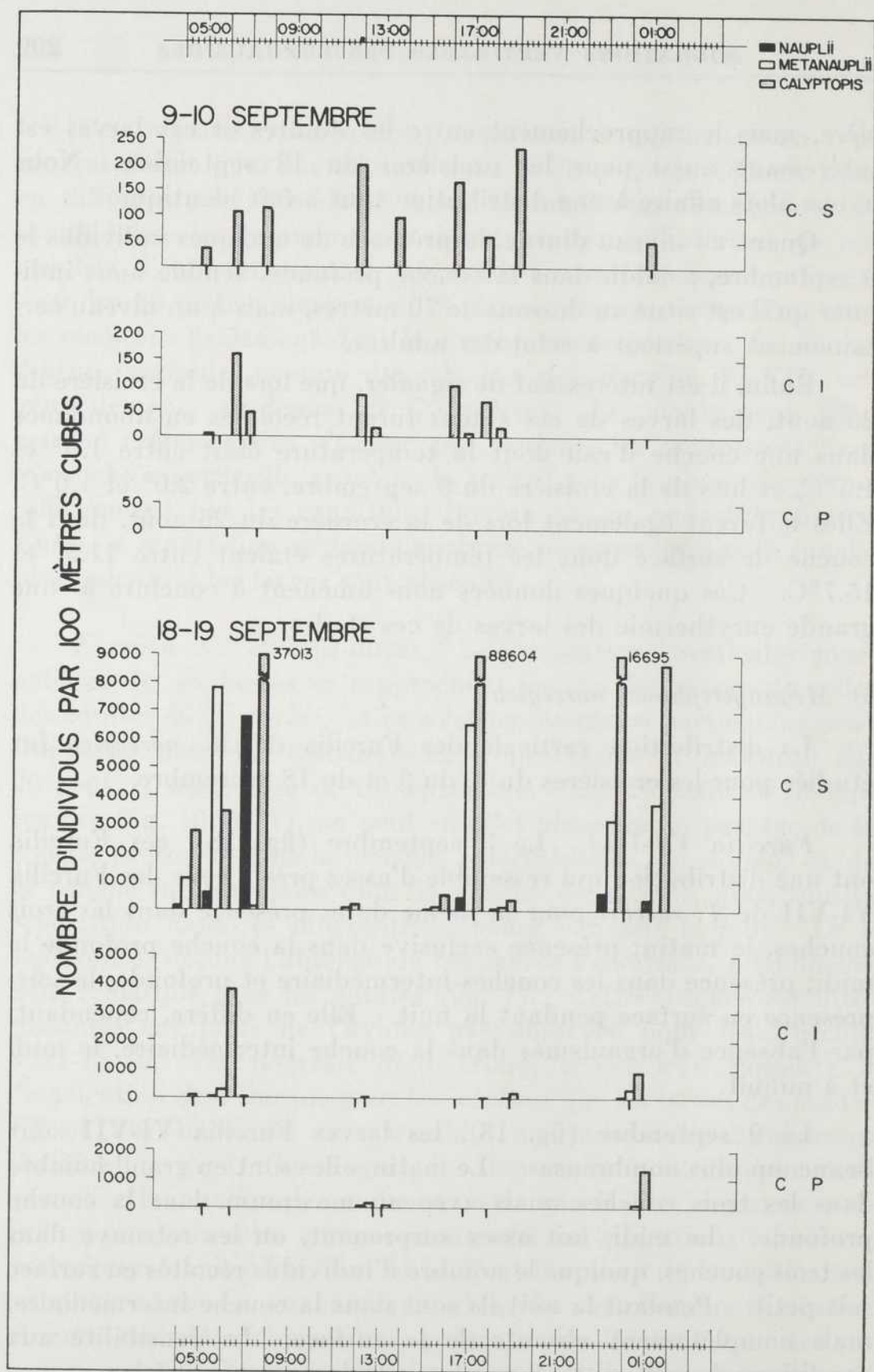


FIGURE 13.— Distribution verticale des larves Nauplius, Metanauplius et Calyptopis, pendant le jour et la nuit du 9 septembre et du 18 septembre. CS = couche superficielle (0-15 m), CI = couche intermédiaire (15-44 m) et CP = couche profonde (44-70 m).

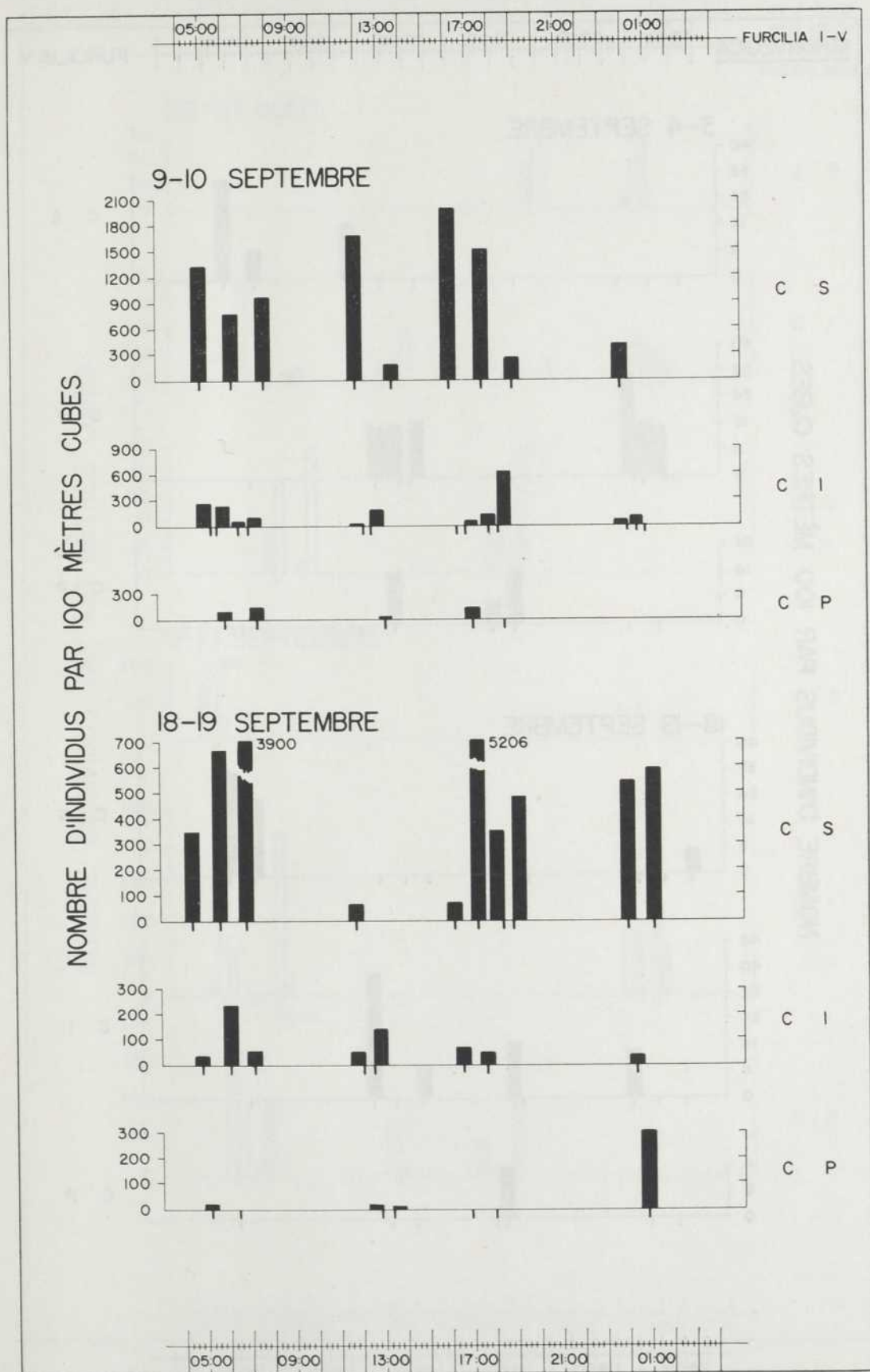


FIGURE 14.— Distribution verticale des larves *Furcilia* I-V pendant le jour et la nuit du 9 septembre et du 18 septembre. CS = couche superficielle (0-15 m), CI = couche intermédiaire (15-44 m) et CP = couche profonde (44-70 m).

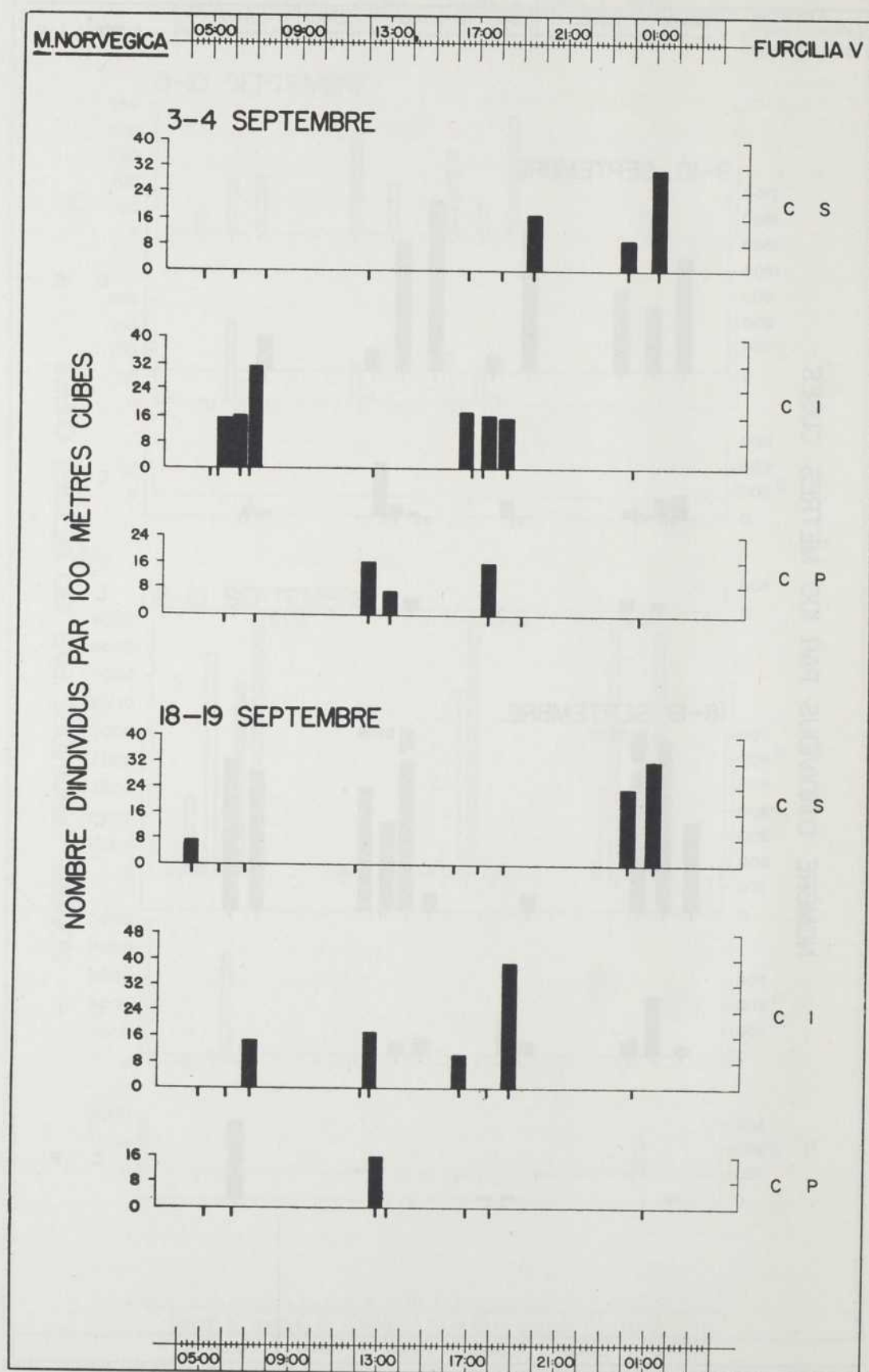


FIGURE 15.— Migrations verticales journalières des *Furcilia V* de *M. norvegica* les 3 et 18 septembre. CS = couche superficielle (0-15 m), CI = couche intermédiaire (15-44 m), CP = couche profonde (44-70 m).

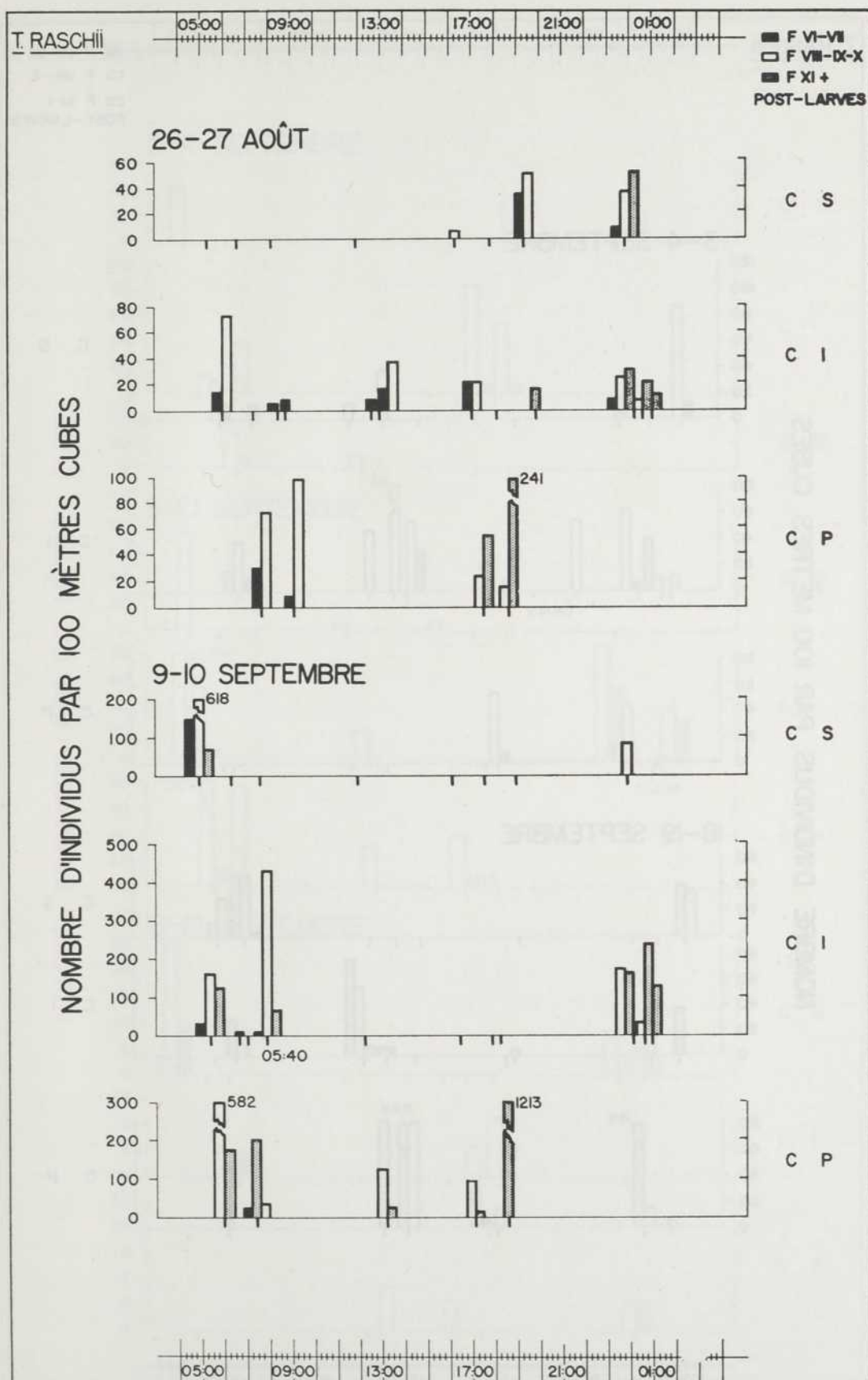


FIGURE 16.— Migrations verticales journalières des Furcilia VI, VII, VIII, IX, X, XI et des Post-larves de *T. raschii*, le 26 août et le 9 septembre. CS = couche superficielle (0-10 m), CI = couche intermédiaire (10-40 m), CP = couche profonde (40-70 m).

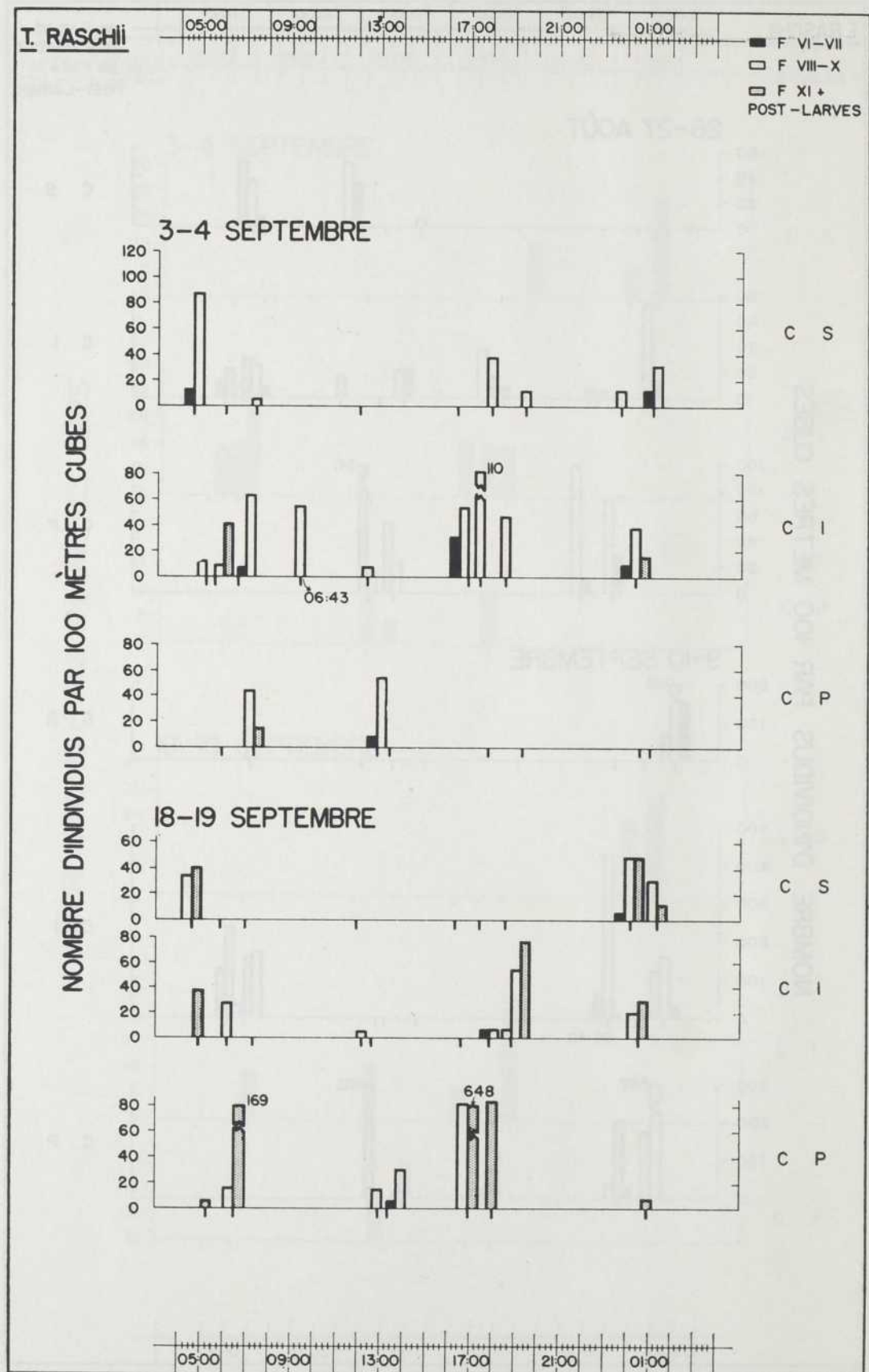


FIGURE 17.— Migrations verticales journalières des Furcilia VI, VII, VIII, IX, X, XI et des Post-larves de *T. raschii*, les 3 et 18 septembre. CS = couche superficielle (0-15 m), CI = couche intermédiaire (15-44 m) et CP = couche profonde (44-68 m).

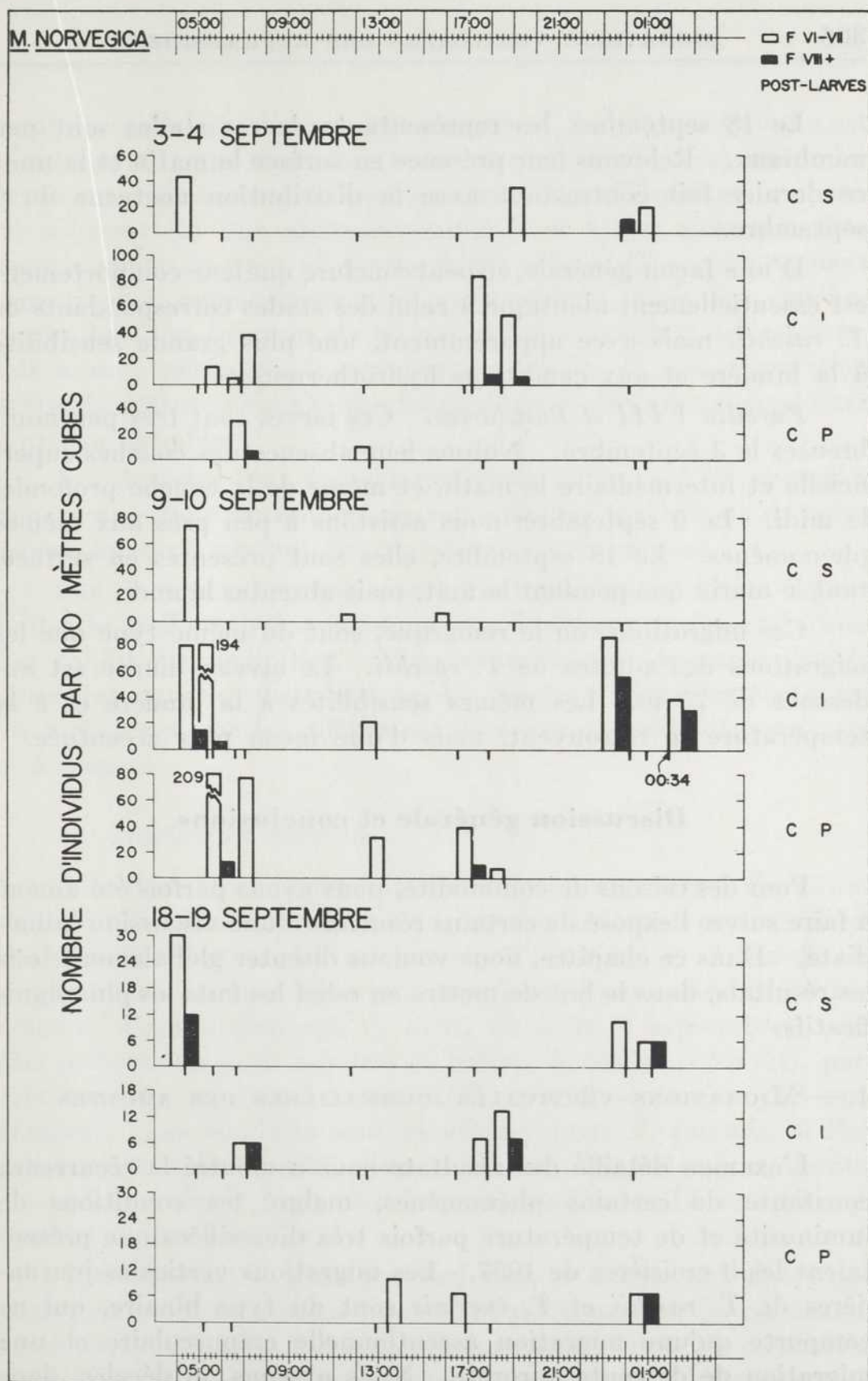


FIGURE 18.— Migrations verticales journalières des Furcilia VI, VII, VIII et des Post-larves de *M. norvegica* les 3, 9 et 18 septembre. CS = couche superficielle (0-15 m). CI = couche intermédiaire (15-44 m). CP = couche profonde (45-70 m).

Le 18 septembre, les représentants de ces stades sont peu nombreux. Relevons leur présence en surface le matin et la nuit, ce dernier fait contrastant avec la distribution nocturne du 9 septembre.

D'une façon générale, on peut conclure que leur comportement est essentiellement identique à celui des stades correspondants de *T. raschii*, mais avec apparemment, une plus grande sensibilité à la lumière et aux conditions hydrothermiques.

Furcilia VIII et Post-larves. Ces larves sont très peu nombreuses le 3 septembre. Notons leur absence des couches superficielle et intermédiaire le matin et même de la couche profonde, le midi. Le 9 septembre, nous assistons à peu près aux mêmes phénomènes. Le 18 septembre, elles sont présentes en surface, tant le matin que pendant la nuit, mais absentes le midi.

Ces migrations, on le remarque, sont du même type que les migrations des adultes de *T. raschii*. Le niveau diurne est au-dessous de 75 m. Les mêmes sensibilités à la lumière et à la température se retrouvent, mais d'une façon plus accentuée.

Discussion générale et conclusions

Pour des raisons de commodité, nous avons parfois été amené à faire suivre l'exposé de certains résultats d'une discussion immédiate. Dans ce chapitre, nous voulons discuter globalement tous les résultats, dans le but de mettre en relief les faits les plus significatifs.

1. — MIGRATIONS VERTICALES JOURNALIÈRES DES ADULTES

L'examen détaillé des résultats nous a montré la récurrence constante de certains phénomènes, malgré les conditions de luminosité et de température parfois très diversifiées que présentaient les 9 croisières de 1957. Les migrations verticales journalières de *T. raschii* et *T. inermis* sont du type binaire, qui ne comporte qu'une migration ascensionnelle crépusculaire et une migration de descente aurorale. Nous n'avons pu déceler, dans les 60 mètres supérieurs, aucune manifestation nette de mouve-

ments secondaires, diurnes ou nocturnes. Le régime typique est le suivant: (1) une migration descendante aurorale, qui amène les organismes au-dessous de nos couches d'échantillonnage (environ 60 mètres); (2) une absence complète ou à peu près complète dans le milieu du jour, au dessus de 60 mètres; (3) un mouvement ascensionnel crépusculaire qui se manifeste dans les couches profondes (aux environs de 60 mètres) dès le début de la soirée, soit avant, soit après le coucher du soleil; (4) une répartition verticale nocturne dans toutes les couches, mais avec un maximum à niveau variable.

Les données plus éparses que nous avons sur *M. norvegica* nous permettent néanmoins de rattacher les migrations de cette espèce au type général de migrations décrit ci-haut.

Sur ce régime typique, des variations plus ou moins importantes se greffent, qui nous semblent s'expliquer par les variations des conditions de milieu. Nous examinerons les particularités observées dans les distributions des quatre périodes importantes du jour, ainsi que les différences de comportement liées au sexe et à l'espèce.

a) *Distribution aurorale*

L'analyse des migrations verticales journalières, du début de l'été à l'automne, a mis en évidence des variations considérables dans la distribution des adultes de *T. inermis* et *T. raschii*, le matin. Ces derniers sont parfois complètement absents de nos couches d'échantillonnage (6 août, 26 août, 9 septembre), parfois présents en petit nombre (4 juillet, 26 juillet, 12 août), parfois présents en grand nombre (25 juin, 3 septembre, 18 septembre). Les résultats sont identiques pour *T. inermis*, si l'on fait exception du 4 juillet, alors qu'ils sont complètement absents. La présence de *M. norvegica* fut mentionnée les 12 août, 3 septembre et 18 septembre.

L'absence ou la présence d'adultes, le matin, aux dates que nous venons de mentionner, ne s'expliquent pas par les conditions lumineuses. Notons l'absence de corrélation entre les conditions de nébulosité et de fréquence solaire d'une part, et la présence ou l'absence d'organismes, d'autre part. On peut même ajouter que

les adultes de *T. raschii* et *T. inermis* sont plus nombreux dans les récoltes matinales des croisières dont les conditions lumineuses sont meilleures. De plus, la longueur du jour solaire et l'altitude solaire ne semblent aucunement intervenir. Considérons, à titre d'exemple, les croisières du 25 juin et du 18 septembre. Le 25 juin, nous récoltions des adultes dans la couche profonde, 3 heures après le lever du soleil; le 18 septembre, nous en récoltions dans cette même couche, 1 heure après le lever du soleil. Or, le 25 juin est la journée la plus longue et celle dont l'altitude solaire est la plus élevée de nos observations de 1957. Le 18 septembre, au contraire, en est la plus courte et celle dont l'altitude solaire est la plus basse. Si les conditions lumineuses étaient réellement intervenues, nous aurions dû obtenir une situation inversée.

Par ailleurs, nous pouvons remarquer que les trois croisières pendant lesquelles les adultes de *T. raschii* et *M. norvegica* sont présents en grand nombre, sont celles où la stratification thermique est presque nulle. D'autre part, quand ils sont présents en petit nombre, nous sommes en présence d'une stratification thermique indistincte. Enfin, les trois croisières dont ils sont complètement absents, sont celles qui présentent les meilleures stratifications thermiques. Il semble donc que la stratification thermique a pour effet de limiter la longueur du séjour que font les adultes de ces espèces dans les couches supérieures.

Quand la stratification thermique est nulle ou presque nulle, il est possible que la longueur du jour ou l'altitude solaire interviennent secondairement pour déterminer la distribution des organismes au sein des couches supérieures. La longueur du jour et l'altitude solaire décroissantes pourraient expliquer l'occupation des trois couches le 18 septembre, de deux couches le 3 septembre et d'une seule le 12 août.

b) Niveau diurne

Nous avons noté, au passage, la présence de quelques individus dans la couche profonde, le midi. Le 26 juillet, des adultes de *T. inermis* et de *T. raschii* y furent récoltés, tandis que le 3 septembre, nous y récoltions des *T. raschii*. Ces résultats ne sont probablement pas très significatifs, mais fournissent

quand même une indication sur le niveau diurne des adultes qui s'étendrait, au moins dans certains cas, d'environ 60 mètres jusqu'au fond.

c) *Ascension crépusculaire*

La vitesse dans l'ascension crépusculaire varie considérablement: elle est plus grande les 25 juin, 4 juillet, 26 juillet, 12 août, 3 septembre et 18 septembre, mais plus petite, les 6 août, 26 août, et 9 septembre, pour *T. inermis* comme pour *T. raschii*. Il y a relation entre l'absence de stratification thermique et une plus grande vitesse de remontée, de même qu'entre une bonne ou excellente stratification thermique et une faible vitesse de remontée. Ainsi, les 6 août, 26 août et 9 septembre, la stratification thermique est toujours bonne, alors que les conditions lumineuses sont très variables.

d) *Distribution verticale nocturne*

Les distributions verticales obtenues à minuit se rattachent à quelques types schématiques: (a) distribution avec un maximum dans la couche intermédiaire ou sub-superficielle; (b) distribution inversée avec un maximum dans la couche profonde; (c) distribution avec un maximum dans la couche superficielle.

Le premier type est plus fréquent. Nous le retrouvons le 25 juin, les 4 et 26 juillet, les 6 et 26 août pour *T. raschii*; les 4 et 26 juillet pour *T. inermis*. Si nous rattachons à ce type principal une variante consistant dans l'absence d'organismes en surface, nous pouvons ajouter la distribution nocturne du 9 septembre de *T. raschii* et les distributions de *T. inermis* des 25 juin, 6 et 26 août, ainsi que celle du 18 septembre.

Si l'on se reporte aux explications déjà données dans l'exposé par groupe de croisières, ce premier type reflète des conditions de stratification thermique très moyennes. La variante du 9 septembre, caractérisée par l'absence d'adultes en surface, semble liée à la présence simultanée de la lune et d'une bonne stratification thermique.

Le second type est représenté par les distributions de *T. raschii* du 12 août et 3 septembre, et celle de *T. inermis* du 12

août. Les deux distributions inversées du 12 août doivent être attribuées au seul facteur limitant, à savoir la présence de la lune, tandis que celle du 3 septembre nous a semblé causée par des eaux superficielles très agitées.

Quant au troisième type, il est représenté seulement par la distribution de *T. raschii* du 18 septembre. Nous l'attribuons à une conjonction de conditions particulièrement favorables à une répartition plus uniforme: basse température de surface, absence de la lune, stratification thermique nulle.

e) *Variations spécifiques et comportement des mâles et femelles*

Les différences de comportement entre *T. raschii*, *T. inermis* et *M. norvegica* sont relativement peu importantes. La différence la plus importante est probablement l'absence de *T. inermis* des couches de surface, même pendant la nuit, alors que nous trouvons fréquemment *T. raschii* et *M. norvegica* à la surface. Comme dans les trois premières croisières, nous avons constaté que *T. inermis* migrait plus rapidement vers la surface que *T. raschii*, et qu'on retrouvait alors cette espèce dans la couche sub-superficielle, nous sommes enclins à croire que ce sont surtout les températures de surface plus élevées qui empêchent *T. inermis* de pénétrer dans cette couche.

Nous avons noté peu de différence entre le comportement des mâles et celui des femelles, et ceci, nonobstant le fait que dans le cas de *T. raschii*, la reproduction était très active pendant les mois de juin et juillet, alors qu'il n'y avait aucun indice de reproduction de *T. inermis* pour la même période. Il ne semble donc pas que la maturité sexuelle modifie d'une façon quelconque les migrations verticales journalières de ces Euphausides. Il suffit de comparer la première croisière, alors que les adultes de *T. raschii* sont en voie de fraie, et la dernière croisière, alors que cette reproduction est apparemment terminée: les deux régimes de migrations sont assez identiques.

2. — MIGRATIONS VERTICALES JOURNALIÈRES DES LARVES

L'analyse des résultats a montré, de façon très nette, l'absence de véritables migrations verticales journalières chez les

larves Naplius et Metanauplius. Leur distribution verticale est statique et limitée à une strate de faible étendue, allant de la surface à 15 mètres. La distribution verticale des Calyptopis est caractérisée par des échanges apériodiques entre les différentes couches, mais les grandes concentrations se trouvent toujours dans la couche superficielle, comme dans le cas des Nauplii et Metanauplii. Bien que dans le cas des Calyptopis il y ait extension de la distribution verticale jusqu'à 70 mètres, le niveau diurne est au-dessus de 40 mètres.

Les Furcilia I-V (à l'exception des Furcilia V de *M. norvegica*) effectuent aussi des échanges apériodiques entre les différentes couches. Nous avons mentionné la possibilité qu'il y ait chez les stades plus avancés de ce groupe des débuts de migrations verticales, qui expliqueraient ces échanges, mais la fusion des cinq premiers Furcilia ne nous a pas permis de l'établir. La majorité des individus sont concentrés en surface à midi, mais de petits nombres sont présents dans la couche profonde, soit jusqu'à 70 mètres.

Quant aux Furcilia V de *M. norvegica*, nous avons pu montrer qu'il font des migrations verticales journalières qui s'apparentent à celles des adultes, mais en différent par l'étendue. Leur niveau diurne supérieur est situé dans la couche intermédiaire (13-44 m).

Dans tous les autres stades larvaires de *T. raschii* et de *M. norvegica*, nous avons relevé des migrations verticales journalières. Ces migrations acquièrent une plus grande étendue en passant des stades plus jeunes aux plus âgés, de sorte que les migrations des derniers Furcilia et des Post-larves ressemblent beaucoup à celles des adultes. On peut juger de l'extension de ces migrations par le niveau diurne: le 3 septembre, les Furcilia VI-VII de *T. raschii* sont présents dans la couche intermédiaire; les Furcilia VIII-IX-X le sont dans la couche intermédiaire et profonde, tandis que les Furcilia XI et les Post-larves sont présents seulement dans la couche profonde, et d'ailleurs en petit nombre. On peut aussi observer que la sensibilité aux conditions hydrothermiques et lumineuses s'accroît avec l'âge. Nous n'avons remarqué d'influence décisive de ces conditions que chez les Furcilia XI et les

Post-larves, dont la distribution nocturne est limitée par la présence de la lune et la stratification thermique du 9 septembre.

Pour ce qui est des larves de *M. norvegica*, le cycle journalier est beaucoup plus analogue à celui des adultes. Même chez les larves Furcilia VI-VII, nous avons pu noter une réaction aux conditions spéciales du 9 septembre.

Ce travail n'avait pas pour but de rechercher les causes des migrations verticales des Euphausides. Nous voulions surtout en décrire le régime typique et les modifications que pouvaient y apporter les conditions estivales de température et de lumière. La stratification thermique est apparue comme le principal facteur limitant, déterminant en grande partie le type de distribution nocturne et la durée du séjour de *T. raschii* et *T. inermis* dans les eaux de surface. La longueur du jour solaire, l'altitude du soleil, la nébulosité et la fréquence solaire n'interviennent que secondairement, surtout quand la stratification thermique est peu importante. La présence de la lune, une grande agitation des eaux de surface jouent un rôle mineur, inhibant, en tout ou en partie, la pénétration de *T. raschii* et *T. inermis* dans les couches superficielles. Enfin, une température trop élevée dans les couches superficielles semble expliquer l'absence de *T. inermis* de ces couches. L'influence de ces différents facteurs s'exerce sur les larves, mais à des degrés divers: chez *T. raschii*, la sensibilité est moins grande que chez *M. norvegica*.

Il y aurait lieu de compléter cette étude en précisant davantage le niveau diurne des adultes et des larves plus avancées et en scrutant à fond le rôle possible des marées internes, ce qu'une méthode de collection plus raffinée permettrait de faire.

English summary

1. The diurnal migration of *Thysanoessa raschii* (M. Sars) and *Thysanoessa inermis* (Krøyer) in the Baie des Chaleurs area is of a binary type. With the beginning of twilight, the adult

Euphausiids move upwards to upper layers. At dawn, they move downwards, sinking in the deep water layers. In the daytime, the main body of the population remains below ca. 70 meters. At night, the vertical distribution is variable, but common to all periods is the aggregation of animals in big quantities in the upper layers (0-70 m.) in the hours of darkness, with a maximum in surface (ca. 0-15 m.), intermediate (ca. 15-40 m.) or deep (ca. 40-70 m.) layers. As *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) is rather scarce, we did not discuss it in detail, but it seems to have the same general pattern of diurnal migrations.

2. Though speed of ascent is higher in *T. inermis*, this species rarely reach the surface layer (usually 0-15m.). Most of the time, *T. raschii* and *M. norvegica* penetrate into this layer during night.

3. Our data suggest no conclusive evidence of a different pattern of migrations for males and females. Migrations are not apparently altered during reproductive periods.

4. The thermocline does not form an impenetrable barrier for migrating Euphausiids. They were found to cross it. Nevertheless, thermal stratification is the main factor modifying patterns of vertical migrations of Euphausiids. We found a relation between a relatively sharp thermocline and lower speed of ascent, a shorter time spent in surface layers and an inversed vertical distribution by night. On the other hand, there is a good agreement with a poor thermal stratification and higher speed of ascent, lower speed of descent and midnight maximal abundance in surface layers.

5. Cloudiness, solar frequency and the altitude of the sun have effect on vertical migrations chiefly when the thermocline is nearly absent. The limiting action of a high solar frequency, great altitude of the sun and a low cloudiness appears in the morning distribution.

6. Moonlight acts as to lower somewhat the night level.

7. Nauplius, Metanauplius and Calyptopis stages do not apparently undertake true diurnal vertical migrations. Their vertical distribution is statical and roughly limited to upper strata (0-15 m.). This is the same thing for *Furcilia* I-V, except

for Furcilia V of *M. norvegica*, which exhibits extensive diurnal migrations. Older larvae perform more or less extensive migrations, according to their ontogenetic development. Migrations of last Furcilia stages and of Postlarvae are quite similar to those of adults.

Références

- BACKUS, R. H. and J. B. HERSEY 1956. Echo-sounder observations of midwater nets and their towing cables. *Deep-sea Res.*, 3(4): 237-241.
- BARRACLOUGH, W. E. and W. W. JOHNSON 1955. Progress reports on the development of the British Columbia mid-water trawl for herring. *Fish. Res. Bd. Canada, Circ.* no 36: 1-24.
- BRUNEL, P. 1960. Analyse des données sur l'alimentation de la Morue de 1951 à 1954. *Rapp. ann. Sta. Biol. mar., Grande-Rivière*, 1959, pp. 57-62.
- CORBEIL, H. E. 1953. Analyse du contenu stomacal de la Morue *Gadus callarias*. *Rapp. ann. Sta. Biol. mar., Grande-Rivière*, 1952: 13-18 (*Contr. Dépt Pêch. Québec*, no 43).
1957. Analyse du contenu stomacal de la Morue (*Gadus callarias*). *Rapp. ann. Sta. Biol. mar., Grande-Rivière*, 1953: 48-59. (*Contr. Dépt Pêch. Québec*, no 50).
- EINARSSON, H. 1945. Euphausiacea. I. Northern Atlantic species. *Dana-Report*, no 27: 1-185.
- GLOVER, R. S. 1952. The Euphausiacea of the North-Eastern Atlantic and the North Sea, 1946-48. *Hull Bull. mar. Ecol.*, 3 (23): 185-214.
- HANSEN, H. J. 1911. The genera and species of the order Euphausiacea, with account of remarkable variation. *Bull. Inst. océan. Monaco*, no 210: 1-54.
- HANSEN, K. V. 1951. On the diurnal migration of zooplankton in relation to the discontinuity layer. *J. Conseil*, 17 (3): 231-241.
- HARDY, A. C. and R. BAINBRIDGE 1954. Experimental observations on the vertical migrations of plankton animals. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 33: 409-448.
- HERMANN, F. 1949. A recording depth gauge for use in horizontal hauls with stramine nets and other pelagic fishing implements. *Meddel. Danmarks Fisk. og Havundersøg., ser. Fiskeri*, 11 (5): 3-9.

- HICKLING, C. F. 1925. Notes on Euphausiids. (a) vertical migration. (b) Euphausiids and Hake. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 13 (3): 735-745.
- HUNTSMAN, A. G. 1925. Limiting factors for marine animals. *Contr. Canad. Biol., N.S.*, 2 (4): 83-114.
- JEAN, Y. 1953. Recherches sur le hareng *Clupea harengus*. *Rapp. ann. Sta. Biol. mar., Grande-Rivière*, 1952: 19-46. (*Contr. Dépt Pêch. Québec*, no 43).
- LAMBERT, D. G. 1960. The food of the Redfish *Sebastes marinus* (L.) in the Newfoundland area. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 17 (2): 235-243.
- LAUZIER, L. 1957. Variations of temperature and salinity in shallow waters of the southwestern Gulf of St. Lawrence. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, no. 111: 251-268.
- LAUZIER, L. et G. FILTEAU 1947. Observations de température et de salinité à la Station Laval 290, en 1946. *Rapp. ann. Sta. biol. St-Laurent, Univ. Laval*, 1946, App. 5: 69-71.
- MACDONALD, R. 1927. Food and habits of *Meganyctiphanes norvegica*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 14 (3): 753-784.
- MARSHALL, N. B. 1948. Continuous plankton records: zooplankton (other than Copepoda and young fish) in the North Sea, 1938-1939. *Hull. Bull. mar. Ecol.*, 2 (13): 173-213.
- MAUCHLINE, J. 1959. The development of the Euphausiacea (Crustacea) especially that of *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars). *Proc. Zool. Soc. London*, 132 (4): 627-639.
- MOORE, H. B. 1950. The relation between the scattering layer and the Euphausiacea. *Biol. Bull.*, 99 (2): 181-212.
- POWLES, P. 1958. Studies of reproduction and feeding of Atlantic cod (*Gadus callarias* L.) in the southwestern Gulf of St. Lawrence. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 15 (6): 1383-1402.
- SHEARD, K. 1953. Taxonomy, distribution and development of the Euphausiacea (Crustacea). *B.A.N.Z.A.R.E. Reports, ser. B*, 8 (1): 1-72.
- SLEGGs, G. F. 1933. Observations upon the economic biology of the caplin (*Mallotus villosus* O. F. Müller). *Rep. Nfld. Fish. Res. Comm.*, 1 (3): 1-66.
- SMITH, S. I. 1879. The stalk-eyed Crustaceans of the Atlantic Coast of North America and Cape Cod. *Trans. Conn. Acad. Arts and Sci.*, 5: 27-138.
- STEELE, D. H. 1957. The redfish (*Sebastes marinus* L.) in the western Gulf of St. Lawrence. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 14 (6): 899-924.

- TEMPLEMAN, W. 1948. The life history of the caplin (*Mallotus villosus* O. F. Müller) in Newfoundland waters. *Bull. Nfld. Gov. Lab.*, no 17: 1-151.
- TERAMOTO, T. 1958. Depth determination in oceanographic observations *Rec. ocean. Works Japan, n. s.*, 4 (2): 170-185.
- TREMBLAY, J. L. 1948. Recherches sur la morue. *Rapp. Sta. biol. St-Laurent, Univ. Laval*, 1947, App. 1: 13-19.
- WARD, J. 1955. A description of a new zooplankton counter. *Quart. J. microsc. Sci.*, 96 (3): 371-373.
- WATERMAN, T. H., R. F. NUNNEMACHER, F. CHASE and G. L. CLARKE 1939. Diurnal vertical migrations of deep-water plankton. *Biol. Bull.*, 76 (2): 256-279.
-

TABLE DES MATIÈRES

	Page
INTRODUCTION	257
Remerciements	258
TRAVAUX ANTÉRIEURS	258
MÉTHODES	261
Récolte des Euphausides et mesures physiques di-	
verses	261
Instruments utilisés	261
Protocole suivi en mer	263
Analyse au laboratoire	265
Identification des adultes	265
Identification des larves	266
PROPRIÉTÉS PHYSIQUES DU MILIEU	267
Températures et salinités	267
Variations saisonnières	267
Variations journalières	270
Conditions lumineuses	272
MIGRATIONS VERTICALES JOURNALIÈRES DES ADULTES	273
Présentation graphique	273
Exposé par groupes de croisières	275
Différences de comportement entre mâles et femelles	290
MIGRATIONS VERTICALES JOURNALIÈRES DES LARVES	292
Nauplii, Metanauplii et Calyptopis	293
Furcilia I-V	294
Autres Furcilia et Post-larves	296
DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS	306
ENGLISH SUMMARY	312
RÉFÉRENCES	314



BNQ



000 558 396